



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS -ESCUELA DE PREGRADO

“Evaluación del estado de invasión de especies de plantas exóticas de la familia Fabaceae”

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.

Daniela Elizabeth Quiñones Cortés

Director del Seminario de Título:
Dr. Ramiro O. Bustamante Araya

2021
Santiago - Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TITULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por el **Sr(ta) Daniela Quiñones Cortés.**

“Evaluación del estado de invasión de especies de plantas exóticas de la familia Fabaceae”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Director Seminario de Título: _____

Comisión Revisora y Evaluadora

Presidente Comisión: _____

Evaluador: _____

Santiago de Chile,

BIOGRAFÍA



Mi nombre es Daniela Elizabeth Quiñones Cortés, nací en la ciudad de Santiago de Chile el 19 de noviembre del año 1992. Desde niña crecí rodeada de animales, especialmente aves, en una zona rural de la provincia de Talagante. Mi interés por las ciencias naturales comienza allí. Mi enseñanza media la cursé en un colegio pequeño de la comuna de Maipú, donde mi interés por la biología creció gracias a mis profesores y cercanos. Posteriormente, me decidí a estudiar una carrera en el área de las ciencias biológicas, ingresando a la carrera de Biología Ambiental en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Este camino no fue fácil en un principio, pues las consecuencias de una mala base escolar en temas científicos se hacían notar con cada curso de los primeros años, pero persistí en este camino hasta lograr finalmente llegar aquí. En el camino conocí muchas personas que me han hecho crecer, me dediqué a ayudar a mis compañeros en este camino, trabajando como coordinadora de tutores de los programas de acompañamiento en la facultad y también como ayudante de algunos cursos. Aquí noté que la educación y difusión científica son relevantes en la formación, por lo que seguiré incursionando y aportando en estos temas mientras la vida me lo permita.

DEDICATORIA

Dedicado a mi familia, los amigos y amigas que conocí en este camino, los que continúan en mi vida y a quienes ya no son parte de ella, a todos esos estudiantes que, como yo, creyeron no tener oportunidad de terminar una carrera profesional por falta de herramientas y a la Cookie, por su compañía en esas largas y eternas noches de estudio.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia por haberme guiado en este camino, por el apoyo, el cariño, y por nunca dejar de creer en mí.

Agradezco a mis amigos y personas que fueron parte de este proceso durante la carrera y a quiénes conocí gracias a ella, en especial a mi grupo de amigos cercanos, quienes siempre me brindaron apoyo en este proceso y estuvieron en mis mejores y peores momentos alentándome.

Agradezco a mis amigas de la vida, en especial a Fernanda y Constanza, quienes siempre me animan a ser mejor y han sido fundamentales e incondicionales a través de los años.

Agradezco a los compañeros que conocí en el Preuniversitario PPVJ, en el Programa de Tutorías de la Facultad y a los compañeros de CREAR con quienes aprendí muchísimo.

Agradezco a todas aquellas personas que han significado aprendizajes y crecimiento en este camino, a todos quienes me han brindado su apoyo.

Finalmente agradecer al Laboratorio de Ecología Geográfica, por el compañerismo y por las ganas de aportar siempre para mejorar nuestros trabajos. En especial agradecer la buena disposición de Estefany, Pancho y a mi guía en este trabajo Dr. Ramiro Bustamante.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
RESULTADOS.....	14
DISCUSIÓN Y PROYECCIONES.....	38
CONCLUSIONES.....	57
BIBLIOGRAFÍA.....	58
ANEXOS.....	68

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de ocurrencias por especie y total a ambas escalas estudiadas.....	11
Tabla 2. AUC promedio de los modelos globales y regionales para cada especie.....	14
Tabla 3. Contribución en porcentaje de las variables bioclimáticas seleccionadas para la construcción de modelos globales y regionales en Maxent.....	15
Tabla 4. Proporción de ocurrencias que están en la zona de quasi-equilibrio. En negrita están las proporciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$).....	29

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Modelos de distribución de especies para *A. dealbata*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias..... 16
- Figura 2. Modelos de distribución de especies para *C. striatus*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias..... 18
- Figura 3. Modelos de distribución de especies para *T. monspessulana*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.....20
- Figura 4. Modelos de distribución de especies para *A. melanoxylon*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.....22
- Figura 5. Modelos de distribución de especies para *U. europaeus*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.....24
- Figura 6. Modelos de distribución de especies para *L. corniculatus*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.....26
- Figura 7. Modelos de distribución de especies para *V. villosa*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.....28
- Figura 8. Estados de invasión de *A. dealbata* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.....30
- Figura 9. Estados de invasión de *C. striatus* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.....31

Figura 10. Estados de invasión de *T. monspessulana* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.....32

Figura 11. Estados de invasión de *A. melanoxylon* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.....34

Figura 12. Estados de invasión de *U. europaeus* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.....35

Figura 13. Estados de invasión de *L. corniculatus* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.....36

Figura 14. Estados de invasión de *V. villosa* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.....37

RESUMEN

Con el fin de poder entender los procesos de invasiones biológicas y los factores que limitan y/o facilitan estos procesos existen varias herramientas que permiten predecir, por ejemplo, la distribución espacial de la especie. Los modelos de distribución de especies (MDE) son una de estas herramientas y se construyen relacionando estadísticamente datos de presencia de la especie con información ambiental asociada a cada una de estas presencias. Una aproximación ampliamente usada consiste en la comparación del modelo de nicho global que se desarrolla considerando la totalidad de las presencias conocidas de la especie en todo el mundo con el modelo de nicho regional considerando sólo las presencias de la especie en la región invadida. La combinación de ambos nichos mejora la estimación de la distribución potencial de una especie en una región invadida y permite la determinación del estado de invasión de la especie.

La zona centro-sur de Chile es una zona que posee una flora altamente diversa y endémica la cual puede ser especialmente sensible a las invasiones. Las especies de la Familia Fabaceae son particularmente interesantes pues se sabe que pueden ser muy invasivas y producir impactos ecológicos significativos. Debido a lo anterior es que los objetivos de estudio para un conjunto de especies exóticas de la familia Fabaceae en Chile Central son: a) Caracterizar el nicho climático global de las especies; b) Caracterizar el nicho regional de las especies; y c) Evaluar el estado de invasión de las especies. Para ello se trabajó con 7 especies, de las cuales se obtuvieron datos de ocurrencias globales y regionales, además de datos climáticos (variables bioclimáticas) para la construcción de modelos de distribución de especies tanto global como regional para cada una de ellas. Estos modelos, posteriormente fueron utilizados para evaluar el

estado de invasión de cada una de las 7 especies, obteniendo como principales resultados que la mayoría de las especies (*A. dealbata*, *T. monspessulana*, *C. striatus*, *U. europaeus*, *L.corniculatus*, *V.villosa*) presentan gran parte de sus poblaciones en estado de equilibrio, sin embargo, también presentan un alto porcentaje de poblaciones en estado de adaptación local, las cuales deberían tener especial atención por posible dispersión hacia zonas más australes del país. Por otra parte, *A. melanoxylon* es la única especie que presentó un mayor porcentaje de sus poblaciones en adaptación local (37,84%), por lo que merece especial atención en cuanto a estrategias de contención y gestión para evitar su dispersión. Este estudio entrega información relevante sobre el estado de invasión de especies con alto potencial invasor, la cual permite la toma de decisiones sobre futuros estudios o genera una alerta sobre posibles especies que pueden comenzar a ocupar zonas en las cuales aún no se han establecido, pero potencialmente podrían hacerlo.

ABSTRACT

In order to understand the biological invasion processes and the factors that limit and / or facilitate these processes, there are several tools that allow predicting, for example, the spatial distribution of the species. Species distribution models (SDM) are one of these tools and are constructed by statistically relating data on the presence of the species with environmental information associated with each of these presences. A widely used approach consists of comparing the global niche model that is developed considering the totality of the known presences of the species throughout the world with the regional niche model considering only the presences of the species in the invaded region. The combination of both niches improves the estimation of the potential distribution of a species in an invaded region and allows the determination of the invasion state of the species.

The south-central zone of Chile is an area that has a highly diverse and endemic flora which can be especially sensitive to invasions. The species of the Fabaceae Family are particularly interesting as it is known that they can be very invasive and produce significant ecological impacts. Due to the above, the study objectives for a set of exotic species of the Fabaceae family in Central Chile are: a) Characterize the global climatic niche of the species; b) Characterize the regional niche of the species; and c) Evaluate the invasion state of the species. For this, we worked with 7 species, from which data on global and regional occurrences were obtained, as well as climatic data (bioclimatic variables) for the construction of distribution models of both global and regional species for each one of them. These models were later used to evaluate the invasion status of each of the 7 species, obtaining as main results that most of the species (*A. dealbata*, *T. monspessulana*, *C. striatus*, *U. europaeus*, *L. corniculatus* , *V. villosa*) present a large

part of their populations in a state of equilibrium, however, they also present a high percentage of populations in a state of local adaptation, which should pay special attention due to possible dispersal towards the southernmost areas of the country. On the other hand, *A. melanoxyton* is the only species that presented a higher percentage of its populations in local adaptation (37.84%), so that it deserves special attention in terms of containment and management strategies to avoid its dispersal. This study provides relevant information on the invasion status of species with high invasive potential, which allows decision-making on future studies or generates an alert on possible species that may begin to occupy areas in which they have not yet established themselves, but potentially they could.

INTRODUCCIÓN

Los seres humanos mueven especies fuera de su rango nativo tanto deliberadamente como inadvertidamente y, como consecuencia, muchas de ellas logran establecerse y expandirse en el hábitat en el cual han sido introducidas (Vitousek et al., 1997). Este fenómeno constituye a las invasiones biológicas. Actualmente, las invasiones biológicas son uno de los mayores componentes del cambio global y una de las mayores amenazas para la biodiversidad (Rouget et al., 2004). Específicamente, las especies no nativas pueden alterar el funcionamiento ecosistémico, competir con especies nativas y, además, pueden provocar pérdidas económicas impactando en la agricultura y silvicultura principalmente (Thullier et al., 2005).

Con el fin de poder entender los procesos de invasiones y los factores que limitan/facilitan estos procesos, existe un amplio rango de herramientas que permiten, por ejemplo, predecir su distribución espacial y evaluar si las nuevas poblaciones tienen o no la posibilidad de establecerse exitosamente en el paisaje. Los modelos de distribución de especies (MDE), se construyen relacionando estadísticamente datos de presencia con información ambiental asociada a cada una de las presencias (Elith & Leathwick, 2009).

En un contexto de invasión biológica, según Wilson et al. (2007), existe al menos 3 posibles formas de ver el nicho de una especie invasora: (a) nicho global, el cual corresponde al nicho que considera todas las condiciones ambientales que la especie ha ocupado durante su invasión; este nicho global puede ser considerado un *proxi* del nicho potencial de la especie; (b) nicho nativo, el cual corresponde al que engloba las condiciones ambientales presentes en su rango nativo; y (c) nicho invadido, el cual

corresponde al que considera las condiciones ocupadas por la especie en la región invadida.

Los modelos de distribución de especies han sido ampliamente utilizados para predecir la distribución potencial de especies invasoras en regiones no nativas (Soberón & Nakamura, 2009), y estos se apoyan en dos supuestos básicos: (a) Las especies introducidas una vez que invaden un nuevo rango, alcanzan rápidamente un equilibrio biogeográfico con el nuevo ambiente, es decir, es capaz de colonizar todos los hábitats adecuados de acuerdo con sus requerimientos de nicho (Guisan & Thullier, 2005) y (b) conservación de nicho, lo que implica transferir el modelo sólo a áreas que presenten climas análogos a la región nativa de la especie, es decir, el nicho ecológico de una especie permanece estable en tiempo y espacio (Langdon et al., 2019).

Gallien et al. (2012) ha propuesto una aproximación que relaja estos dos supuestos. La aproximación consiste en la comparación del modelo de nicho global que se desarrolla considerando la totalidad de las presencias conocidas de la especie en todo el mundo con el modelo de nicho regional considerando sólo las presencias de la especie en una región invadida en particular. La combinación de ambos nichos mejorará la estimación de la distribución potencial de una especie en una región invadida (Langdon et al., 2019), y permite la clasificación del estado de invasión de la especie en cuatro categorías: (a) Cuando la ocurrencia de una especie es altamente predicha tanto por el modelo global como el regional, es considerada en equilibrio al menos en una parte de ese nuevo ambiente; (b) Cuando la ocurrencia de la especie es bajamente predicha por ambos modelos, se dice que la especie está ocupando zonas no idóneas para su persistencia (sumidero); (c) Cuando la ocurrencia de la especie es altamente predicha sólo por el modelo global, pero no por el modelo regional, se dice que la especie se encuentra en

un estado de colonización regional, es decir, que la especie aún no ha ocupado aún todas las áreas idóneas para su persistencia; o (d) Cuando la ocurrencia de la especie es altamente predicha por el modelo regional, pero no por el modelo global, la especie estaría expandiendo su distribución a nuevos ambientes que encuentra en ese rango nativo (Cabras-Rivas et al., 2016).

La zona centro-sur de Chile es una zona de particular interés para desarrollar estudios sobre plantas invasoras pues posee una flora altamente diversa y endémica la cual puede ser especialmente sensible a las invasiones (Pauchard & Alaback, 2004). Chile posee alrededor de 740 especies de plantas no nativas naturalizadas (Fuentes et al., 2013), y dentro de estas, las especies de la Familia Fabaceae son particularmente interesantes pues se sabe que pueden ser muy invasivas y producir impactos ecológicos significativos (Quiroz et al., 2009b). Entre la gran variedad de impactos potenciales que pueden generar plantas de esta familia, se encuentran la interrupción de cursos de agua, competencia con vegetación nativa y modificar los regímenes de incendios (Quiroz et al., 2009a).

Basado en lo anterior, la pregunta que surge es si es que las especies exóticas de la familia Fabaceae que se encuentran en Chile se encuentran en equilibrio biogeográfico o se encuentran localmente adaptadas expandiendo aún más su rango de distribución con potenciales efectos negativos sobre la comunidad. Para ello, a través de la modelación del nicho, en este trabajo se evaluará el estado de invasión de las especies y géneros de la Familia Fabaceae, donde el equilibrio biogeográfico se asocia a que el nicho realizado o área ocupada en Chile está contenido en su nicho potencial fundamental, siguiendo la aproximación propuesta por Gallien et al., (2012).

Hipótesis

El contraste entre modelos globales y regionales permite evaluar la concordancia entre los ambientes que la especie ocupa a escala global con los ambientes que ocupa a escala regional. Si la especie estudiada ocupa de manera preferente los ambientes predichos tanto por el modelo global y regional, entonces la frecuencia de las ocurrencias que caen en la zona de equilibrio es mayor de lo que se esperaría por azar y las especies se encontrarían en equilibrio biogeográfico.

Objetivo General

Evaluar el estado de invasión de un conjunto de especies exóticas de la familia Fabaceae en Chile Central mediante la construcción de modelos de distribución de especies global y regional, siguiendo la aproximación propuesta por Gallien et al., (2012). Para ello se realizará un contraste de nichos a dos escalas: global y regional que permitan identificar el estado de invasión de las especies.

Objetivos Específicos

- a) Establecer el nicho climático global de un conjunto de especies exóticas de la Familia Fabaceae.
- b) Establecer el nicho regional de un conjunto de especies exóticas de la Familia Fabaceae, en Chile Central.
- c) Evaluar el estado de invasión de un conjunto de especies exóticas de la Familia Fabaceae, en Chile Central, mediante el contraste de los nichos globales y regionales.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Especies de estudio

Se decidió trabajar con especies exóticas de la Familia Fabaceae debido a que estas especies son muy invasivas, además, la mayoría de ellas ha generado impactos ecológicos significativos. Las especies son las siguientes:

- *Acacia dealbata* Link
- *Acacia melanoxylon* R. Br.
- *Cytisus striatus* Rothm
- *Teline monspessulana* (L.) K.Koch
- *Ulex europaeus* L.
- *Lotus corniculatus* L.
- *Vicia villosa* Roth (especie herbácea)

Puede consultar imágenes de las especies, distribución global y localidad de origen en el Anexo II de este trabajo.

2. Ocurrencias de especies

En el caso de las ocurrencias globales para cada especie, se consultó la información facilitada por Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://www.gbif.org/>). Luego de descargar las bases de datos de ocurrencias para cada una de las especies, se filtraron cuidadosamente siguiendo los siguientes criterios: (a) Los datos fueron registrados después de 1950 para minimizar el error en la georreferenciación; (b) Los datos de ocurrencia tienen un error < 1 Km; (c) Los datos presentan información georreferenciada (e.g datum) y (d) Los datos fueron etiquetados bajo el nombre del

botánico que determinó la muestra. Una vez filtradas las bases de datos mediante los criterios anteriores, todos los registros duplicados fueron eliminados. Utilizando la distancia Euclidiana entre dos puntos, se consideró sólo una ocurrencia por celda al momento de modelar, de manera que todas las ocurrencias que estuvieran dentro de 9 Km de distancia fueron eliminadas, obteniendo la base de datos final de 19429 ocurrencias (Tabla I) para la construcción de los modelos globales. Todos los análisis anteriormente mencionados se llevaron a cabo utilizando software R (versión 3.6.2) (R Core Team, 2019).

En el caso de las ocurrencias regionales para cada especie, se utilizaron las ocurrencias obtenidas en trabajo de campo por proyecto FONDECYT 1180193 y se consultaron los datos del Herbario de la Universidad de Concepción. Una vez obtenidos los datos, se eliminaron los datos duplicados y se aplicó la distancia Euclidiana entre dos puntos con ellos utilizando R software (versión 3.6.2) (R Core Team, 2019) para reducir la dependencia espacial de los puntos de ocurrencias, obteniendo 761 ocurrencias (Tabla I) en total para la construcción de los modelos regionales.

El total de ocurrencias para cada una de las especies en particular pueden ser observadas en la tabla 1 a continuación.

Tabla 1. Número de ocurrencias por especie y total a ambas escalas estudiadas.

Especie	N° de ocurrencias	
	Globales	Regionales
<i>Acacia dealbata</i>	1775	259
<i>Cytisus striatus</i>	322	62
<i>Teline monspessulana</i>	113	117
<i>Acacia melanoxylon</i>	2796	148
<i>Ulex europaeus</i>	2385	100
<i>Lotus corniculatus</i>	10696	62
<i>Vicia villosa</i>	1369	13
Total	19429	761

Finalmente, ambas bases de datos, tanto global como regional se guardan en formato .csv para su utilización en la construcción de los modelos.

3. Variables bioclimáticas

Para la construcción de ambos modelos, global y regional, las variables bioclimáticas fueron obtenidas desde Worldclim (<https://www.worldclim.org/>) a una resolución espacial de 2.5 arc minutos. La base de datos incluye 19 variables bioclimáticas que contienen datos de precipitación y temperatura globales. Debido a que la colinealidad entre variables puede generar un sobreajuste de los modelos, se aplicó un test de correlación de Pearson entre las variables mediante ENMTools software versión 1.44 (Warren, Glor & Turelli, 2010). Cuando dos variables presentaban una correlación > 0,7, se escogía la variable con mayor relevancia ecológica para reducir la redundancia.

