

## Diferencias en la composición vegetal de un bosque de *Araucaria araucana* (Molina) K.Koch y *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. asociadas a un gradiente de invasión de *Pinus contorta* Douglas ex Loudon

### Differences in plant composition in an *Araucaria araucana* (Molina) K.Koch and *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. forest in a *Pinus contorta* Douglas ex Loudon invasion gradient

JONATHAN URRUTIA<sup>1,2,3\*</sup>, ANÍBAL PAUCHARD<sup>2,3</sup> & RAFAEL A. GARCÍA<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

<sup>2</sup>Laboratorio de Invasiones Biológicas, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

<sup>3</sup>Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Casilla 653, Santiago, Chile.

\*jurrutiaestrada@gmail.com

#### RESUMEN

Las coníferas son el grupo de plantas más estudiado en la biología de las invasiones, ya que fuera de su área de distribución natural son capaces de generar altos impactos comunitarios y ecosistémicos. *Pinus contorta* es en la actualidad una de las especies arbóreas más invasoras del mundo, especialmente en ecosistemas templados. Este trabajo tiene por objetivo determinar si la composición de la vegetación invadida difiere a lo largo del gradiente de invasión de *P. contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello, ubicada en el cordón montañoso andino de la Región de la Araucanía, centro-sur de Chile. Se levantaron 18 parcelas rectangulares de 100 m<sup>2</sup> en el área invadida, en transectos ubicados desde la fuente de semillas hasta el bosque nativo. Al interior de cada parcela se contabilizaron todos los pinos mayores a 50 cm de altura y se les midió la proyección de copa, también se registró la presencia y la cobertura de todas las especies de plantas presente y se determinaron las formas de vida. Los resultados indican la presencia de un gradiente de invasión y un aumento de la riqueza, abundancia y diversidad de especies vegetales desde las áreas más cercanas a la fuente de semillas (zona de mayor invasión) hasta el bosque nativo. Respecto a las formas de vida, sólo caméfitos y hemicriptófitos muestran una asociación significativa a la invasión del pino, disminuyendo en riqueza y abundancia en áreas con mayor cobertura de pino. El establecimiento de los pinos sigue un Kernel de dispersión, ya que la mayor densidad ocurre cerca de los rodales originales y decrece continuamente con la distancia a la fuente de semillas. El proceso de invasión en el área aún se encuentra en desarrollo, por lo tanto es posible inferir que de progresar esta situación se espera que la diversidad de especies disminuya aún más cuando el dosel de los pinos comience a cerrarse. Este estudio permite concluir que *P. contorta* es capaz de reducir la diversidad vegetal en zonas de montaña cuando invade en alta densidad. Estos antecedentes debieran considerarse al momento de controlar la especie, generando un plan de restauración en aquellas zonas del gradiente donde *P. contorta* ha desplazado a las especies nativas.

**PALABRAS CLAVE:** Abundancia, gradiente de invasión, Kernel de dispersión, riqueza.

#### ABSTRACT

Conifers are the most studied group of plants in invasion biology. Outside their natural range, they are capable of causing major community and ecosystem impacts. *Pinus contorta*, is currently considered one of the world's most invasive tree species, especially in temperate ecosystems. This study aims to determine if the invaded vegetation differ along a *P. contorta* invasion gradient in the Malalcahuello National Reserve, located in the Andes of the Araucanía Region, south-central Chile. 18 rectangular plots of 100 m<sup>2</sup> were established in the invaded area in transects from the seed source to the native forest. Within each plot all pines were tallied when larger than 50 cm in height and their crown projection was recorded, as well as the presence and coverage of all plant species present and their life forms. The results indicate to the establishment of a gradient of invasion and increased richness, abundance and diversity of plant species from the areas closest to the source of seeds (higher invasion) to the native forest. In relation to life forms, only chamaephytes and hemicryptophytes show

a significant association to the pine invasion, with lower richness and abundance in areas with higher pine cover. The establishment of pines seems to follow a dispersal Kernel, because the highest density occurred near the original stands and a steady decrease occurs with distance from the seed source. The invasion process in the area is still in development, so it is possible to infer that to progress this situation is expected to reduce species diversity even when the canopy of pines begins to close. This study indicates that *P. contorta* is capable of reducing plant diversity in mountain areas, especially when invades in high densities. These findings should be considered when controlling this species. A restoration plan will be required in the areas of the gradient where *P. contorta* has displaced native species.