Una vez aplicado el test de correlación entre variables bioclimáticas, se obtuvo una submuestra de 6 variables para la construcción de los modelos globales y regionales (Anexo I). Las variables bioclimáticas seleccionadas fueron las siguientes: (Bio1) Temperatura media anual; (Bio5) Temperatura máxima del mes más cálido; (Bio6)

Temperatura máxima del mes más frío; (Bio7) Rango de temperatura anual; (Bio11) Temperatura media del trimestre más frío y (Bio12) Precipitación anual.

4. Modelos de distribución de especies

Los modelos de distribución de especies fueron desarrollados utilizando el software Maxent (Phillips et al., 2006), este método evalúa la probabilidad de ocurrencia de una especie mediante una función de máxima entropía. Este algoritmo identifica las variables ambientales de mayor relevancia ecológica para la especie en cuestión usando datos de presencia y un background aleatorio que representa el ambiente climático, de manera de generar un índice de idoneidad de hábitat para una especie, es decir, este índice indica dónde la especie tiene mayores probabilidades de ocurrir. Para ambos modelos, los datos de ocurrencia se ocuparon de la siguiente forma: un 75% de las ocurrencias se ocuparon para desarrollar el modelo (i.e entrenamiento) y el 25% restante se ocupó para testear el modelo. Para evaluar los modelos realizados por Maxent, se utilizó el AUC (area under the receiver operating characteristic curve), considerando modelos que presentan $AUC \geq 0,8$. Para regular un exceso de parametrización se utilizó un $\beta = 1$ (Phillips and Dudík, 2008). Se eligieron 30000 puntos para el background global y 10000 para el background de modelos regionales. Cada modelo fue resultado de un promedio entre 50 réplicas. Para cada especie se construyeron 2 modelos: modelo global construido con las ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales (obtenidas desde Worldclim) y modelo regional construido con las ocurrencias regionales y variables bioclimáticas ajustadas a la región.

5. Estados de invasión

Siguiendo la metodología propuesta por Gallien et al. (2012) se contrastaron ambos modelos (global y regional) para cada especie usando DivaGis 7.5.0 software. Se extrajeron las probabilidades de ocurrencia proyectados por cada modelo en Chile para cada uno de los puntos registrados en Chile; cada uno de los valores obtenidos se grafica de manera que las probabilidades obtenidas del modelo global se proyectan en el eje x y las probabilidades obtenidas desde el modelo regional se proyectan en el eje y, el espacio conceptual así generado, se dividió en 4 partes considerando un umbral de 0,5 para cada eje. Lo anterior define cuatro estados de invasión: (a) Equilibrio, donde ambos modelos global y regional presentan probabilidades $> 0,5$; (b) Adaptación local, donde las probabilidades del modelo regional son $> 0,5$ y las probabilidades del modelo global $< 0,5$; (c) Colonización, donde las probabilidades del modelo global son $> 0,5$ y las probabilidades del modelo regional son $< 0,5$; y (d) Sumidero, donde tanto las probabilidades obtenidas por el modelo global y regional son $< 0,5$. Se evaluó si la frecuencia de ocurrencias que caen en la zona de equilibrio es más de lo que se espera por azar usando una prueba de Chi Cuadrado de Pearson, este análisis se realizó en software R (versión 3.6.2) (R Core Team, 2019). Finalmente, los cuatro estados de invasión fueron proyectados en el espacio geográfico para poder identificar la ubicación geográfica de las poblaciones que se encuentran en cada estado de invasión utilizando el software QGIS 3.10.0. Para mayor detalle, revisar Figura 1.

RESULTADOS

1. Modelos Globales y Regionales

Los modelos globales y regionales mostraron un muy buen ajuste y desempeño mediante la información que se ha proporcionado para su construcción ($AUC \geq 0,8$). Los valores de AUC obtenidos por especie y a cada escala geográfica se muestran en la tabla 2.

Tabla 2. AUC promedio de los modelos globales y regionales para cada especie.

Especie	Modelo Global	Modelo Regional
<i>A. dealbata</i>	0,902 ± 0,003	0,849 ± 0,008
<i>C. striatus</i>	0,911 ± 0,009	0,892 ± 0,017
<i>T. monspessulana</i>	0,890 ± 0,015	0,880 ± 0,013
<i>A. melanoxyton</i>	0,853 ± 0,002	0,870 ± 0,009
<i>U. europaeus</i>	0,885 ± 0,002	0,925 ± 0,009
<i>L. corniculatus</i>	0,801 ± 0,001	0,887 ± 0,021
<i>V. villosa</i>	0,797 ± 0,006	0,843 ± 0,039

Como muestra la tabla 3, la contribución de las variables utilizadas cambia entre especies y, además, entre escalas geográficas. Así, para los modelos globales de *A. dealbata* y *C. striatus* la máxima contribución fue de la variable Bio11 (temperatura media del trimestre más frío); para modelos globales de *U. europaeus* y *L. corniculatus* la máxima contribución fue de la variable Bio7 (rango de temperatura anual); para modelos globales de *T. monspessulana* la máxima contribución fue de la variable Bio6 (temperatura máxima del mes más frío) y, finalmente, para el modelo global de *A. melanoxyton* la máxima contribución fue de la variable Bio5 (temperatura máxima del mes más cálido).

Para modelos regionales, se observa el mismo panorama. Modelos regionales de *A. dealbata*, *T. monspessulana* y *A. melanoxyton* muestran una contribución máxima de la variable Bio11 (temperatura media del trimestre más frío); modelos regionales de *C. striatus* y *U. europaeus* muestran una contribución máxima de Bio12 (precipitación anual); finalmente, para los modelos regionales *L. corniculatus* y *V. villosa* la máxima contribución fue de parte de las variables Bio7 (rango de temperatura anual) y Bio 1 (temperatura media anual) respectivamente.

Tabla 3. Contribución en porcentaje de las variables bioclimáticas seleccionadas para la construcción de modelos globales y regionales en Maxent.

Especie	Contribución (%)											
	Modelo Global						Modelo Regional					
	Bio 1	Bio 5	Bio 6	Bio 7	Bio 11	Bio 12	Bio 1	Bio 5	Bio 6	Bio 7	Bio 11	Bio 12
<i>A. dealbata</i>	9,4	21,3	5,7	15,5	30,1	17,9	4,7	1,9	4,1	2,5	65,9	20,9
<i>C. striatus</i>	4,0	7,2	2,2	10,1	44,4	32,1	1	0,2	35,4	9,1	18,1	36,1
<i>T. monspessulana</i>	0,3	1,9	49,2	18,8	8,6	21,1	3,7	1	25,3	10,9	33,1	26,1
<i>A. melanoxyton</i>	4,7	46,9	2,9	12,3	0,6	32,6	1,5	0,7	8	5,2	62,3	22,3
<i>U. europaeus</i>	3,5	19,5	25,7	39,1	4,1	8,1	1,3	0,4	33,2	3,1	28,5	33,6
<i>L. corniculatus</i>	6,9	18,2	0,6	58,1	8,7	7,5	0,7	0,2	24,1	39,6	17,6	17,7
<i>V. villosa</i>	17,8	10,5	27,9	9,9	11,6	22,3	57,3	12,1	24,4	1,8	1,5	2,9

1.1 Modelos *Acacia dealbata*

Para la especie *A. dealbata*, el modelo global proyecta un área adecuada para la especie de 88.486 Km² en la zona centro – sur de Chile, mientras que el modelo regional proyecta un área adecuada para la especie de 108.108 Km² en la misma zona (Figura 1). Por lo

tanto, es posible observar que existe una clara discordancia espacial entre el modelo global proyectado en Chile y el modelo regional.

La distribución potencial mundial de *A. dealbata* y las ocurrencias utilizadas en la construcción del modelo pueden ser observadas en el Anexo II.

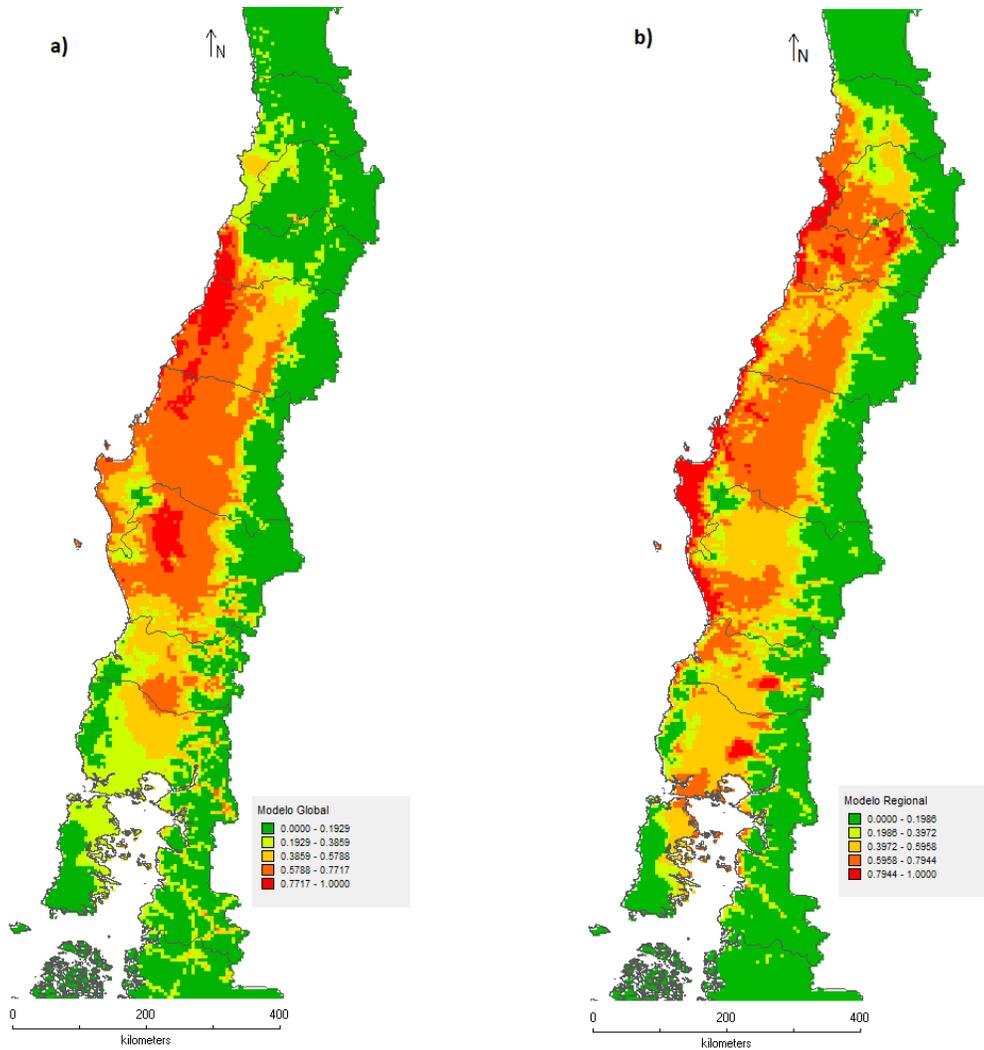


Figura 1. Modelos de distribución de especies para *A. dealbata*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.

1.2 Modelos *Cytisus striatus*

Para la especie *C. striatus*, el modelo global proyecta un área adecuada para la especie de 68.136 Km² en la zona centro-sur de Chile, mientras que el modelo regional proyecta un área adecuada para la especie de 42.312 Km² (Figura 2).

La distribución potencial mundial de *C. striatus* y las ocurrencias utilizadas en la construcción del modelo pueden ser observadas en el Anexo II.

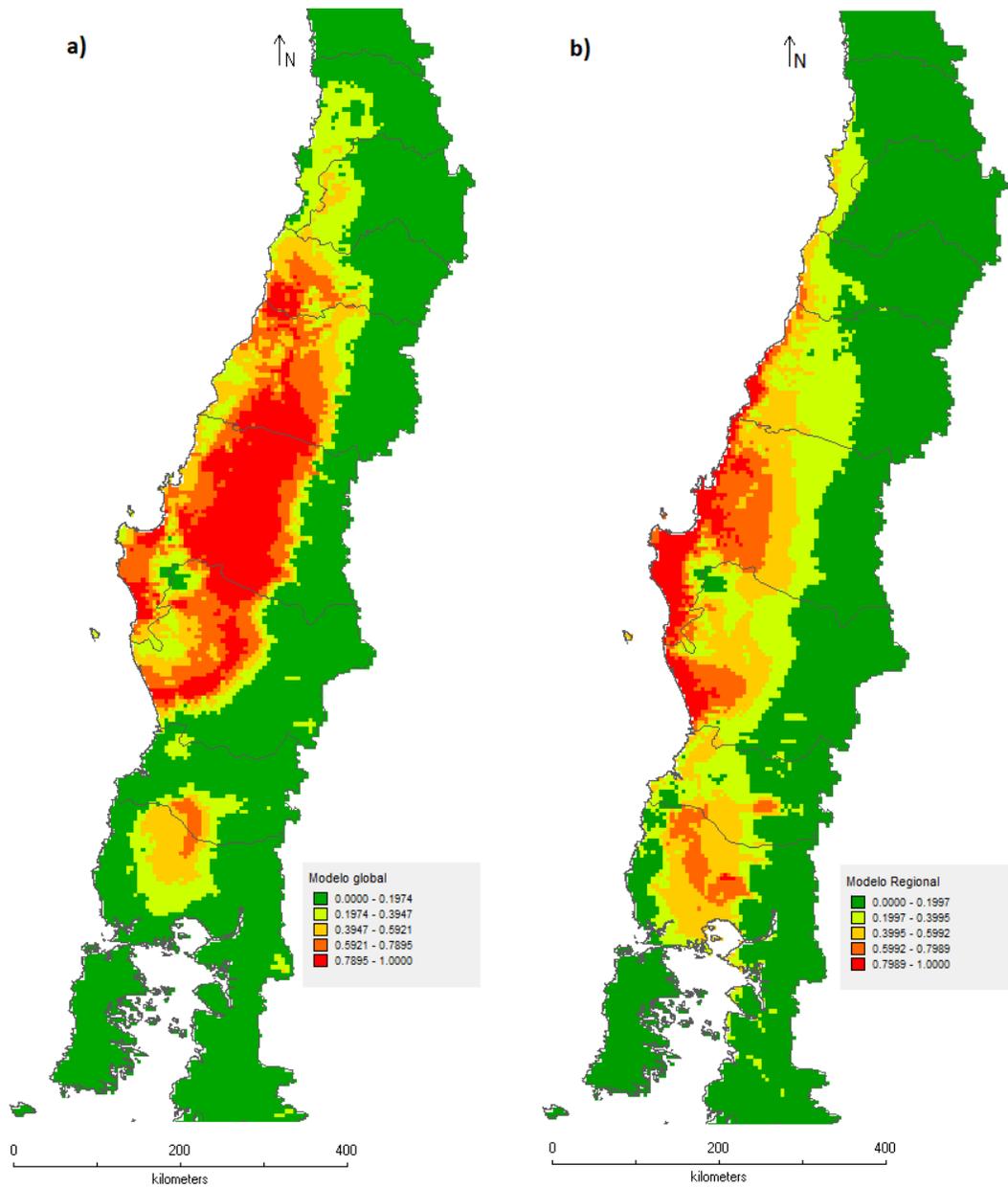


Figura 2. Modelos de distribución de especies para *C. striatus*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.

1.3 Modelos *Teline monspessulana*

El modelo global de *T. monspessulana* proyecta un área adecuada para la especie de 46.454 Km², mientras que el modelo regional proyecta un área adecuada para la especie de 44.158 Km². Ambos modelos proyectan áreas similares para el buen desempeño de la especie, sin embargo, el modelo global proyecta una distribución potencial más hacia el sur del país que el modelo regional (Figura 3).

La distribución potencial mundial de *T. monspessulana* y las ocurrencias utilizadas para la construcción del modelo se pueden visualizar en el Anexo II.

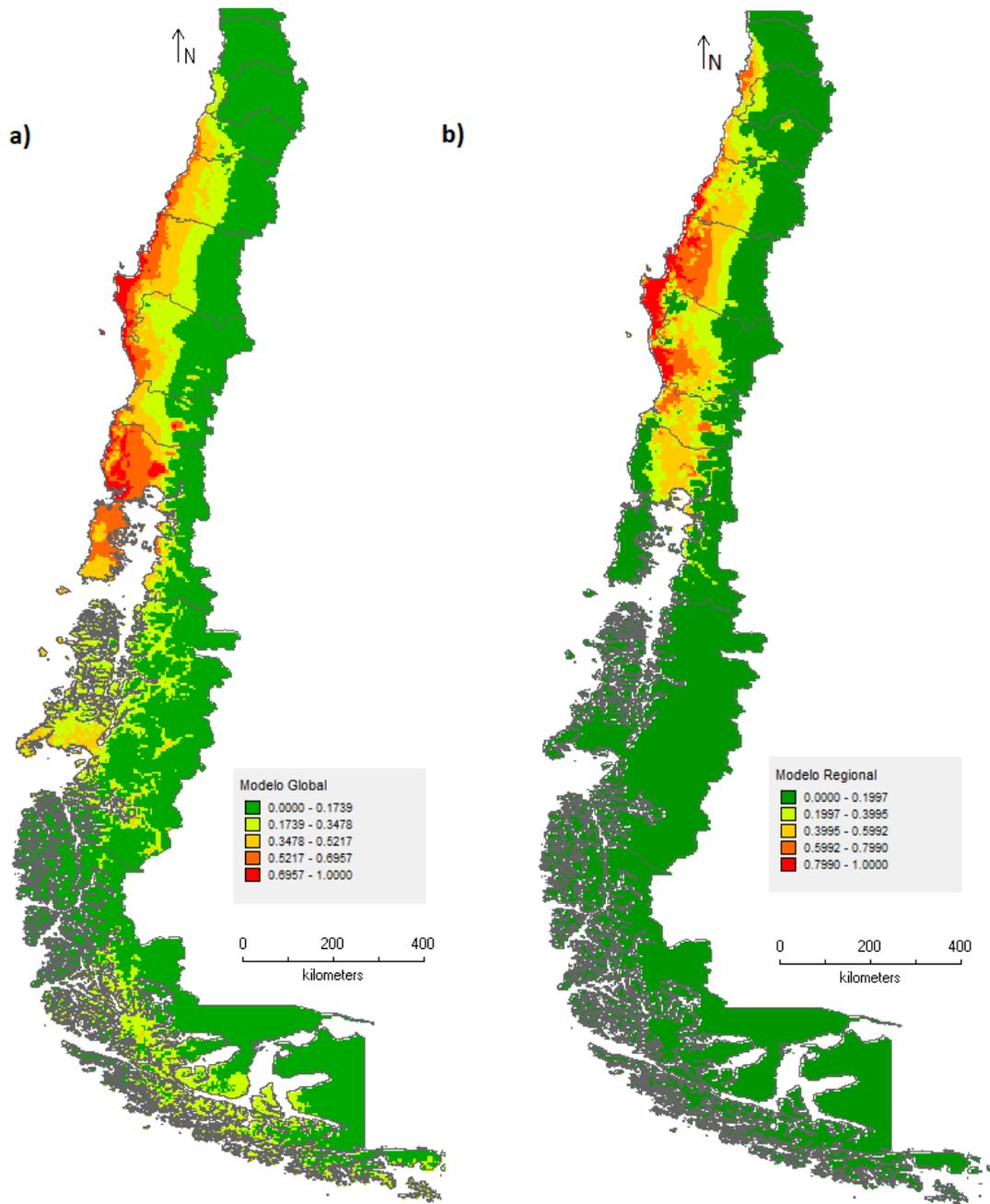


Figura 3. Modelos de distribución de especies para *T. monspessulana*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.

1.4 Modelos *Acacia melanoxylon*

El modelo global de la especie *A. melanoxylon* proyecta un área adecuada para la especie de 67.599 Km², mientras que el modelo regional proyecta un área adecuada de 70.555 Km². Ambas áreas son similares, sin embargo, el modelo global predice zonas de alta probabilidad de distribución hacia la zona austral de Chile, a diferencia de lo que predice el modelo regional, concentrando las mayores probabilidades en la zona centro (Figura 4).

El modelo global que muestra la distribución potencial de la especie y las ocurrencias que se usaron para su construcción pueden ser consultadas en el Anexo II.

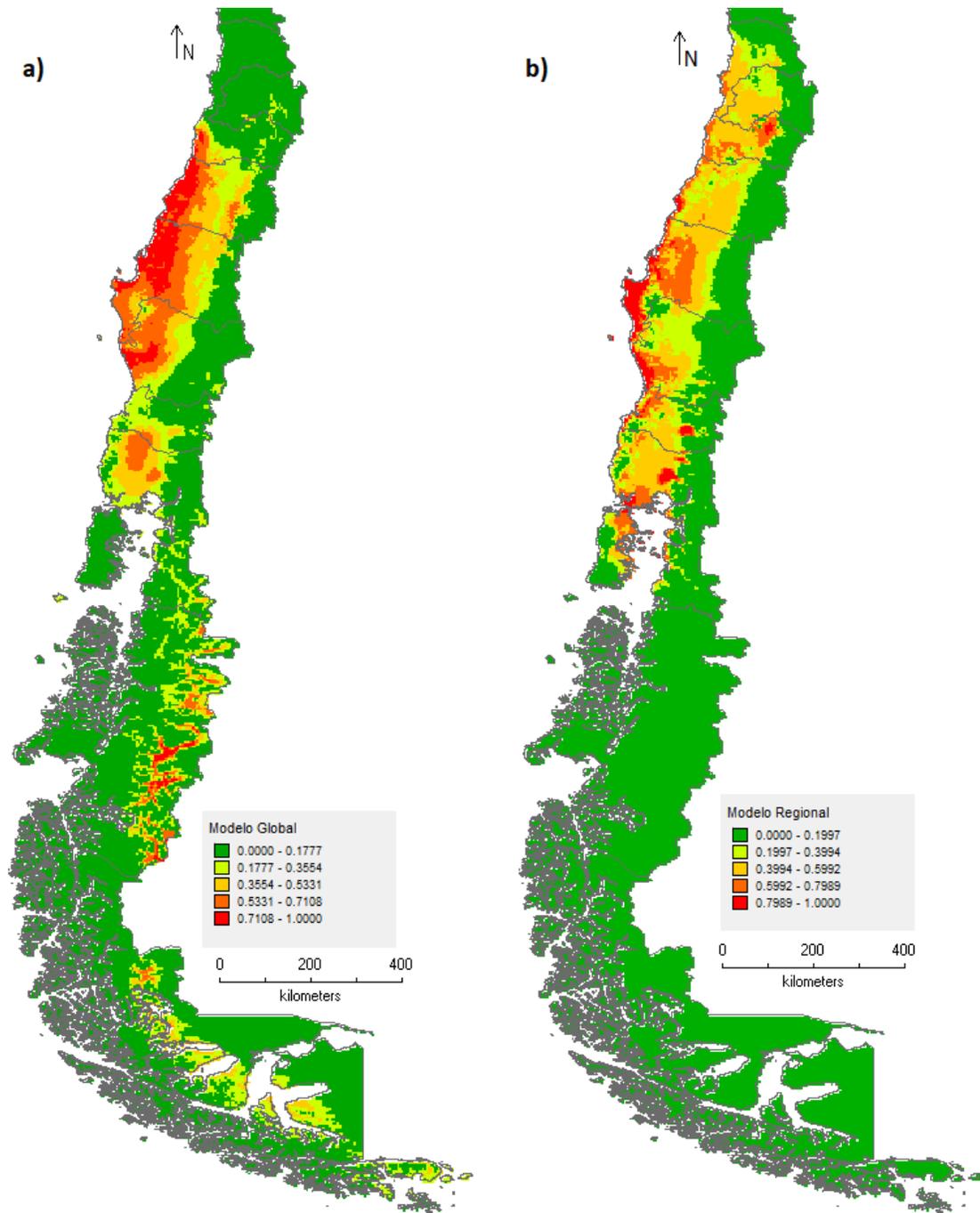


Figura 4. Modelos de distribución de especies para *A. melanoxyton*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.

1.5 Modelos *Ulex europaeus*

En el caso de *U. europaeus*, el modelo global proyecta un área adecuada para la especie de 77.838 Km² y el modelo regional proyecta un área adecuada para la especie de 35.570 Km². La diferencia espacial entre ambos modelos es amplia y al observar la Figura 5.a es posible observar que para el modelo global existen áreas potenciales de distribución hacia la zona austral, a diferencia del modelo regional que sólo se concentra en la zona centro-sur.

El modelo global que muestra la distribución potencial de la especie en el planeta y las ocurrencias que se ocuparon para la construcción del modelo pueden ser consultadas en el Anexo II.

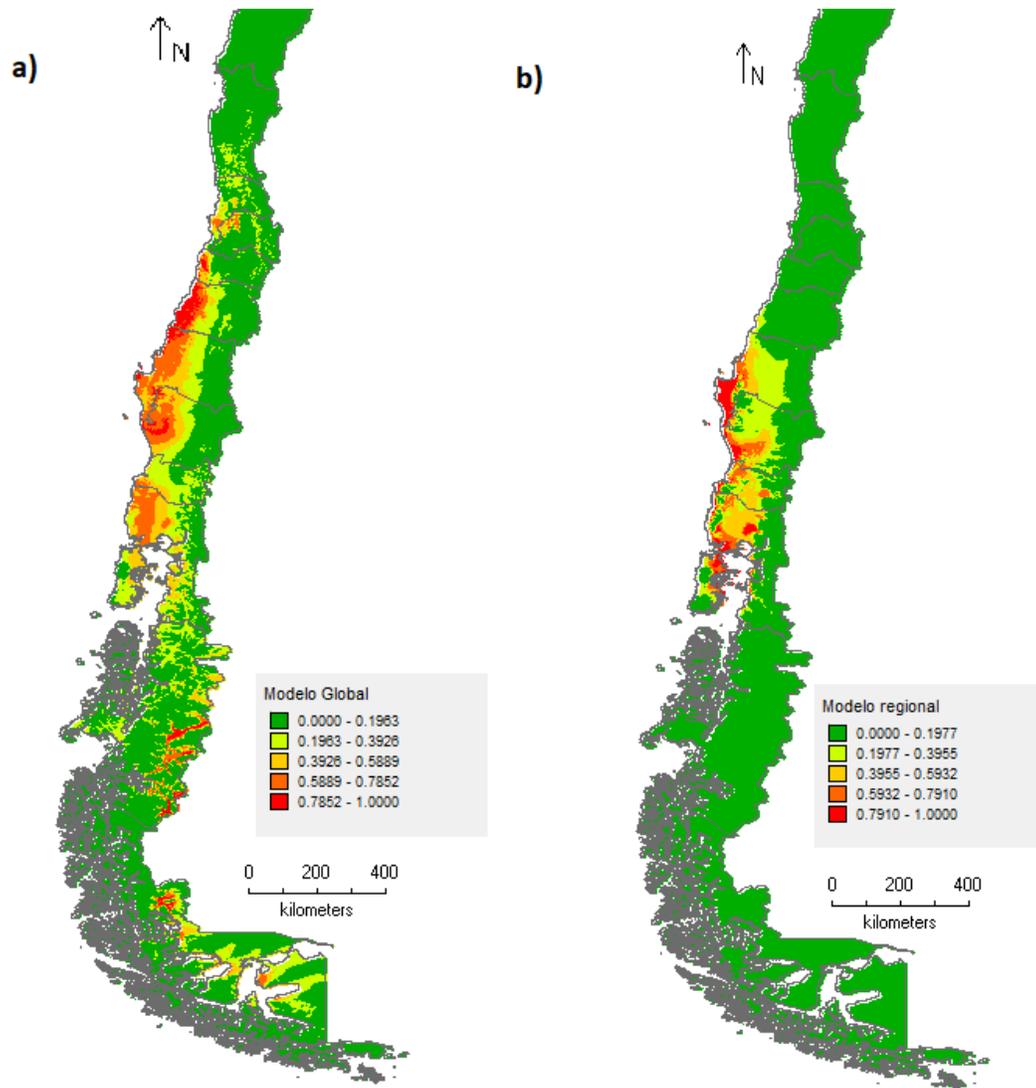


Figura 5. Modelos de distribución de especies para *U. europaeus*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.

1.6 Modelos Lotus corniculatus

El modelo global para *L. corniculatus* proyecta un área adecuada para la especie de 450.506 Km², por otra parte, el modelo regional sólo presenta un área adecuada de 29.518 Km². Al contrastar ambas áreas es clara la diferencia en distribución potencial entre ambas proyecciones, además, observando la Figura 6 también es posible visualizar esta diferencia.

La distribución potencial global de la especie y las ocurrencias que se utilizaron en la construcción del modelo se pueden observar en el Anexo II.

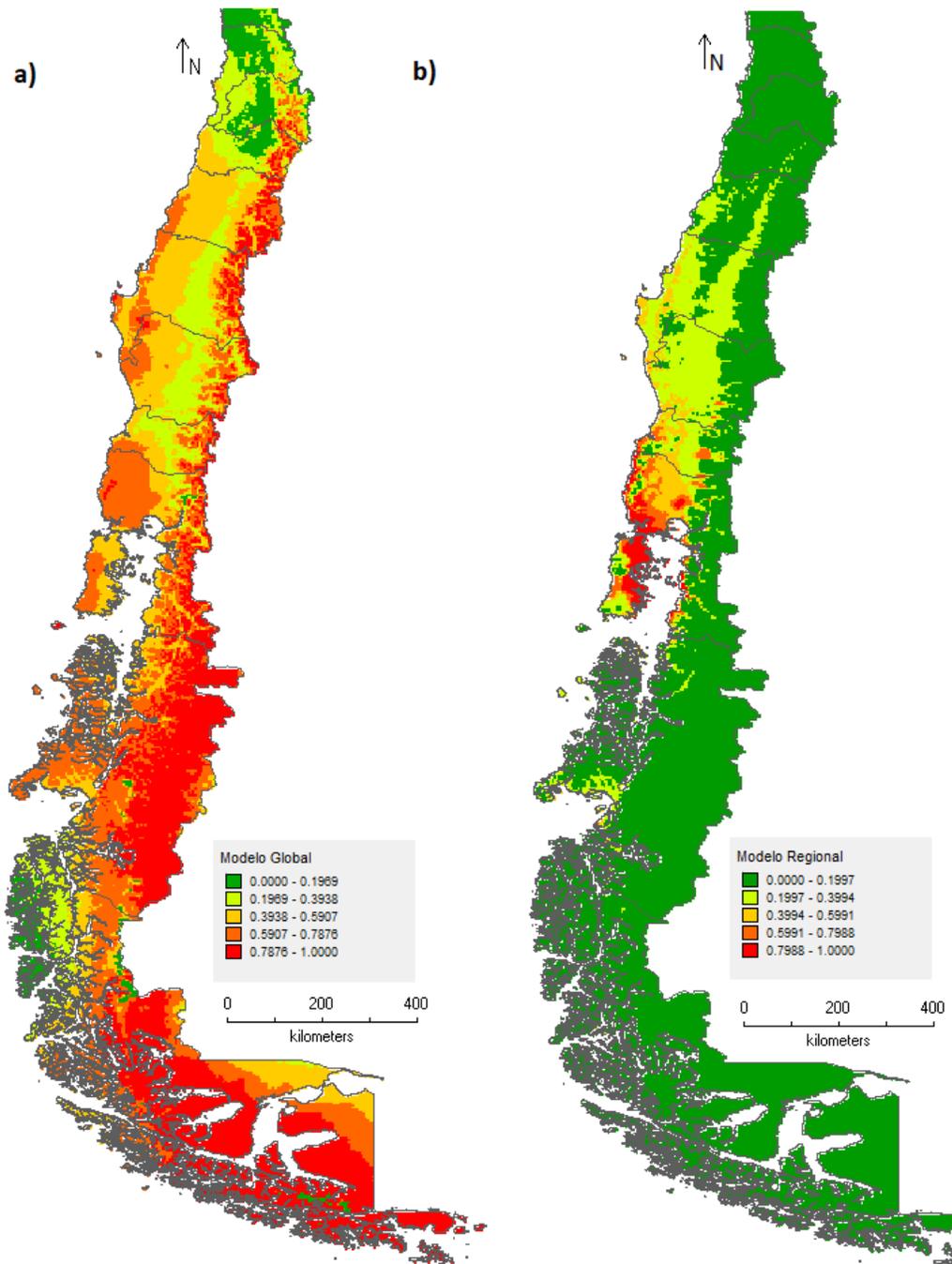


Figura 6. Modelos de distribución de especies para *L. corniculatus*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.

1.7 Modelos *Vicia villosa*

Por último, el modelo global para *V. villosa* proyecta un área adecuada para la especie de 119.871 Km² y el modelo regional proyecta un área adecuada para la especie de 70.970 Km². Existe una diferencia entre ambas áreas proyectadas, en el caso del modelo global estas se concentran principalmente en la zona central, mientras que en el modelo regional se concentran en la misma zona, pero con una menor probabilidad (Figura 7).

El modelo de distribución global y las ocurrencias que se ocuparon para construir el modelo de *V. villosa* se encuentran en el Anexo II.

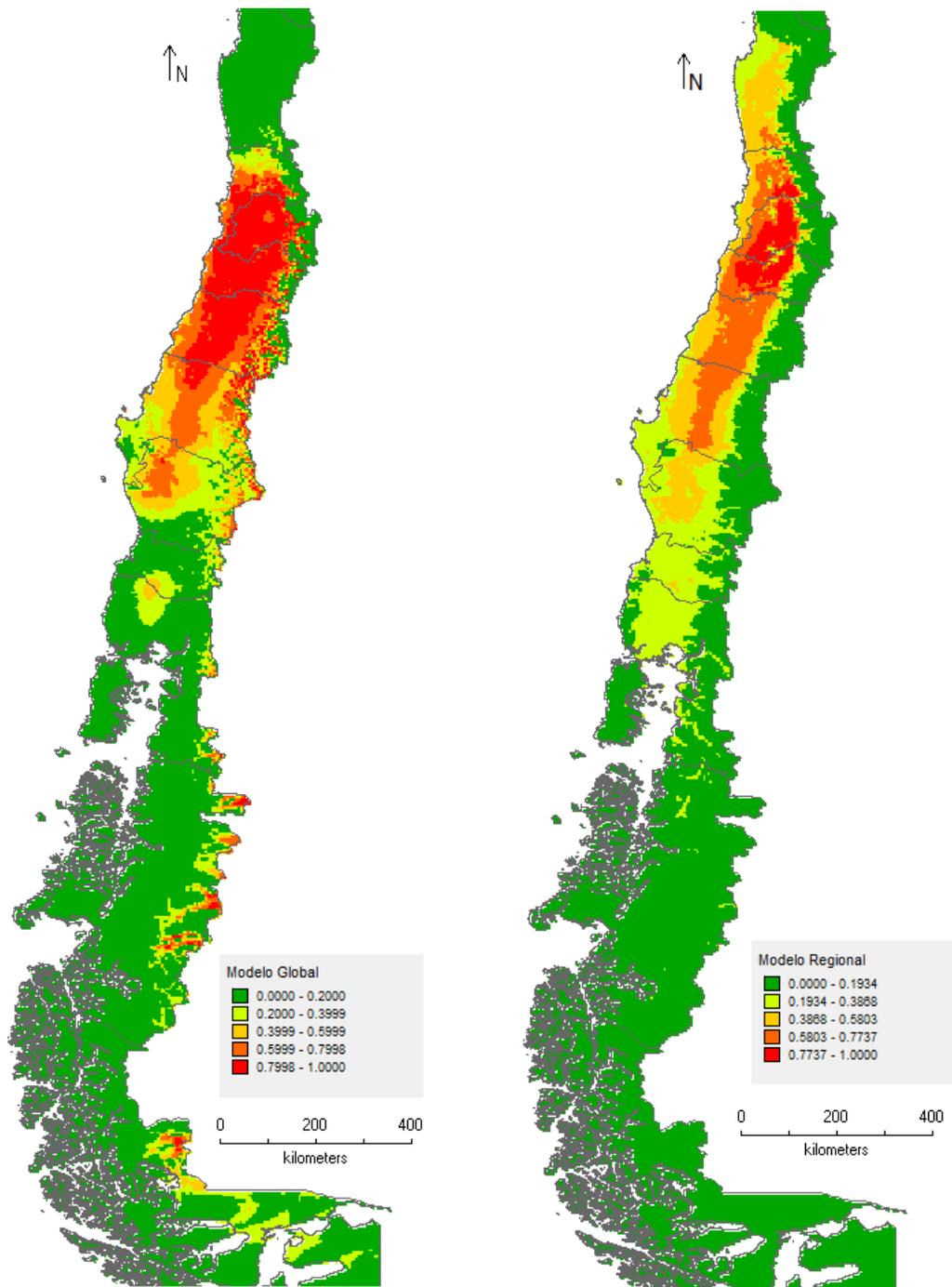


Figura 7. Modelos de distribución de especies para *V. villosa*. (a) Modelo construido con ocurrencias globales y variables bioclimáticas globales, (b) Modelo construido con ocurrencias regionales y variables bioclimáticas regionales. Áreas rojas representan alta probabilidad y áreas verdes representan baja probabilidad de ocurrencias.

2. Estados de Invasión

Como se muestra en la tabla 4, las 7 especies en estudio presentan una tendencia al equilibrio biogeográfico ya que la proporción de ocurrencias que se dispone en la zona de quasi-equilibrio es mayor de la que se espera por azar (Gallien et al., 2012).

Tabla 4. Proporción de ocurrencias que están en la zona de quasi-equilibrio. En negrita están las proporciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

Especie	N° total de ocurrencias	Proporción observada	X ²	P
<i>A. dealbata</i>	259	0,4440	51,988	5,58 x 10⁻¹³
<i>C. striatus</i>	62	0,5323	26,352	2,84 x 10⁻⁷
<i>T. monspessulana</i>	117	0,4081	15,192	9,71 x 10⁻⁷
<i>A. melanoxylon</i>	148	0,3445	7,049	7,93 x 10 ⁻³
<i>U. europaeus</i>	100	0,44	19,253	1,15 x 10⁻⁵
<i>L. corniculatus</i>	62	0,50	20,667	5,46 x 10⁻⁶
<i>V. villosa</i>	13	0,8462	24,645	6,89 x 10⁻⁷

2.1 Estado Invasión *Acacia dealbata*

Observando la Figura 8 y siguiendo a Gallien et al. (2012) se puede apreciar que un 44,4% de las ocurrencias se encuentran en la zona de equilibrio; 34,75% de las ocurrencias se encuentran en la zona de adaptación local; 11,58% de las ocurrencias se encuentran en la zona de poblaciones sumidero y un 9,27% se encuentran en la zona de colonización. La proyección geográfica de las 4 zonas arroja que la sobreposición del modelo global con el modelo regional (zona de equilibrio) proyecta un área de 66.029 Km², el modelo global (zona de colonización regional) proyecta un área de 22.504 Km² y el modelo regional (zona de adaptación local) proyecta un área de 42.041 Km², es decir, aproximadamente un 47% más.