**KEYWORDS:** Abundance, invasion gradient, dispersal Kernel, richness.

---

---

## INTRODUCCIÓN

Las coníferas han destacado como uno de los grupos más estudiados en la biología de invasiones (Rejmánek & Richardson 1996). Esto se debe a que han sido ampliamente introducidas como plantaciones forestales y especies ornamentales en todo el mundo (Richardson 2006). La mayoría de ellas poseen atributos asociados con alta invasividad (Rejmánek & Richardson 1996), sus invasiones son visibles en el paisaje pudiéndose estudiar en el campo con sencillas técnicas de observación (Richardson 2006) y pueden tener severos impactos sobre la biota local y los procesos ecosistémicos (Simberloff *et al.* 2010). Si bien, en un comienzo, el impacto de las coníferas introducidas sobre el medio ambiente fue desestimado en comparación a los beneficios económicos de su cultivo (Peña *et al.* 2008), actualmente las consecuencias ambientales, sociales y económicas están siendo reconsideradas en conjunto con los efectos colaterales como la invasión de ecosistemas aledaños (Grez *et al.* 1998, Richardson 1998, Mack *et al.* 2000). Los principales impactos que resultan de la invasión de coníferas se relacionan con el reemplazo de las formas de vida dominantes, cambios en la diversidad estructural, incremento de la biomasa, alteración de la frecuencia e intensidad del fuego y perturbación de la dinámica de la vegetación prevaleciente, cambiando los patrones de los ciclos de nutrientes (Chilvers & Burdon 1983, Richardson & Bond 1991, Richardson *et al.* 1994, Ledgard 2001, Daehler 2005).

En Chile, las coníferas exóticas fueron introducidas con propósito de ornamentación, control de la erosión y estabilización de dunas (Simberloff *et al.* 2010). Su rápido crecimiento permitió obtener madera para pulpa y celulosa, lo que motivó la introducción y masificación de numerosas coníferas con fines de producción forestal y el establecimiento de parcelas de ensayo en diversas zonas del país (Pauchard *et al.* 2004, Peña *et al.* 2008, Löewe & Murillo 2001). La amplia introducción de coníferas permitió que varias especies se comportasen como invasoras en Chile. Ejemplo de esta situación es *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, invadiendo predios forestales desde la Región de la Araucanía hasta la Región de Aysén (Pauchard *et al.* 2008, Langdon *et al.* com. personal) y *Pinus radiata* D. Don,

reconocido invasor en sistemas abiertos como el bosque maulino costero (Bustamante & Simonetti 2005). Esta situación incluso ha afectado áreas protegidas destinadas a la conservación (Peña & Pauchard 2001). En reservas y parques de Chile se probaron más de 10 especies de coníferas introducidas entre 1969 y 1970 (Löewe & Murillo 2001). Entre éstas se encontraba *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, cuando aún no se conocía la capacidad invasora de la especie, ni tampoco sus impactos sobre los ecosistemas naturales (Peña *et al.* 2008).

*Pinus contorta* ha sido clasificado como una de las coníferas más invasoras en ecosistemas templados (Richardson & Higgins 1998, Despain 2001, Haysom & Murphy 2003, Richardson & Rejmánek 2004, Richardson 2006). Específicamente en Sudamérica se ha reportado ocupando ambientes de estepa en Argentina (Sarasola *et al.* 2006) y en Chile destacan dos áreas afectadas, Coyhaique (Langdon *et al.* 2010) y la R.N. Malalcahuello (Peña *et al.* 2008). En este sentido, Sarasola *et al.* (2006) señalan que los ambientes de estepa representan un alto riesgo a la invasión debido a su conformación, ya que se trata de áreas abiertas. Junto con lo anterior cabe destacar también que el establecimiento y el éxito de *P. contorta* decrece con el incremento de la cobertura vegetal, por lo tanto, el reclutamiento de plántulas es alto en el suelo expuesto (Ledgard 2001, Engelmark *et al.* 2001).