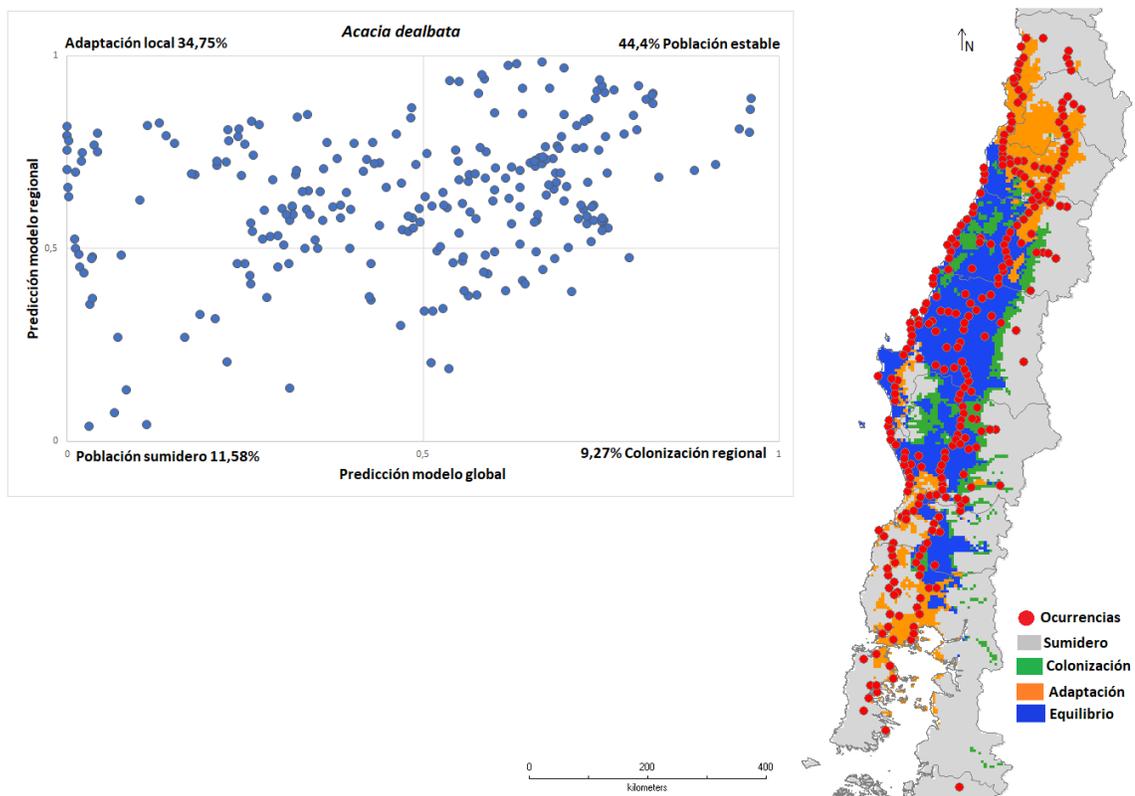


Figura 8. Estados de invasión de *A. dealbata* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.

2.2 Estado Invasión *Cytisus striatus*

Observando la Figura 9 y siguiendo a Gallien et al. (2012) se puede apreciar que un 53,23% de las ocurrencias se encuentran en la zona de equilibrio; 17,74% de las ocurrencias se encuentran en la zona de adaptación local; 20,97% de las ocurrencias se encuentran en la zona de poblaciones sumidero y un 8,06% se encuentran en la zona de colonización. La proyección geográfica de las 4 zonas arroja que la sobreposición del modelo global con el modelo regional (zona de equilibrio) proyecta un área de 28.810 Km², el modelo global (zona de colonización regional) proyecta un área de 39.321 Km²

y el modelo regional (zona de adaptación local) proyecta un área de 13.478 Km², es decir, el modelo global proyecta aproximadamente un 66% más área que el modelo regional.

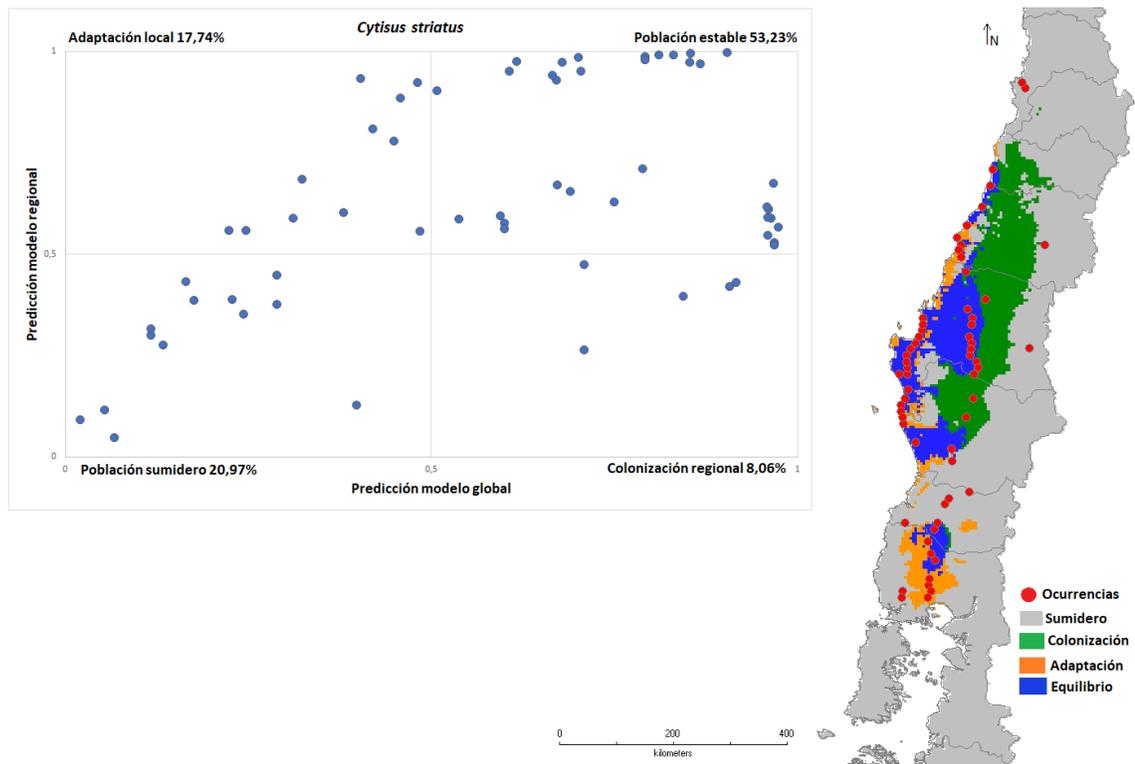


Figura 9. Estados de invasión de *C. striatus* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.

2.3 Estado Invasión *Teline monspessulana*

Observando la Figura 10 y siguiendo a Gallien et al. (2012) se puede apreciar que un 40,81% de las ocurrencias se encuentran en la zona de equilibrio; 23,93% de las ocurrencias se encuentran en la zona de adaptación local; 29,91% de las ocurrencias se encuentran en la zona de poblaciones sumidero y un 5,98% se encuentran en la zona

de colonización. La proyección geográfica de las 4 zonas arroja que la sobreposición del modelo global con el modelo regional (zona de equilibrio) proyecta un área de 19.784 Km², el modelo global (zona de colonización regional) proyecta un área de 26.584 Km² y el modelo regional (zona de adaptación local) proyecta un área de 24.359 Km², en este caso el modelo regional proyecta aproximadamente un 8% más área que el modelo global.

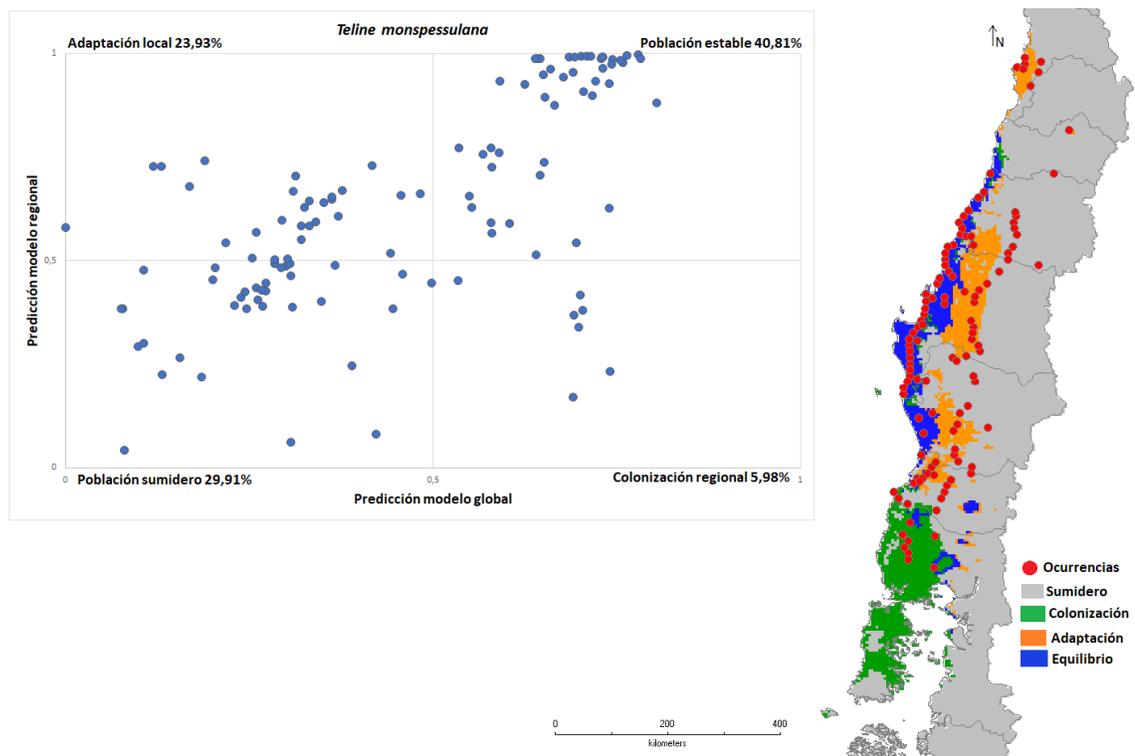


Figura 10. Estados de invasión de *T. monspessulana* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.

2.4 Estado Invasión *Acacia melanoxylon*

Observando la Figura 11 y siguiendo a Gallien et al. (2012) se puede apreciar que un 34,45% de las ocurrencias se encuentran en la zona de equilibrio; 37,84% de las ocurrencias se encuentran en la zona de adaptación local; 22,3% de las ocurrencias se encuentran en la zona de poblaciones sumidero y un 5,41% se encuentran en la zona de colonización. La proyección geográfica de las 4 zonas arroja que la sobreposición del modelo global con el modelo regional (zona de equilibrio) proyecta un área de 34.251 Km², el modelo global (zona de colonización regional) proyecta un área de 33.385 Km² y el modelo regional (zona de adaptación local) proyecta un área de 36.353 Km², es decir, el modelo regional proyecta aproximadamente un 8% más área que el modelo regional.

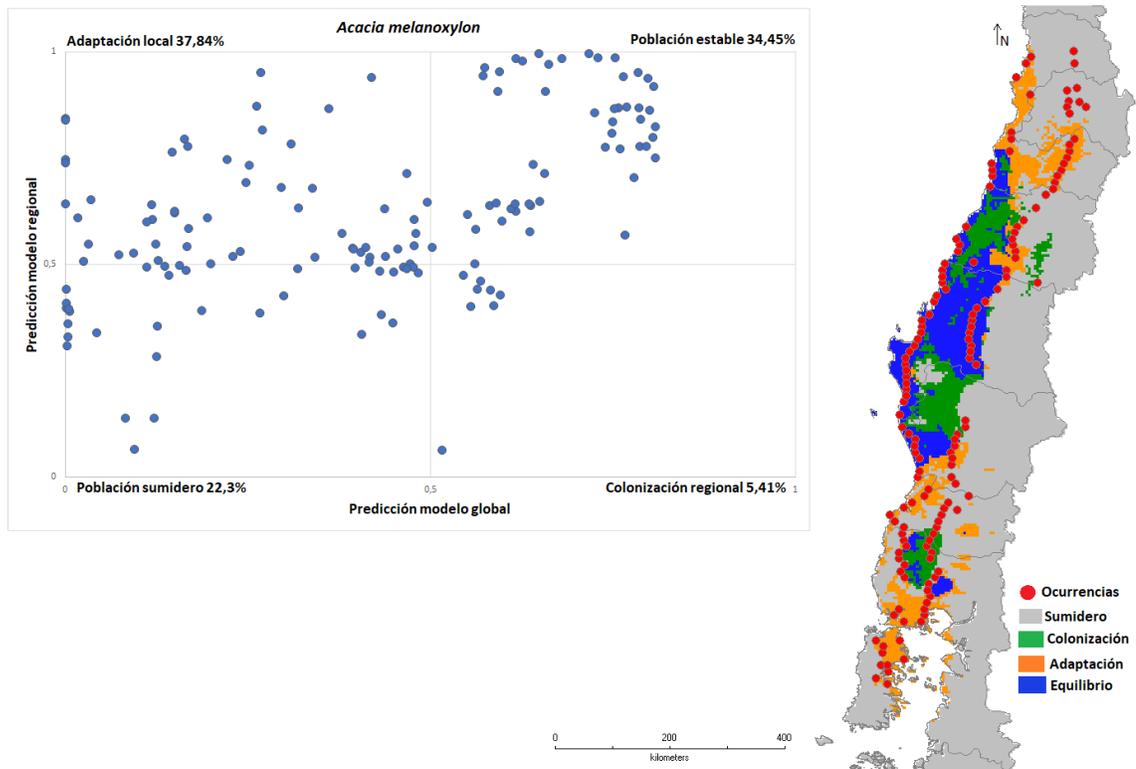


Figura 11. Estados de invasión de *A. melanoxyton* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.

2.5 Estado Invasión *Ulex europaeus*

Observando la Figura 12 y siguiendo a Gallien et al. (2012) se puede apreciar que un 44% de las ocurrencias se encuentran en la zona de equilibrio; 25% de las ocurrencias se encuentran en la zona de adaptación local; 22% de las ocurrencias se encuentran en la zona de poblaciones sumidero y un 9% se encuentran en la zona de colonización. La proyección geográfica de las 4 zonas arroja que la sobreposición del modelo global con el modelo regional (zona de equilibrio) proyecta un área de 21.391 Km², el modelo global (zona de colonización regional) proyecta un área de 56.384 Km² y el modelo regional (zona de adaptación local) proyecta un área de 14.219 Km², es decir, el modelo global proyecta aproximadamente un 78% más área que el modelo regional.

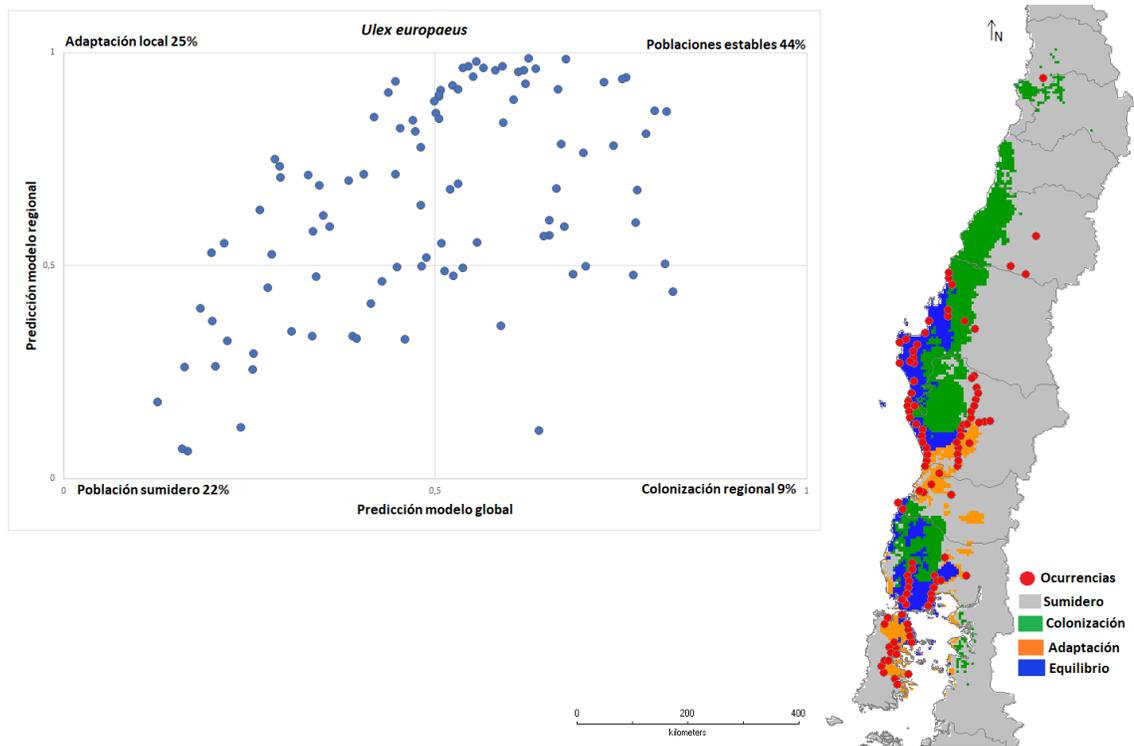


Figura 12. Estados de invasión de *U. europaeus* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.

2.6 Estado Invasión *Lotus corniculatus*

Observando la Figura 13 y siguiendo a Gallien et al. (2012) se puede apreciar que un 50% de las ocurrencias se encuentran en la zona de equilibrio; 16,13% de las ocurrencias se encuentran en la zona de adaptación local; 17,74% de las ocurrencias se encuentran en la zona de poblaciones sumidero y un 16,13% se encuentran en la zona de colonización. La proyección geográfica de las 4 zonas arroja que la sobreposición del modelo global con el modelo regional (zona de equilibrio) proyecta un área de 22.380 Km², el modelo global (zona de colonización regional) proyecta un área de 428.941 Km²

y el modelo regional (zona de adaptación local) proyecta un área de 7.172 Km², es decir, el modelo global proyecta aproximadamente un 98% más área que el modelo regional.

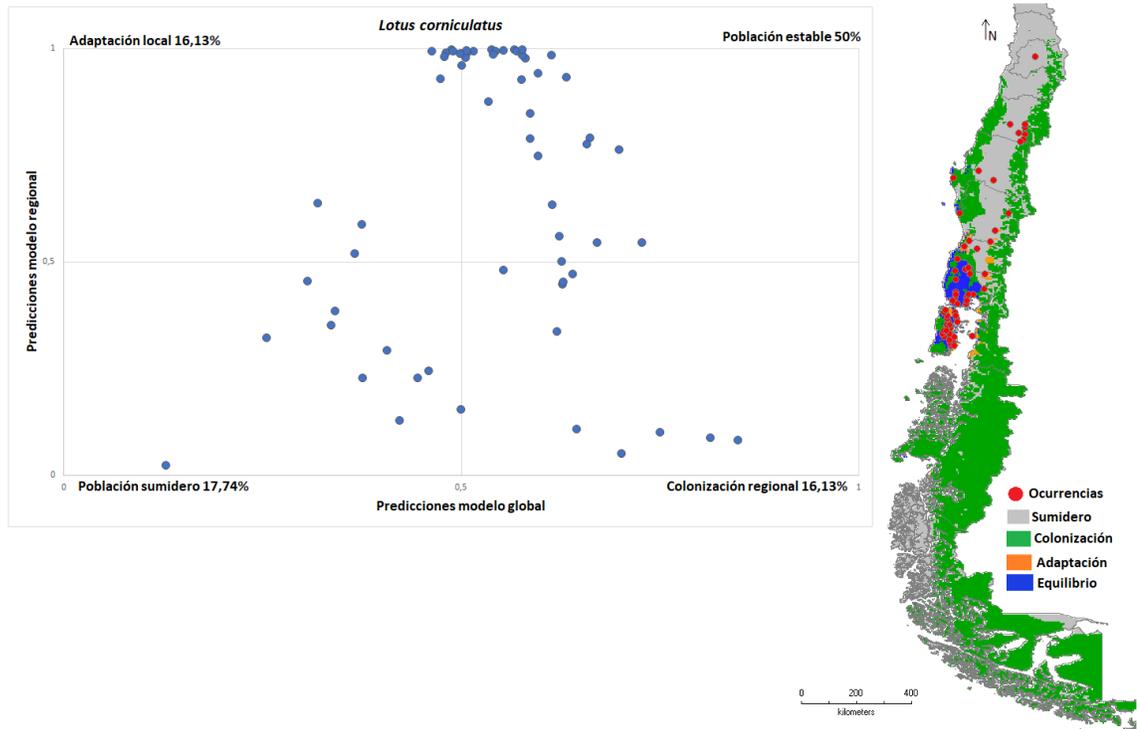


Figura 13. Estados de invasión de *L. corniculatus* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.

3.7 Estado Invasión *Vicia villosa*

Observando la Figura 14 y siguiendo a Gallien et al. (2012) se puede apreciar que un 84,62% de las ocurrencias se encuentran en la zona de equilibrio; 0% de las ocurrencias se encuentran en la zona de adaptación local; 7,69% de las ocurrencias se encuentran en la zona de poblaciones sumidero y un 7,69% se encuentran en la zona de

colonización. La proyección geográfica de las 4 zonas arroja que la sobreposición del modelo global con el modelo regional (zona de equilibrio) proyecta un área de 64.793 Km², el modelo global (zona de colonización regional) proyecta un área de 55.148 Km² y el modelo regional (zona de adaptación local) proyecta un área de 6.183 Km², es decir, el modelo global proyecta aproximadamente un 89% más área que el modelo regional.

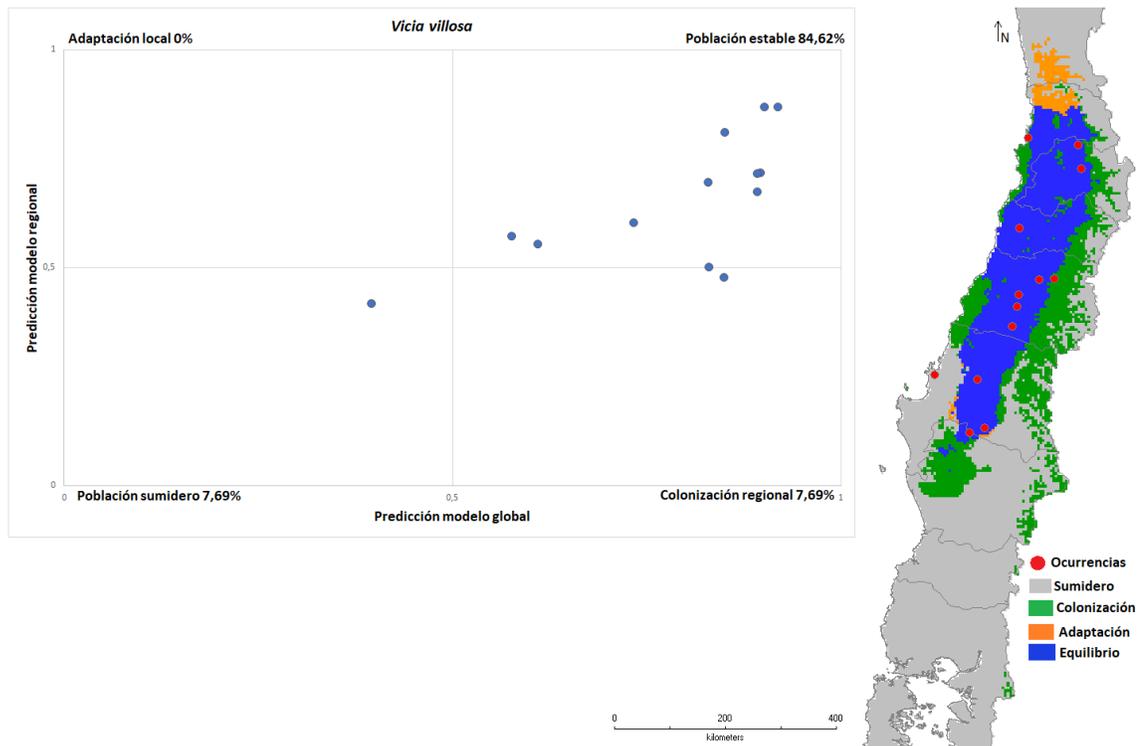


Figura 14. Estados de invasión de *V. villosa* en la zona invadida. A la izquierda se encuentran graficados los valores arrojados por los modelos para cada ocurrencia; a la derecha se encuentra la representación geográfica del nicho global en verde, nicho regional en naranja y las áreas predichas por ambos modelos en azul.

DISCUSIÓN Y PROYECCIONES

En el presente trabajo se examinó el estado de invasión de un conjunto de especies de la Familia Fabaceae utilizando modelos de distribución potencial de especies, específicamente se utilizó la aproximación propuesta por Gallien et al., (2012). En este estudio se realizó un contraste de nichos a dos escalas (global y regional) para identificar el estado de invasión en el que se encuentran este grupo de especies.

Las modelaciones indican que todas ellas, con excepción de *Acacia melanoxylon* resultaron en equilibrio biogeográfico, es decir, la proporción de poblaciones que se encuentran en la zona de quasi-equilibrio es más de lo que se esperaría por simple azar, en otras palabras, la mayoría de las poblaciones se ubican en zonas donde existen condiciones ambientales que también ocupa en el resto del mundo o, dicho de otra forma, el nicho realizado que la especie está ocupando en Chile, está contenido en su nicho potencial fundamental.

En términos de adaptación local, pese a que solo una de las especies no está en equilibrio, todas las especies en estudio presentaron altos porcentajes de poblaciones que estarían en adaptación local, indicando que eventualmente podrían expandir su distribución hacia zonas en las que aún no han logrado establecerse. La mayoría de estas zonas comprendían desde la Región de Los Lagos hacia el sur, e incluso hacia zonas Patagónicas de Chile. Cabe destacar, además, que muchos de los modelos globales proyectados en Chile indican zonas adecuadas para el establecimiento de estas especies hacia el sur del país, las cuales aún no han podido colonizar estos territorios debido a que podrían verse limitadas debido a los bajos grados de perturbación antrópica de estas zonas.

Con respecto a *Acacia melanoxylon*, esta especie genera una mayor preocupación aún, pues según los resultados obtenidos esta especie aún no alcanzaría el equilibrio biogeográfico y, además, sus poblaciones en adaptación local alcanzan un porcentaje del 37,84%, superando a las poblaciones en equilibrio e indicando que esta especie podría estar experimentando cambios microevolutivos para lograr adaptarse a nuevos ambientes que no son predichos por el modelo global. Las razones de porque estas poblaciones se están expandiendo hacia zonas no predichas por el modelo global son múltiples, pero es posible suponer algunas explicaciones adicionales a la adaptación local como, por ejemplo, nuevas interacciones mutualistas con otras especies, ausencia de depredadores o enemigos naturales y niveles favorables de perturbación, todas estas explicaciones podrían ser posibles y deben ser puestas a prueba. En este sentido, la incorporación de la plasticidad fenotípica, uso del suelo, niveles de perturbación, interacciones bióticas y restricciones de dispersión a escalas de modelamiento más finas, podría dilucidar de mejor manera estos patrones (Benito-Garzón et al., 2011), de manera para indagar en estos patrones biogeográficos de las poblaciones a nivel local es algo que debe ser puesto a prueba con experimentos manipulativos.

A nivel global, la diversidad de resultados obtenidos en términos de los estados de invasión sugiere que la herramienta utilizada al comparar el nicho global con el regional es una buena aproximación para evaluar las complejidades que contiene definir el nivel de invasión de una especie, permitiendo generar diversas hipótesis que pueden ser probadas de manera experimental (Taucare et al., 2016). En concordancia con lo anterior y para atender a la particularidad de cada especie, se hará un análisis de cada una de ellas.

***Acacia dealbata* Link (Fabaceae)**

Uno de los taxa más invasivos en los ecosistemas Mediterráneos y el mundo es el género *Acacia* (Fabaceae) (Richardson & Rejmánek, 2011). El éxito invasivo de las especies pertenecientes a este género podría estar relacionado a rasgos reproductivos o eventos de perturbación antrópica (Lorenzo et al., 2010). De hecho, rasgos como la habilidad de reproducirse de manera efectiva en nuevas regiones son comunes en las *Acacias* Australianas (Gibson et al., 2011).

Acacia dealbata Link es una especie de árbol altamente versátil y adaptativa, nativa de la costa sureste de Australia, pero que se ha dispersado por todo el mundo y actualmente cubre un área considerable de América del Sur (Pauchard & Maheu-Giroux, 2007), específicamente en Chile, donde fue introducida con propósitos ornamentales en 1869 (Fuentes et al., 2014) y ocupa aproximadamente unas 100000 hectáreas en la Región del Biobío (Pauchard & Maheu-Giroux, 2007). En Chile, *A. dealbata* crece abundantemente en terrenos erosionados de la Cordillera de la Costa de la Región del Biobío y está asociada principalmente a caminos, riveras fluviales y sitios que se encuentran bajo presiones antrópicas (Peña et al., 2007). Su distribución está concentrada principalmente en la zona centro-sur del País, considerada como maleza forestal de importancia y muy abundante en cuencas pre-andinas de Chile central (Becerra, 2006). Observando los modelos obtenidos para la especie, tanto global como regional, proyectan una distribución potencial similar, que va desde la Región de Valparaíso a la Región de Los Ríos, zonas donde ya se conoce la presencia de la especie anteriormente. Sin embargo, en Langdon et al. (2019), el contraste entre el nicho de su rango nativo vs. el contraste de la especie en su rango invadido (Chile), sugiere

que la especie potencialmente podría ocupar zonas más australes de Chile, logrando establecerse hacia la Patagonia.

En cuanto a su estado de invasión, si bien *A. dealbata* presenta un gran porcentaje de sus poblaciones en estado de equilibrio (44,4%), las poblaciones en estado de adaptación alcanzan un porcentaje considerable, llegando al 34,75%. Las poblaciones en estado de equilibrio se encuentran especialmente en la zona centro-sur del país, mientras que las poblaciones en adaptación local se encuentran especialmente hacia el norte y sur del país, poblaciones que generan preocupación, pues considerando que algunas características que hacen de esta especie un invasor exitoso son su plasticidad fenotípica, la gran capacidad de regeneración vegetativa desde rizomas y sus propiedades alelopáticas (Lorenzo et al., 2008), estas poblaciones podrían llegar a colonizar zonas muy distintas a su rango nativo e incluso muy distintas al rango invadido que ocupa en el país hasta el día de hoy.

Se cree que muchas especies nativas, como, por ejemplo, *Quillaja saponaria* y *Helenium aromaticum* son amenazadas por *A. dealbata* en Chile, desde Valparaíso a la provincia de Los Lagos, representando futuros problemas ecológicos serios (Fuentes-Ramírez et al., 2011). Tomando en cuenta que la especie pone en peligro a especies nativas de gran importancia, es que se hace necesario generar estrategias que prevengan la posible expansión de *A. dealbata* hacia zonas que aún no ha logrado llegar a establecerse, especialmente hacia zonas Patagónicas.

***Teline monspessulana* (L.) K. Koch (Fabaceae)**

Una especie altamente invasiva en la zona de clima mediterráneo y templado de Chile es *Teline monspessulana* (García et al., 2007). Tiene su origen en la cuenca del

Mediterráneo y alrededor del mundo es posible encontrarla en zonas muy diversas en cuanto a clima, algunas similares a su región nativa y otras con climas muy diferentes a su rango nativo (García et al., 2010). *T. monspessulana* se registra por primera vez en Chile en 1847, han transcurrido 173 años desde su introducción, y se describe su uso como ornamental (Matthei, 1995). Actualmente, en Chile Continental es posible encontrar poblaciones de la especie específicamente a lo largo de la Cordillera de la Costa, desde la Región de Valparaíso a la Región de los Ríos (32° - 40° S).

Al observar los resultados obtenidos por el modelo regional construido, la distribución potencial de la especie efectivamente se encuentra en los rangos observados en estudios anteriores, estableciendo zonas adecuadas para la especie desde la Región de Valparaíso hasta la Región de los Ríos, especialmente hacia zonas costeras. Por otra parte, el resultado que arroja el modelo global proyectado en el país muestra otra distribución potencial, la cual proyecta zonas adecuadas para la especie más hacia el sur en la Región de Los Ríos, incluso llegando a la región de Los Lagos. La situación anterior merece atención, considerando que debería evitarse su establecimiento hacia zonas más australes, evitando los futuros daños que podrían generar especies invasoras en la dinámica de especies nativas.

Factores asociados a la actividad humana en conjunto con algunos predictores climáticos explicarían la distribución de *T. monspessulana*. La especie se encontraría presente con mayor probabilidad en áreas con mayor precipitación anual y cercana a áreas urbanas y carreteras (García et al., 2014). En concordancia con lo anterior, las variables ambientales que explicaron en mayor porcentaje los modelos tanto globales como regionales para la especie fueron Bio12 (Precipitación anual), y variables que tienen relación con la temperatura.

En cuanto al estado de invasión de la especie, un 40,81% de las poblaciones se encontrarían en estado de equilibrio. Sin embargo, al observar el porcentaje de poblaciones que caen dentro de las zonas de adaptación local (23,93%), vemos que de igual forma es un número importante, considerando el éxito invasivo de especies invasoras de la Familia Fabaceae y en especial, de este arbusto. En el espacio geográfico, estas zonas de adaptación estarían en las Regiones del Maule y del Biobío principalmente, acercándose hacia el este. Las zonas de colonización estarían hacia el sur del país, pero considerando que sólo un 5,98% de las poblaciones caen en este estado, aún no significa una gran preocupación. En la proyección geográfica de estos estados, la zona de adaptación local se encuentra principalmente en la Región del Biobío. Considerando que parte importante del porcentaje de poblaciones caen en estas zonas (23,93%), se hace imprescindible prestar atención a la especie en esta Región.

Al igual que otras especies invasoras de la familia Fabaceae, las semillas de *T. monspessulana* poseen una testa dura y tienen la capacidad de permanecer en latencia durante años, incrementando su banco de semillas y asegurando su regeneración post-incendio (Matthei et al., 1995). Esto resulta preocupante, y pone en la mira a las regiones del centro-sur del país, específicamente la Región del Biobío, donde actualmente *T. monspessulana* se encuentra establecida de manera abundante y, además, es altamente probable que estas zonas sean sometidas a incendios forestales (Pauchard et al., 2008), específicamente por efecto antrópico. Tomando en cuenta que gran parte de las zonas de adaptación están localizadas en esta región, y que además se han incrementado los incendios forestales en la zona en la última década, habría que probar si efectivamente estas poblaciones están pasando por procesos microevolutivos que le

permiten ocupar zonas en Chile que no ocupan en el resto del mundo y que pone en riesgo al resto de zonas donde aún no ha colonizado.

Debido a que ya se ha confirmado que existe una interacción positiva entre incendios forestales y la germinación de semillas de la especie y que, además, la zona donde existe la mayor abundancia de *T. monspessulana* se ve fuertemente amenazada por la ocurrencia de incendios forestales, es que resulta recomendable erradicar prácticas habituales como la quema de desechos luego de una cosecha, ya que estas prácticas estarían potenciando la permanencia y posible expansión hacia zonas más australes de especies como *T. monspessulana*, pero también algunas especies de la familia como *Ulex europeus* L., *Cytisus striatus*, y algunas *Acacias* (García et al., 2010).

***Cytisus striatus* Rothm. (Fabaceae)**

Cytisus striatus (Hill) Rothm es un arbusto leguminoso endémico de la costa central de la Península Ibérica que crece en suelos rocosos y ácidos a altitudes de entre 30 y 1400 metros (Rodríguez-Echeverría & Perez-Fernandez, 2003). En Chile, *C. striatus* tiene una historia de introducción de 123 años, su primer registro fue en 1897 y actualmente su uso es ornamental (Fuentes et al., 2014). Si bien, la especie presenta un alto potencial invasor, su distribución aún no es tan amplia en comparación con otras especies de la Familia. Según Fuentes et al. (2014), la distribución en Chile abarca desde la Región del Maule hasta la Región de la Araucanía.

Al observar el modelo global proyectado en Chile para la especie, se ve una tendencia de expansión de áreas adecuadas para la especie hacia el norte del país, abarcando hasta la región de Valparaíso. En cambio, hacia el sur, existe una zona adecuada para la expansión de la especie entre la región de Los Ríos y la Región de Los Lagos. Por

otra parte, al observar el modelo regional, presenta la misma tendencia, pero la distribución de zonas adecuadas hacia el sur se muestra continua a diferencia del modelo global. A partir de los modelos obtenidos, es posible también observar que la especie presenta mayores probabilidades de establecimiento hacia zonas costeras, en concordancia con lo expuesto anteriormente, pues *C. striatus* se ve limitada por las altitudes, alcanzando zonas de hasta 1400 metros. Cabe destacar que el modelo global proyecta un incremento en las probabilidades de ocurrencia hacia zonas de mayor altitud, situación preocupante pues, en la zona Centro-Sur del país hacia la cordillera encontramos áreas protegidas, que si bien generalmente son consideradas como menos susceptibles a la invasión por plantas exóticas debido al aislamiento y barrera climática que generan los ambientes de altura (Pauchard et al., 2009), recientemente ha habido considerable evidencia de que algunas especies invasoras serían capaces de cruzar estas barreras alcanzando estos paisajes aislados, elevaciones mayores y ambientes que aún presentan bajos niveles de perturbación (Seipel et al., 2012), poniendo en riesgo la diversidad de especies nativas en zonas protegidas, homogeneizando el paisaje.

En cuanto al estado de invasión en el que se encuentra *C. striatus*, el 53,23 % de las poblaciones cae en las zonas de equilibrio, es decir, serían poblaciones estables y, considerando el tiempo que lleva la especie desde su introducción en el país no resulta extraño este resultado. Un número no menor de poblaciones se encuentran en la zona de adaptación local (17,74%), poblaciones que están explorando zonas que la especie no ocupa globalmente, es decir, estaría adaptándose a nuevas condiciones. Mirando la proyección geográfica de estas zonas, las regiones de adaptación se encontrarían hacia el sur del país, por lo que sería conveniente concentrar esfuerzos en detener la dispersión de la especie hacia estas zonas. Por otra parte, un 20,97% de poblaciones

estarían en zonas no adecuadas para la especie, estas podrían tratarse de colonizaciones fallidas, sin embargo, están siendo sustentadas de alguna fuente, generando así una dinámica de fuente – sumidero, por lo que sería relevante estudiar estas ocurrencias. Si bien el porcentaje de poblaciones que se encontraron en la zona de colonización es bajo respecto a los otros 3 estados, la proyección geográfica de esta zona es de 39.321 Km², zonas que aún podrían ser colonizadas por la especie si logra vencer las barreras que hoy la mantienen en zonas de baja altitud. Considerando lo anterior, tomando en cuenta que los incendios por acción antrópica siguen en aumento en zonas centrales de Chile y que, además, un grupo significativo de plantas naturalizadas en Chile central tiene rasgos asociados directamente con el fuego (Contreras et al., 2011), existe un riesgo de que *C. striatus* crezca de manera agresiva desplazando a especies nativas.

Fuentes et al. (2010) indican que concentrar esfuerzos de erradicación en *C. striatus* sería una buena estrategia, pues se encuentra en sus faces primarias de dispersión en la región, lo que aumentaría sus probabilidades de erradicación y, por lo tanto, evitaría el posible establecimiento de una nueva plaga a largo plazo.

***Acacia melanoxylon* R. Br (Fabaceae)**

El aramo australiano, *Acacia melanoxylon* R. Br., es una especie forestal originaria de Australia, muy versátil y que se ha distribuido alrededor de todo el mundo (Hussain, 2011a). La distribución natural del aramo está asociada a zonas costeras del sureste de Australia y el Noroeste de la isla de Tasmania, estableciéndose en una gran variedad de climas (Ramírez & Schlatter, 1998). En Chile, el aramo australiano presenta su primer registro en 1923, es decir, han pasado 97 años desde su introducción para uso

ornamental y mueblería y, actualmente, presenta un alto potencial invasor (Fuentes et al., 2014).

El clima donde se distribuye en su rango nativo y alcanza su óptimo desarrollo apunta a climas templados – húmedos, con precipitaciones de 800 mm como mínimo y periodo seco inferior a 4 meses. La especie es exigente en cuanto a la cantidad de agua que requiere para su desarrollo óptimo, por lo que se vería afectada por periodos secos prolongados (Esterhuysen, 1985). Las variables climáticas más importantes para el establecimiento y desarrollo de la especie entonces son, las que se relacionan con la disponibilidad de agua y las relacionadas a la temperatura. Al observar los resultados obtenidos para ambos modelos, regional y global, y las variables que en mayor porcentaje explican el comportamiento del modelo desarrollado, se obtuvo a Bio12 (precipitación anual) como variable predominante en ambos modelos, lo anterior en concordancia con los datos mencionados anteriormente. Por otra parte, destaca la predominancia de Bio5 (temperatura máxima del mes más cálido) para el modelo global y Bio11 (temperatura media del mes más frío), ambas relacionadas con las características que permiten el óptimo desarrollo de la especie en cierta región.

En Chile *A. melanoxylon* ha sido plantado desde los 33° a los 42° Sur con éxito variado. En el límite norte de su distribución su uso predomina como árbol decorativo en jardines y parques, mientras que, en el límite sur, se ha introducido como especie complementaria a la agricultura. Su máximo desarrollo ha sido alcanzado especialmente hacia la zona sur del país (Ramírez & Schlatter, 1998) y su distribución iría desde la región de Valparaíso hasta la región de Los Ríos. Mirando los modelos obtenidos para la especie, se observa que en el modelo global proyectado en la región la especie presenta zonas adecuadas para su establecimiento desde la región del Libertador

Bernardo O'higgins hasta la región de Los Ríos principalmente, excluyendo la Isla Grande de Chiloé. Sin embargo, y a pesar de que existen discrepancias con lo observado en estudios anteriores, el modelo global proyectado en la región también muestra zonas adecuadas para la especie hacia la zona más austral de Chile, alcanzando incluso la región de Magallanes, situación que merece atención, pues considerando el potencial invasor de la especie que tiene un rápido crecimiento inicial y, además, presenta una germinación cercana al 100% de sus semillas (Kannegiesser, 1989), es probable que pueda invadir estas áreas remotas. Por otra parte, el modelo regional, arroja zonas adecuadas para la dispersión de la especie que están en concordancia con estudios anteriormente mencionados, arrojando áreas potenciales desde Valparaíso a Los Ríos.

En cuanto al estado de invasión en el que se encuentra la especie en Chile, podemos observar que un 34,45% de las poblaciones serían poblaciones estables, número que, según la tabla 4 no sería significativo, indicando que la especie aún no encuentra su equilibrio biogeográfico. El porcentaje de poblaciones que están en adaptación local, que es un 37,84%, resulta ser bastante alto en comparación a otras especies estudiadas. Estas poblaciones deben ser sujetas a investigación, pues los resultados obtenidos indican que esta especie podría ampliar su distribución hacia zonas australes. Considerando la proyección geográfica de los estados de invasión al mapa, podemos observar que las zonas de adaptación se encuentran preferentemente hacia el sur del país, zonas donde la especie puede haber adaptado sus características a las nuevas condiciones ambientales y, de esta manera, haber adaptado sus preferencias climáticas.

Si bien, la especie es bastante atractiva económicamente debido a sus usos, su establecimiento como especie exótica trae consigo ciertos daños que merecen atención.

A. melanoxyton tiene el potencial de inhibir el crecimiento y características fisiológicas

de hierbas y especies de cultivo o nativas. El efecto fitotóxico, en conjunto con su dramático efecto en la disponibilidad de recursos, podrían contribuir al éxito invasivo de este árbol y su duradero impacto en sitios restaurados (Hussain et al., 2011b). Su expansión entonces y/o futuras plantaciones de uso comercial deben ser supervisadas con precaución, evitando la expansión de la especie a zonas más australes del país.

***Ulex europaeus* L. (Fabaceae)**

Según Fuentes et al. (2014) *U. europaeus* es un arbusto con amplia historia de invasión en Chile, pues fue introducida en el año 1840 para ser usada como cerco vivo principalmente. Al ser una especie que lleva 180 años desde su introducción, ha tenido un tiempo extendido para poder establecerse, naturalizarse y lograr ser, a la fecha, un arbusto con gran potencial invasor en el país. *U. europaeus*, conocido como “espinillo”, es un arbusto perenne nativo de la templada costa Atlántica de Europa y las Islas Británicas (Hill et al., 2008). Este arbusto está considerado por la IUCN como una de las 100 peores especies invasoras del mundo y en Chile, que afecta severamente a la agricultura y la silvicultura entre los 37° y los 43° S (Altamirano et al., 2016).

Al contrastar el nicho proyectado por el modelo global con el nicho invadido (regional), fue posible encontrar discordancias en el área adecuada para el establecimiento de la especie. Por una parte, el nicho invadido proyecta áreas potenciales de distribución de la especie en zonas Mediterráneas del centro-sur de Chile, específicamente entre la VIII región del Bío-Bío y la X región de Los Lagos, mientras que el nicho global proyectado en Chile muestra un área potencial mucho más amplia que la proyectada por el modelo regional, ampliando su distribución potencial hacia el sur, desde la región de Valparaíso hasta incluso zonas australes de la región de Magallanes. El resultado anterior, en especial el modelo regional (área invadida) arroja una distribución menor a la observada

en fuentes bibliográficas donde se indica que el área de distribución de la especie en Chile Continental va de la Región de Valparaíso a la Región de Los Lagos (Fuentes et al., 2014). Sin embargo, al observar lo arrojado por el modelo global, además de coincidir con el límite norte observado para la especie, proyecta áreas de distribución potencial hacia zonas australes de Chile. Considerando que, en este estudio, para la construcción de modelo regional se han utilizado sólo presencias de la especie regionales, es posible que se deba considerar un mayor esfuerzo de muestreo en investigaciones posteriores y, otra de las posibilidades es que la especie esté modificando su nicho realizado en el país.

En cuanto a la etapa del estado de invasión en la que se encuentra la especie, los resultados indican que una parte importante de las poblaciones observadas (44%) se encuentran en un área de equilibrio, es decir, son poblaciones estables, otro 25 % corresponden a poblaciones que se encuentran en adaptación localmente, 22% son poblaciones sumidero y un 9% de las poblaciones están en un estado de colonización. A la fecha, *U. europaeus* se encontraría cerca del equilibrio geográfico, pues gran parte de su nicho realizado se encuentra contenido por el nicho potencial proyectado en la región, por otra parte, el 44% de las poblaciones estarían ocupando zonas en la región que son similares a las que la especie ocupa a nivel global. Observando esta zona de intersección en el espacio geográfico, es posible dilucidar que las zonas que preferentemente ocupa *U. europaeus* van desde la VIII región del Bío-Bío a la XIV región del Los Ríos, es específico zonas costeras, con climas templados. Esto coincide con el clima de su región nativa y con las descripciones que indican que la distribución se ve restringida en altitud debido a la temperatura. Por otra parte, las variables que más explican la distribución de la especie en Chile según el modelo construido son la

precipitación anual y la temperatura máxima del mes más frío (Bio12 y Bio 6 respectivamente), mostrando una concordancia con los antecedentes de la especie en el país. Los antecedentes que existen de *U. europaeus* indican que es tolerante a un amplio rango de condiciones, sin embargo, en latitudes templadas, su distribución se ve limitada altitudinalmente debido a las temperaturas frías (Hill et al., 2008).

Pese a que gran parte de las poblaciones se encontrarían en equilibrio, un porcentaje no menor (25%) se encuentran en zonas de adaptación local, preferentemente hacia zonas más al sur. Lo anterior, sugiere una especial atención a estas poblaciones, pues como se observó en el modelo global obtenido, existen zonas adecuadas para la especie hacia zonas australes del país y, por otra parte, al haber un gran porcentaje de poblaciones adaptándose, sugiere además que la especie estaría sufriendo procesos microevolutivos para comenzar a ocupar zonas en la región que no ocupa en el resto del mundo.

En particular, adaptaciones a las condiciones climáticas del rango invadido como la temperatura, precipitaciones y la estacionalidad son esenciales para la naturalización y en algunos casos, contribuyen a la invasividad (Barret et al., 2008). La plasticidad fenotípica es uno de los mecanismos que le permiten a las exóticas colonizar áreas de gran variedad ambiental (Davidson et al., 2011; Griffith et al., 2014). En *U. europaeus*, algunos estudios previos han dado cuenta de evolución de sus poblaciones en muchos rasgos de historia de vida, especialmente en estados tempranos, como, por ejemplo, el crecimiento de las semillas o la masa de las semillas (Atlan et al., 2015), rasgos que han sido asociados frecuentemente a un incremento en la capacidad invasiva en las regiones introducidas (Keane et al., 2002). *U. europaeus* tiene una alta capacidad de germinación y sus semillas son capaces de germinar bajo una gran diversidad de condiciones climáticas, además, sus semillas tienen la capacidad de permanecer latentes en estado

de dormancia por varios años lo cual las protege y permite una amplia dispersión en el tiempo. También hay que agregar, la gran cantidad de semillas que produce anualmente. Este conjunto de características hace de *U. europaeus* una especie con alto potencial de colonización (Udo et al., 2017) y, por lo tanto, debe ser considerada para planes de manejo y evitar su expansión hacia zonas australes.

***Lotus corniculatus* L. (Fabaceae)**

Lotus corniculatus L., es una especie leguminosa común, nativa de Eurasia occidental y el norte de África y que ha sido introducida alrededor del mundo como planta de forraje de alto nivel nutricional, sin embargo, ya es reconocida al menos en Estados Unidos y el Norte de Japón como una especie de planta invasora que compite con las especies endémicas (Mimura et al., 2013). En Chile, presenta su primer registro en 1847, por lo que tiene una larga historia de introducción en el país como planta de forraje (Fuentes et al, 2014). Su distribución en Chile abarcaría desde la Región Metropolitana a la Región de los Lagos, ocupando un amplio rango de regiones del país. Al observar los resultados obtenidos para ambos modelos construidos (global y regional), es posible ver que si bien el límite norte coincide en ambos casos con el observado anteriormente por Fuentes et al. (2014) (Región Metropolitana), existe una gran diferencia en el límite sur de ambos modelos, por una parte, el modelo global que ha sido proyectado en la región muestra un límite sur bastante extenso, abarcado toda la zona austral y patagónica de Chile. Lo anterior resulta preocupante, pues esto indicaría que existen condiciones climáticas que la especie ocupa en todo el mundo y que aún siguen disponibles para ser ocupadas por la especie si resulta su invasión hacia zonas más australes. En cuanto el modelo regional, este muestra una distribución más acotada, presentando una mayor

probabilidad de establecimiento en la región de Los Ríos, especialmente en la Isla Grande de Chiloé.

En este estudio, fue posible observar que un 50% de las poblaciones de *L. corniculatus* en el país se encuentran en un estado estable y de equilibrio, lo cual indicaría que la población estaría alcanzando un equilibrio biogeográfico. Sin embargo, si observamos los porcentajes obtenidos para poblaciones que están en adaptación local y en estado de colonización regional, son porcentajes considerables, alcanzando un 16,13% ambos. Estas poblaciones deben ser consideradas para futuros estudios, pues considerando que existe vasto territorio disponible para la especie hacia la zona austral de Chile, es altamente probable que esta especie amplíe su rango de distribución hacia zonas donde aún no ha podido llegar.

Estudiando más en profundidad sobre la especie, algunos estudios como Rádic et al. (2014), mencionan que *L. corniculatus* además de ser una planta de gran calidad para el forrajeo, posee otras características interesantes como la habilidad de crecer a bajas temperaturas y en suelos ácidos. La especie se encuentra adaptada a condiciones que otras especies leguminosas de forrajeo no soportan tales como sequía, suelos húmedos o infertilidad del suelo (Marten et al., 1987). Lo anterior resulta preocupante, considerando que el modelo obtenido para la especie sugiere zonas adecuadas hacia la zona Sur de Chile, donde las temperaturas son más bajas y entonces donde posiblemente podría colonizar la especie. Por otra parte, al ser una especie con gran capacidad adaptativa, tendrá más posibilidades de establecerse en zonas que hasta ahora no ha logrado invadir.

***Vicia villosa* Roth (Fabaceae)**

Vicia villosa es una planta nativa de la península ibérica y Europa, es una hierba trepadora que crece en matorrales, cunetas y junto a las acequias (*Vicia villosa* in GBIF, 2019). Es una especie cultivada para forrajeo y abono verde (Guldan et al., 1996).

Los resultados obtenidos en los modelos globales y regionales muestran áreas adecuadas para la zona centro sur en el caso del modelo global, incluso denotan algunas áreas adecuadas para el establecimiento de la especie hacia zonas patagónicas. En cuanto al modelo regional, si bien muestra un área similar donde la especie podría establecerse, es una distribución más amplia, tanto al norte como al sur. Por otra parte, el estado de invasión de la planta se encuentra en un 84,62% en estado estable, encontrando un 0% de las poblaciones en adaptación local y un 7,69% de poblaciones en estado de colonización. Cabe destacar que las ocurrencias regionales utilizadas para la construcción de este modelo fueron de 13, por lo que sería conveniente trabajar con más datos para un mejor desempeño del modelo. Además, es importante mencionar que, al hacer una revisión bibliográfica sobre la especie como invasor en nuestro país, presenta poca información, incluso presenta un bajo número de estudios realizados a nivel global con respecto al potencial invasor de *v. villosa*, por lo que sería conveniente investigar sobre su dinámica en profundidad.

Discusión general de las especies

Chile se encuentra aislado de otras áreas de América del Sur (Arroyo et al., 1999) y, algunas partes del territorio chileno, como por ejemplo las regiones Mediterráneas y templadas-lluviosas, son consideradas como “hotspot” de biodiversidad global, debido al alto nivel de endemismo y aislamiento biogeográfico (Myers et al., 2000). Más del 65%

de las especies naturalizadas en Chile continental están propagadas a través de la región de Chile central (Teillier et al., 2010), donde las áreas bajo los 2000 msnm presentan un clima de tipo Mediterráneo (Di Castri & Hajek, 1976). La flora de Chile central se diversificó y distribuyó en un ambiente naturalmente no expuesto a fuegos periódicos (Villagrán et al., 1995). Sin embargo, en los últimos siglos, la vegetación en la región ha sido sometida un régimen de fuego impuesto por el humano con el objetivo de despejar terreno para múltiples usos (Lara et al., 2003), una práctica que no ha sido evaluada ni analizada en profundidad en términos de sus consecuencias ecológicas. Los incendios abren una oportunidad de colonización y persistencia de algunas plantas, debido a que liberan espacios y nutrientes donde algunas plantas invasoras pueden establecerse con éxito (Richardson et al., 1990). Frente a esto, el escenario de invasión de especies de la familia Fabaceae, en especial las estudiadas en esta investigación, se presenta bastante complejo si se considera el patrón actual de aumento de incendios forestales en la zona centro-sur de Chile. Lo más probable es que la invasión de estas especies aumente afectando incluso aquellos fragmentos de bosques nativos que sobreviven en la matriz dominada por plantaciones forestales, por lo que deben considerarse otras alternativas que permitan disminuir la expansión de estas especies y fomentar la conservación y restauración de la vegetación nativa remanente (García et al., 2010).

Considerando que el grupo de especies aquí estudiadas se ven potenciadas por los incendios forestales y que la mayoría de ellas se establece de manera preferente en una zona de alta importancia debido al nivel de endemismo de sus especies, resulta prioritario establecer estrategias de conservación de áreas protegidas, evitando el

establecimiento e invasión de especies exóticas como las de la familia Fabaceae, que actualmente en Chile tienen un alto índice invasor (Fuentes et al., 2014).

El cambio climático también juega un papel fundamental en los procesos de invasión estimulando los mecanismos que favorecen la proliferación de especies invasoras (Kleinbauer et al., 2010). Frente a todos estos hechos, un manejo sostenible de plantas invasoras se hace fuertemente necesario y demandará la integración de opciones de control tanto mecánicas como químicas y biológicas, además de varias formas de control cultural, como, por ejemplo, manejo del pastoreo, incendios programados y programas de restauración (Richardson & Kluge, 2008). Para poder determinar qué medidas tomar respecto de la invasión de estas especies es necesario someterlas a estudios posteriores donde sea posible visualizar los rasgos que las hacen invasoras en el país. Experimentos comunes de jardín que involucran especies invasoras sugieren que una evolución rápida podría estar ocurriendo sobre varios rasgos, como el tamaño de la planta (Blumenthal & Hufbauer, 2007), capacidad de dispersión (Cheptou et al., 2008), salida reproductiva (Ridley & Ellstrand, 2009) y plasticidad fenotípica (Richards et al., 2006). Estos estudios indicarían que algunas especies de plantas pueden evolucionar rápidamente en respuesta a condiciones climáticas locales que difieren del rango nativo y entonces resulta importante comprender qué impulsa estos cambios rápidos en especies invasoras, de manera de prevenir el establecimiento de las especies en nuevos hábitats.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que los modelos de distribución de especies son útiles en la determinación de sitios adecuados y susceptibles a invasiones, que pueden ser considerados como prioridad para su gestión (Cabra - Rivas et al., 2016). Lo expuesto en este trabajo permite visualizar una primera aproximación del estado de invasión de un grupo de especies altamente invasoras en la zona central de Chile y,

además, entrega información para la toma de decisiones al momento de comenzar acciones de manejo y gestión de estas poblaciones.

CONCLUSIONES

- La construcción de modelos de distribución regionales y globales para las distintas especies y la posterior superposición y contraste entre ellos permitió identificar y evaluar los estados de invasión de las 7 especies en estudio.
- La mayoría de las especies presentó un alto porcentaje de sus poblaciones en estado de equilibrio, a excepción de *Acacia melanoxylon*, quien presentó un mayor porcentaje de poblaciones en estado de adaptación local, lo cual la hace una especie que debería obtener mayor atención en cuanto a su limitación para dispersarse hacia zonas australes del país.
- Si bien la mayoría de las especies obtuvo un alto porcentaje de poblaciones en estado de equilibrio, todas ellas obtuvieron porcentajes importantes de poblaciones en adaptación local, las cuales requieren atención frente a la posible dispersión hacia zonas que aún no han ocupado, especialmente zonas patagónicas.
- Los resultados de este estudio generan una base biológica respecto al estudio de especies invasoras, permitiendo establecer áreas potenciales de distribución, comprensión de la dinámica de las especies y jerarquización potencial de especies en la que habría que prestar más atención, herramientas fundamentales en la toma de decisiones, así como para futuras investigaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Altamirano, A., Cely, J. P., Etter, A., Miranda, A., Fuentes-Ramirez, A., Acevedo, P., ... & Vargas, R. (2016). The invasive species *Ulex europaeus* (Fabaceae) shows high dynamism in a fragmented landscape of south-central Chile. *Environmental monitoring and assessment*, 188(8), 495.
- Arroyo, M. T. K., Rozzi, R., Simonetti, J. A., Marquet, P., & Salaberry, M. (1999). Central Chile. *Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecosystems*, 161-171.
- Atlan, A., Schermann-Legionnet, A., Udo, N., & Tarayre, M. (2015). Self-incompatibility in *Ulex europaeus*: variations in native and invaded regions. *International Journal of Plant Sciences*, 176(6), 515-524.
- Barrett, S. C., Colautti, R. I., & Eckert, C. G. (2008). Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular ecology*, 17(1), 373-383.
- Becerra, P. I. (2006). Invasión de árboles alóctonos en una cuenca pre-andina de Chile central. *Gayana. Botánica*, 63(2), 161-174.
- Benito Garzón, M., Alía, R., Robson, T. M., & Zavala, M. A. (2011). Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 20(5), 766-778.
- Blumenthal, D. M., & Hufbauer, R. A. (2007). Increased plant size in exotic populations: a common-garden test with 14 invasive species. *Ecology*, 88(11), 2758-2765.

Cabra-Rivas, I., Saldaña, A., Castro-Díez, P., & Gallien, L. (2016). A multi-scale approach to identify invasion drivers and invaders' future dynamics. *Biological Invasions*, 18(2), 411-426.

Cheptou, P. O., Carrue, O., Rouifed, S., & Cantarel, A. (2008). Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(10), 3796-3799.

Contreras, T. E., Figueroa, J. A., Abarca, L., & Castro, S. A. (2011). Fire regimen and spread of plants naturalized in central Chile. *Revista chilena de historia natural*, 84(3), 307-323.

Davidson, A. M., Jennions, M., & Nicotra, A. B. (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology letters*, 14(4), 419-431.

Di Castri, F., & Hajek, E. R. (1976). Bioclimatología de Chile.

Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 40, 677-697.

Esterhuysen, C. J. (1985). Site requirements of the most important commercial trees planted in South Africa. *South African Forestry Journal*, 133(1), 61-66.

Fick, S.E. and R.J. Hijmans, 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.

Fuentes, N., Ugarte, E., Kühn, I., & Klotz, S. (2010). Alien plants in southern South America. A framework for evaluation and management of mutual risk of invasion between Chile and Argentina. *Biological invasions*, 12(9), 3227-3236.

Fuentes, N., Pauchard, A., Sánchez, P., Esquivel, J., & Marticorena, A. (2013). A new comprehensive database of alien plant species in Chile based on herbarium records. *Biological Invasions*, 15(4), 847-858.

Fuentes, N., Sánchez, P., Pauchard, A., Urrutia, J., Cavieres, L., & Marticorena, A. (2014). *Plantas invasoras del centro-sur de Chile: Una guía de campo*. Laboratorio de Invasiones biológicas.

Fuentes-Ramírez, A., Pauchard, A., Cavieres, L. A., & García, R. A. (2011). Survival and growth of *Acacia dealbata* vs. native trees across an invasion front in south-central Chile. *Forest Ecology and Management*, 261(6), 1003-1009.

Gallien, L., Douzet, R., Pratte, S., Zimmermann, N. E., & Thuiller, W. (2012). Invasive species distribution models—how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Global Ecology and Biogeography*, 21(11), 1126-1136.

García, R. A., Pauchard, A., & Peña, E. (2007). Invasión de *Teline monspessulana* (L.) K. Koch después de un incendio forestal: Banco de semillas, regeneración y crecimiento. *Gayana Botánica*, 64, 200-209.

García, R. A., Pauchard, A., Cavieres, L. A., Peña, E., & Rodríguez, M. F. (2010). El fuego favorece la invasión de *Teline monspessulana* (Fabaceae) al aumentar su germinación. *Revista chilena de historia natural*, 83(3), 443-452.

García, R. A., Pauchard, A., & Escudero, A. (2014). French broom (*Teline monspessulana*) invasion in south-central Chile depends on factors operating at different spatial scales. *Biological invasions*, 16(1), 113-124.

GBIF.org (2020), Página de Inicio de GBIF. Disponible en: <https://www.gbif.org> [24 de agosto de 2020].

Gibson, M. R., Richardson, D. M., Marchante, E., Marchante, H., Rodger, J. G., Stone, G. N., ... & Johnson, S. D. (2011). Reproductive biology of Australian acacias: important mediator of invasiveness?. *Diversity and Distributions*, 17(5), 911-933.

Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9), 993-1009.

Guldan, S. J., Martin, C. A., Cueto-Wong, J., & Steiner, R. L. (1996). Interseeding legumes into chile: Legume productivity and effect on chile yield. *HortScience*, 31(7), 1126-1128.

Griffith, A. B., Andonian, K., Weiss, C. P., & Loik, M. E. (2014). Variation in phenotypic plasticity for native and invasive populations of *Bromus tectorum*. *Biological invasions*, 16(12), 2627-2638.

Hill, R. L., Ireson, J., Sheppard, A. W., Gourlay, A. H., Norambuena, H., Markin, G. P., ... & Coombs, E. M. (2008). A global view of the future for biological control of gorse, *Ulex europaeus* L. In *Proceedings of the XII international symposium on biological control of weeds* (pp. 680-686). CAB International Wallingford UK.

Hussain, M. I., Gonzalez, L., & Reigosa, M. J. (2011a). Allelopathic potential of *Acacia melanoxylon* on the germination and root growth of native species. *Weed Biology and Management*, 11(1), 18-28.

Hussain, M. I., González, L., Souto, C., & Reigosa, M. J. (2011b). Ecophysiological responses of three native herbs to phytotoxic potential of invasive *Acacia melanoxylon* R. Br. *Agroforestry systems*, 83(2), 149.

Kannegiesser Schuh, U. (1989). Antecedentes generales sobre *Acacia melanoxylon* (aromo australiano).

Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in ecology & evolution*, 17(4), 164-170.

Kleinbauer, I., Dullinger, S., Peterseil, J., & Essl, F. (2010). Climate change might drive the invasive tree *Robinia pseudacacia* into nature reserves and endangered habitats. *Biological conservation*, 143(2), 382-390.

Langdon, B., Pauchard, A., & Bustamante, R. O. (2019). *Acacia dealbata* invasion in Chile: Surprises from climatic niche and species distribution models. *Ecology and evolution*, 9(13), 7562-7573.

Lara, A., Wolodarsky-Franke, A., Aravena, J. C., Cortés, M., Fraver, S., & Silla, F. (2003). Fire regimes and forest dynamics in the lake region of south-central Chile. In *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the Western Americas* (pp. 322-342). Springer, New York, NY.

Lorenzo, P., González, L., & Reigosa, M. J. (2010). The genus *Acacia* as invader: the characteristic case of *Acacia dealbata* Link in Europe. *Annals of Forest Science*, 67(1), 101.

Lorenzo, P., Pazos-Malvido, E., González, L., & Reigosa, M. J. (2008). Allelopathic interference of invasive *Acacia dealbata*: physiological effects. *Allelopathy Journal*, 22(2), 64-76.

Marten, G. C., Ehle, F. R., & Ristau, E. A. (1987). Performance and Photosensitization of Cattle Related to Forage Quality of Four Legumes 1. *Crop science*, 27(1), 138-145.

Matthei, J., Marticorena, C., Quezada, M., & Rodríguez, R. (1995). *Manual de las malezas que crecen en Chile*. Alfabetra impresores.

Mimura, M., Ono, K., Goka, K., & Hara, T. (2013). Standing variation boosted by multiple sources of introduction contributes to the success of the introduced species, *Lotus corniculatus*. *Biological invasions*, 15(12), 2743-2754.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853.

Pauchard, A., & Alaback, P. B. (2004). Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile. *Conservation Biology*, 18(1), 238-248.

Pauchard, A., & Maheu-Giroux, M. (2007). *Acacia dealbata* invasion across multiple scales: Conspicuous flowering species can help us study invasion pattern and processes. In *Sourcebook on Remote Sensing and Biodiversity Indicators*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Technical Series (No. 32, p. 203).

Pauchard, A., Garcia, R. A., Pena, E., González, C., Cavieres, L. A., & Bustamante, R. O. (2008). Positive feedbacks between plant invasions and fire regimes: *Teline monspessulana* (L.) K. Koch (Fabaceae) in central Chile. *Biological Invasions*, 10(4), 547-553.

Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C. C., Alexander, J., Edwards, P. J., ... & Jakobs, G. (2009). Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(9), 479-486.

Peña, E., Langdon, B., & Pauchard, A. (2007). Árboles exóticos naturalizados en el bosque nativo chileno. *Bosque Nativo*, 40(1).

Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3-4), 231-259.

Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161-175.

QUIROZ, C. L., PAUCHARD, A., CAVIERES, L. A., & ANDERSON, C. B. (2009a). Análisis cuantitativo de la investigación en invasiones biológicas en Chile: tendencias y desafíos. *Revista chilena de historia natural*, 82(4), 497-505.

Quiroz, C., Pauchard, A., Marticorena, A., & Cavieres, L. A. (2009b). *Manual de plantas invasoras del centro-sur de Chile*. Concepción: Laboratorio de Invasiones Biológicas.

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Radić, V. O. J. O., Vučković, S. A. V. O., Gatarić, Đ. O. R. Đ. E., Prodanović, S. L. A. V. E. N., Drinić Milanka, K. A., & Pajčin, Đ. (2014). Characterization of birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus* L.) genotypes from the local population in Bosnia and Herzegovina. *Bothalia Journal*, 44(6), 98-105.

Ramírez, J. C., & Schlatter, J. (1998). Análisis de variables de sitio para estimar el establecimiento en Chile de *Acacia melanoxylon* R. Br. *Bosque*, 19(2), 37-51.

Richardson, D., Cowling, R. M., & Le Maitre, D. C. (1990). Assessing the risk of invasive success in *Pinus* and *Banksia* in South African mountain fynbos. *Journal of Vegetation Science*, 1(5), 629-642.

Richardson, D. M., & Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species—a global review. *Diversity and distributions*, 17(5), 788-809.

Richardson, D. M., & Kluge, R. L. (2008). Seed banks of invasive Australian *Acacia* species in South Africa: role in invasiveness and options for management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(3), 161-177.

Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J., & Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology letters*, 9(8), 981-993.

Ridley, C. E., & Ellstrand, N. C. (2009). Evolution of enhanced reproduction in the hybrid-derived invasive, California wild radish (*Raphanus sativus*). *Biological Invasions*, 11(10), 2251.

Rodríguez-Echeverría, S., & Pérez-Fernández, M. A. (2003). The seasonal impact of *Cytisus striatus* on soil fertility and the herbaceous understory. *Journal of Mediterranean Ecology*, 4, 35-43.

Rouget, M., Richardson, D. M., Nel, J. L., Le Maitre, D. C., Egoh, B., & Mgidi, T. (2004). Mapping the potential ranges of major plant invaders in South Africa, Lesotho and Swaziland using climatic suitability. *Diversity and Distributions*, 10(5-6), 475-484.

Seipel, T., Kueffer, C., Rew, L. J., Daehler, C. C., Pauchard, A., Naylor, B. J., ... & Cavieres, L. A. (2012). Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 236-246.

Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19644-19650.

Taucare-Ríos, A., Bizama, G., & Bustamante, R. O. (2016). Using global and regional species distribution models (SDM) to infer the invasive stage of *Latrodectus geometricus* (Araneae: Theridiidae) in the Americas. *Environmental entomology*, 45(6), 1379-1385.

Teillier, S., Figueroa, J. A., & Castro, S. A. (2010). Especies exóticas de la vertiente occidental de la cordillera de la Costa, Provincia de Valparaíso, Chile central. *Gayana. Botánica*, 67(1), 27-43.

Thuiller, W., Richardson, D. M., PYŠEK, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., & Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global change biology*, 11(12), 2234-2250.

Udo, N., Tarayre, M., & Atlan, A. (2017). Evolution of germination strategy in the invasive species *Ulex europaeus*. *Journal of Plant Ecology*, 10(2), 375-385.

Vicia villosa Roth in GBIF Secretariat (2019). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2020-08-25.

Villagrán, C., Moreno, P., & Villa, R. (1995). Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. *Ecología de los bosques nativos de Chile*, 51-65.

Vitousek, P. M., D'antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M., & Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 1-16.

Warren, D.L., N. Matzke, M. Cardillo, J. Baumgartner, L. Beaumont, N. Huron, M. Simões, Teresa L. Iglesias, and R. Dinnage. 2019. ENMTools (Software Package). URL: <https://github.com/danlwarren/ENMTools>. doi:10.5281/zenodo.3268814

Wilson, J. R., Richardson, D. M., Rouget, M., Procheş, Ş., Amis, M. A., Henderson, L., & Thuiller, W. (2007). Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions. *Diversity and Distributions*, 13(1), 11-22.

ANEXOS

Anexo I. Análisis de correlación de variables entre las 19 variables bioclimáticas.

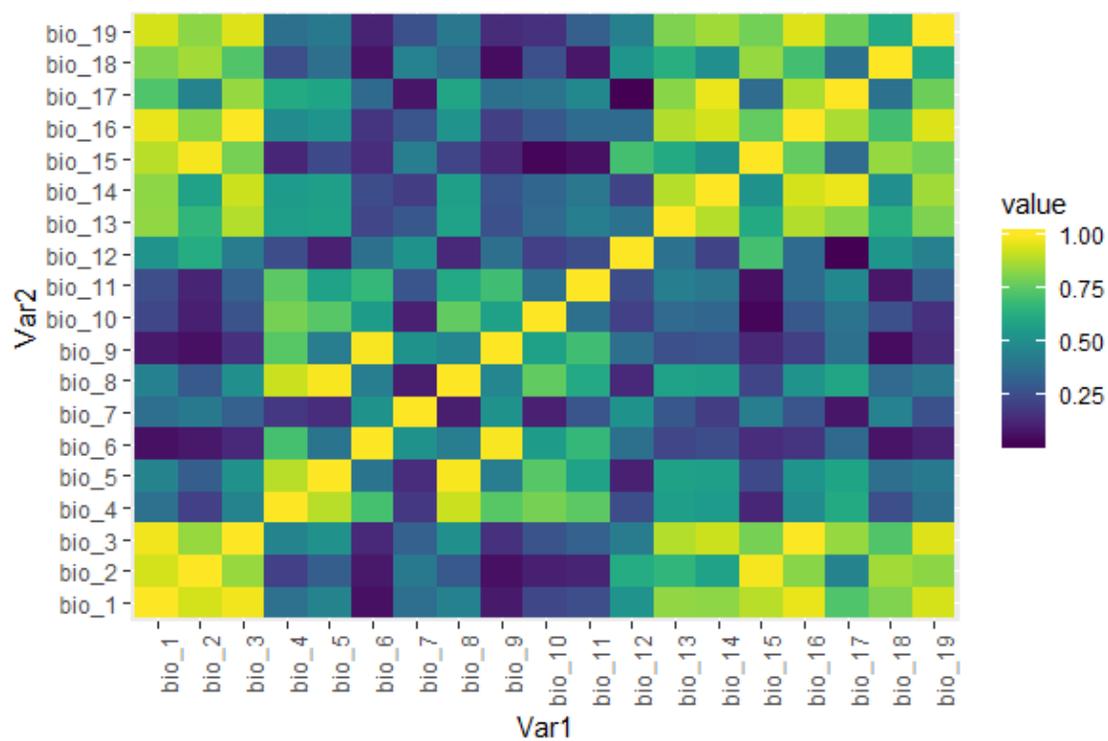


Figura A.1 Análisis de correlación entre las 19 variables bioclimáticas.

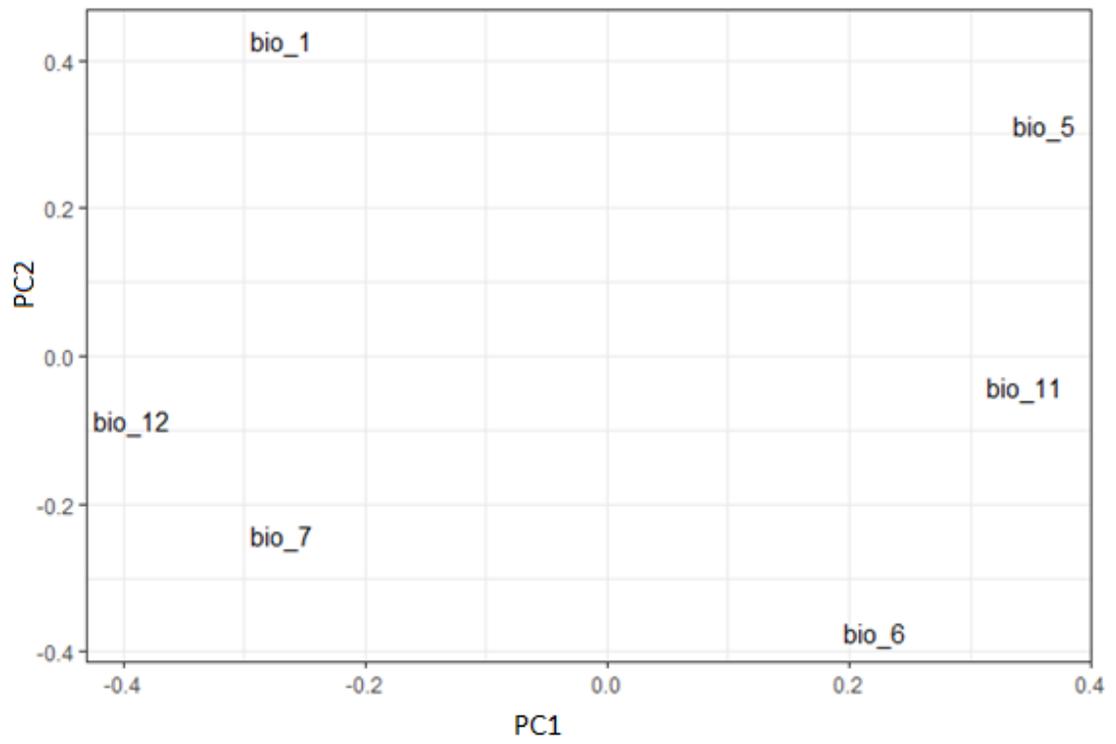
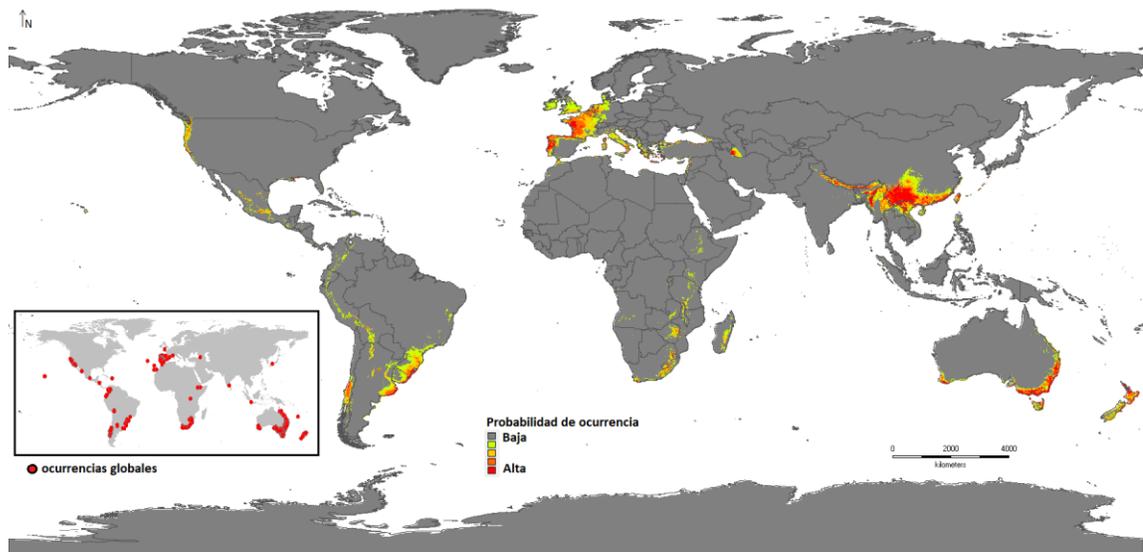


Figura A.2 Variables bioclimáticas que se utilizaron en la construcción de modelos globales y regionales.

Anexo II. Modelos de distribución de especies globales, ocurrencias utilizadas a nivel global para cada una de las especies e imágenes respectivas.

Acacia dealbata

Origen: Australia.

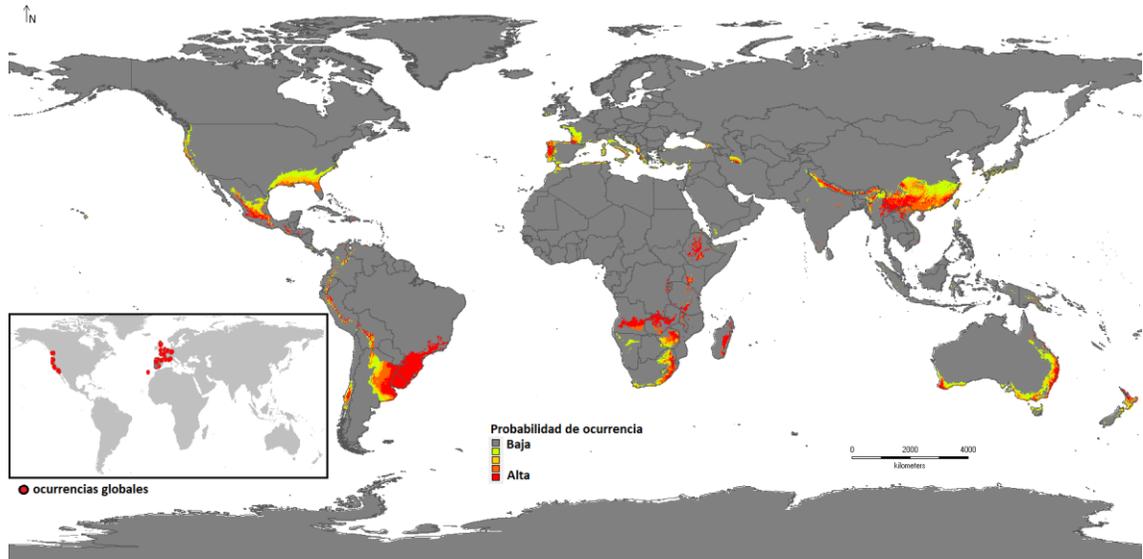




Fuente: Fuentes et al., (2014)

Cytisus striatus

Origen: España y Portugal

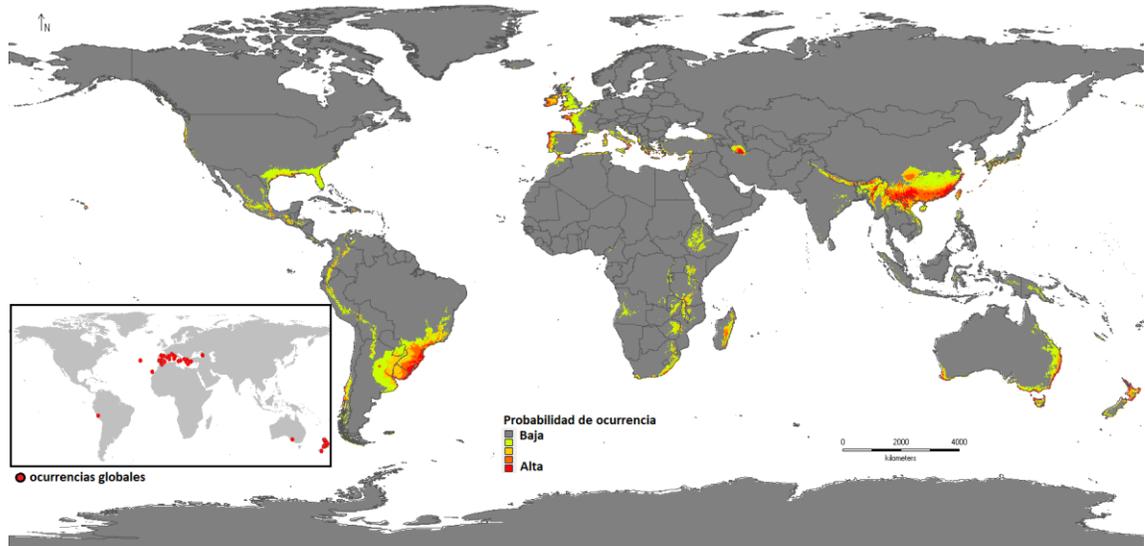




Fuente: Fuentes et al., (2014)

Teline monspessulana

Origen: Europa

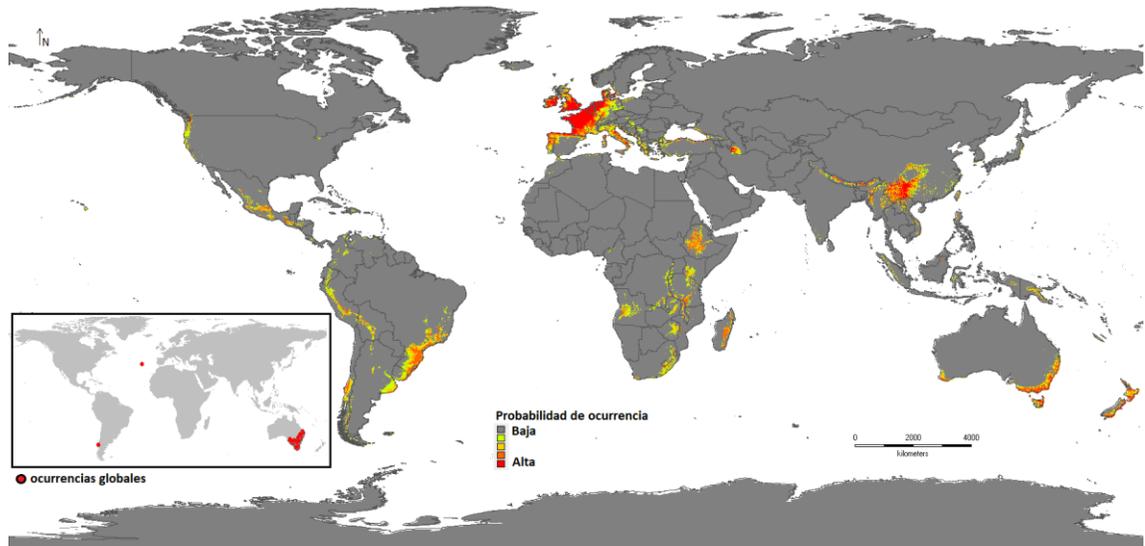




Fuente: Fuentes et al., (2014)

Acacia melanoxylon

Origen: Australia

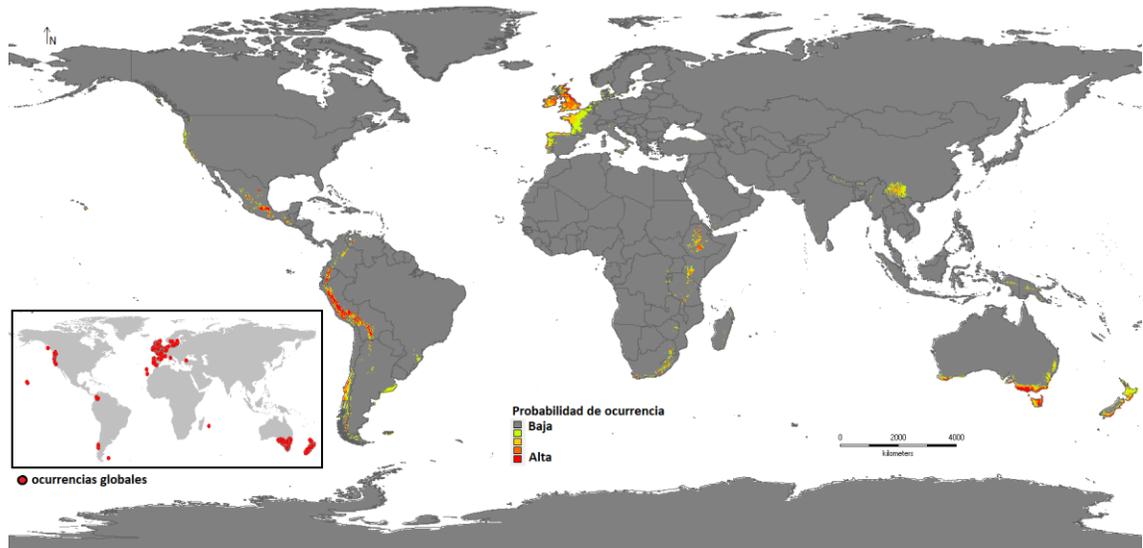




Fuente: Fuentes et al., (2014)

Ulex europaeus

Origen: Europa

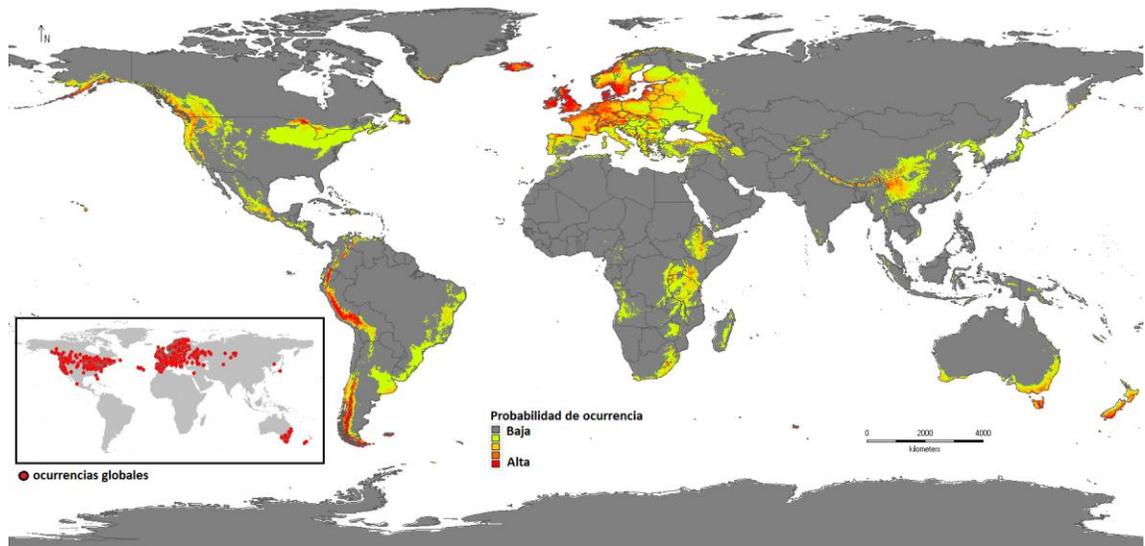




Fuente: Fuentes et al., (2014)

Lotus corniculatus

Origen: Eurasia, África.

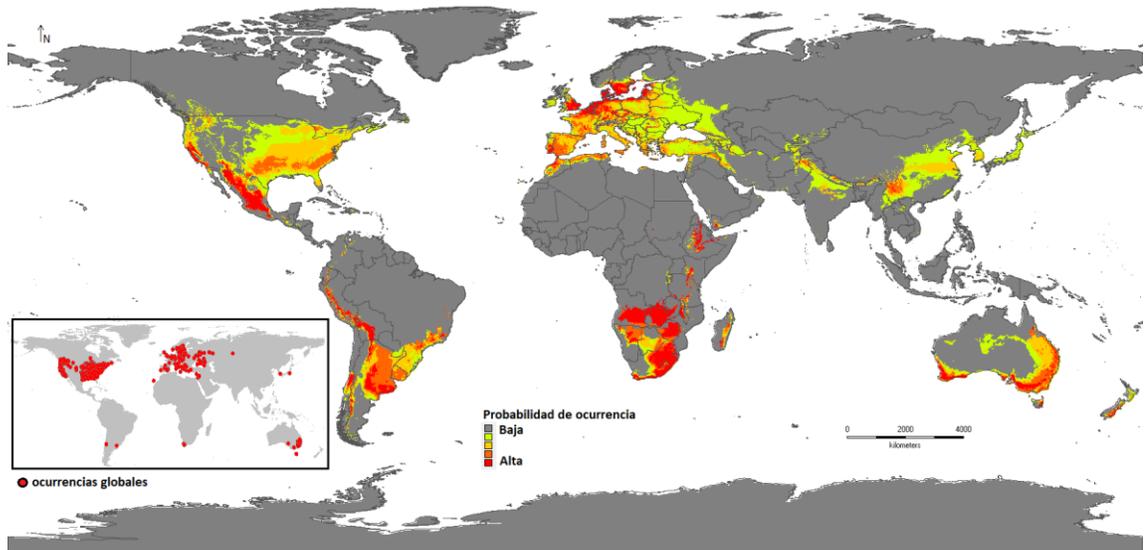




Fuente: Fuentes et al., (2014)

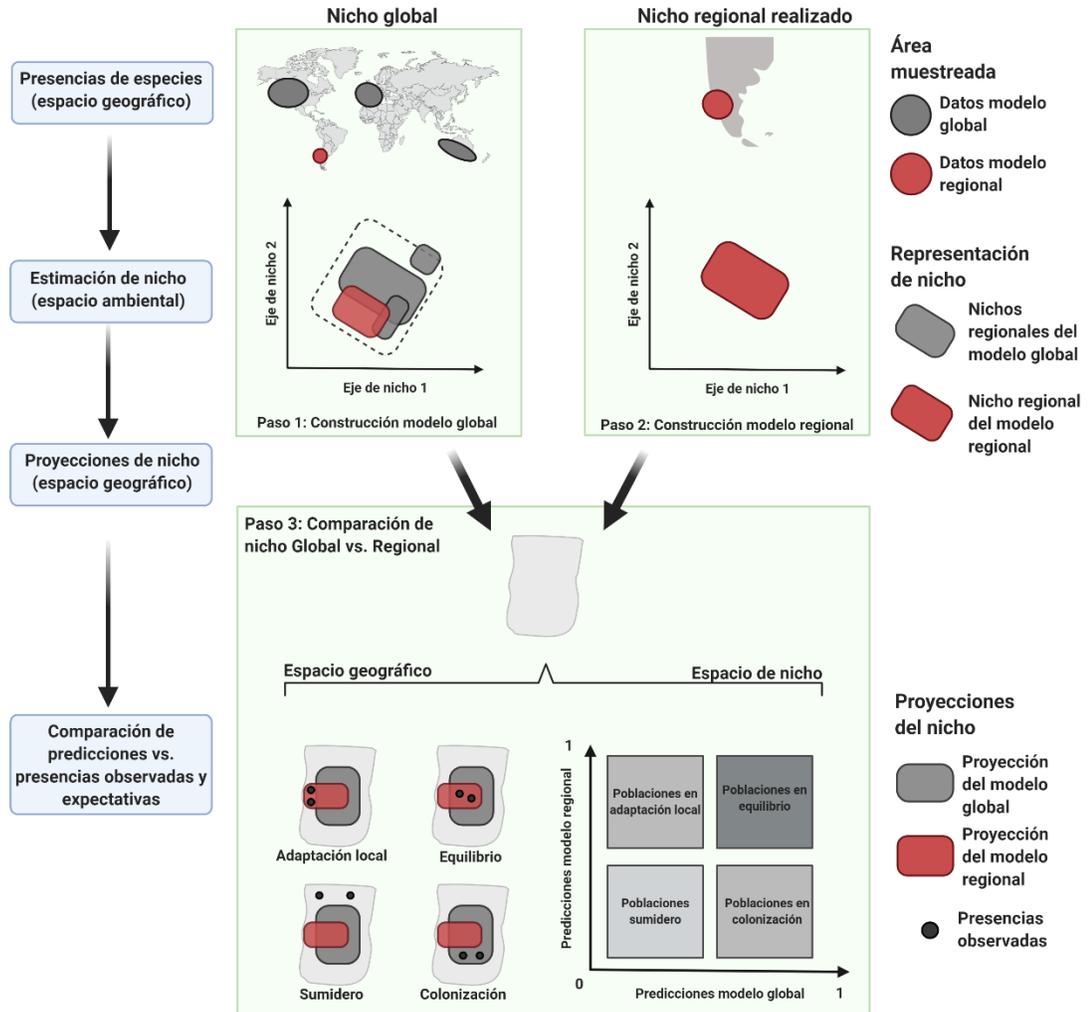
Vicia villosa

Origen: Europa y Oeste de Asia



Fuente: *Vicia villosa*, Kristian Peters 3.7.2004, Warnow-Wiesen

Anexo III. Aproximación de Gallien et al., (2012)



Fuente: Elaboración propia.