En el sur de Chile, *Pinus contorta* se estableció en ensayos experimentales y plantaciones de mediana escala. Actualmente, se sigue plantando esporádicamente en zonas con alto estrés hídrico y bajas temperaturas. En los últimos años se ha ido acumulando evidencia del carácter invasivo de *Pinus contorta* en Chile, pudiendo considerarse invasor en todas las zonas montañosas y de climas fríos extremos desde la Araucanía hasta Aysén (Langdon *et al.* 2010). Por lo tanto, determinar los impactos ocasionados en una etapa incipiente de invasión es fundamental para evitar posibles impactos en la biodiversidad y los ecosistemas.

Los bosques de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, especie clasificada como Monumento Natural en Chile, presentan una alta susceptibilidad a la invasión de *P. contorta* (Peña *et al.* 2008). La R.N. Malalcahuello es una de las unidades del Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado (SNASPE) donde se presenta un

interesante “experimento natural” (Sagarin & Pauchard 2012) que permite estudiar la interacción entre *P. contorta* y los bosques de *A. araucana*. En la reserva se establecieron en la década de 1970, numerosos ensayos de *Pinus contorta*, los que han generado un proceso de invasión en los últimos 20 años (Peña *et al.* 2008). Peña *et al.* (2008) demostraron el proceso de invasión de *Pinus contorta* en los bosques de *A. araucana* y la existencia de un gradiente de invasión con una mayor densidad y cobertura de la especie cercana a los ensayos originales, los que actúan como fuente de semillas. Este trabajo tiene por objetivo determinar si la composición de la vegetación invadida difiere a lo largo del gradiente de invasión. Por lo tanto, se espera que en zonas altamente invadidas la riqueza y cobertura de especies nativas sea menor que en áreas con menor grado de invasión de *P. contorta*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *PINUS CONTORTA*

*Pinus contorta* es reconocido por su gran amplitud ecológica (Lotan & Critchfield 1990, Ledgard 2001). Naturalmente, se distribuye en los Estados Unidos y Canadá, bajo una amplia variedad de condiciones climáticas. Teniendo en cuenta su amplia distribución geográfica, las temperaturas mínimas en las que se desarrolla oscilan entre -57 y 7 °C, y las temperaturas máximas entre 27 y 38 °C. La precipitación anual varía entre 250 y 500 mm. La distribución estacional de la precipitación es importante, ya que las nevadas aportan la mayor parte del agua en el suelo utilizada para su rápido crecimiento a principios de verano.

En su área de distribución natural *P. contorta* produce semillas viables a una edad temprana, entre los 5 y 10 años. La producción de conos en árboles dominantes y codominantes puede variar desde unos cientos a miles por árbol, acumulándolos durante décadas. El tamaño de su semilla es relativamente pequeño en comparación con otras especies de *Pinus*. El peso varía desde 2,3 hasta 11,4 mg a lo largo de su área de distribución (Lotan & Critchfield 1990). La germinación y el establecimiento se ven favorecidos cuando ocurre en suelo mineral expuesto y con radiación directa. Las temperaturas ideales para la germinación varían entre 8 y 26 °C, una adecuada humedad del suelo es necesaria durante las primeras semanas después de ocurrida la germinación. Por esa razón, la germinación se produce poco después del derretimiento de la nieve (Despain 2001). Las plántulas son resistentes a los daños por congelación. *Pinus contorta* es intolerante a la sombra y crece mejor bajo la radiación solar directa (Lotan & Critchfield 1990).

### ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en la ladera sur del volcán Lonquimay, en la Cordillera de los Andes a 1.420 msnm,

en la Reserva Nacional Malalcahuello (38°30' S; 71°35' O), Región de la Araucanía, Chile (Fig. 1). La precipitación media anual es de 3.083 mm, las cuales corresponden principalmente a nieve, con un período seco de un mes y una temperatura media anual de 8,5° C (Barros *et al.* 1979). Las características topográficas de la zona han sido principalmente influenciadas por la glaciación y la actividad volcánica (Peralta 1980). La flora del lugar fue estudiada por Becerra & Faúndez (1999), quienes registraron un total de 211 especies de plantas vasculares. La vegetación en tanto comprende 13 unidades fitosociológicas (Becerra & Cruz 2000).

### MUESTREO Y ANÁLISIS DE DATOS

En el gradiente de invasión desde la zona de mayor concentración de individuos maduros de *P. contorta* (fuente de semillas), hasta el bosque dominado por *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. (ñirre), se establecieron tres transectos de muestreo. En cada uno de los transectos, se establecieron cinco parcelas equidistantes 85 m entre sí, lo que dio un total de 15 unidades muestrales (Fig. 1). Las parcelas fueron rectangulares (20 x 5m; 100 m<sup>2</sup>). En cada una de ellas se contabilizaron todos los individuos de pino sobre 50 cm de altura, lo que permitió estimar la abundancia (individuos/ha) y se les midió la proyección de la copa, con lo que posteriormente se obtuvo el área de ésta. En cada área muestral se registraron todas las especies de plantas vasculares presentes, se determinó su abundancia expresada en porcentaje del área muestreada (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974) y se calculó la diversidad de especies mediante el índice de Shannon-Wiener (H'). Luego se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para establecer el ordenamiento de las parcelas en relación a su composición florística y se determinaron las formas de vida de las especies en base a lo propuesto por Ellenberg & Mueller-Dombois (1966).

## RESULTADOS

La densidad y el área de copa de *P. contorta* decrecen de manera progresiva a medida que aumenta la distancia a la fuente de semillas (Figs. 2 a, b). Con la riqueza, abundancia y diversidad (Shannon-Wiener) de especies ocurre lo contrario, ya que a medida que disminuye la invasión del pino, se incrementan progresivamente dichos parámetros comunitarios (Figs. 2 c, d, e).

El análisis de nMDS (Fig. 3) indica una ordenación de las parcelas desde la zona de máxima invasión (cercana a la fuente de semillas) hasta aquellas parcelas ubicadas a 255 m de la fuente de semillas.

De las especies encontradas en el área invadida hay 20 generalistas, es decir, que aparecen a lo largo de todo el gradiente y sin importar la densidad de los pinos, de

éstas 16 son nativas y 4 introducidas. Por otro lado, hay 5 especies que están ausentes en las parcelas más cercanas a la fuente de semillas (0 m), pero que si se presentan en el resto del gradiente, de éstas 4 son nativas (*Calceolaria biflora* Lam., *Sisyrinchium arenarium* Poepp., *Senecio chilensis* Less., *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser) y una es introducida (*Hypochoeris radicata* L.). En las últimas parcelas del gradiente (340 m) sólo aparecen dos especies exclusivas a esta zona, de las cuales una es nativa y una introducida.

En relación a las formas de vida, la riqueza de especies (Fig. 4a) de caméfitos ( $R^2=0,96$ :  $p=0,004$ ) y hemicriptófitos ( $R^2=0,95$ :  $p=0,005$ ) muestran una correlación significativa con el gradiente de invasión (distancia a la fuente de semillas), con un aumento en la cantidad de especies de ambos grupos a medida que disminuye la densidad de *P. contorta*. Las otras formas de vida no muestran ningún patrón significativo para riqueza. En relación a la abundancia, ninguna forma de vida mostró una tendencia significativa con el gradiente de invasión (Fig. 4b).

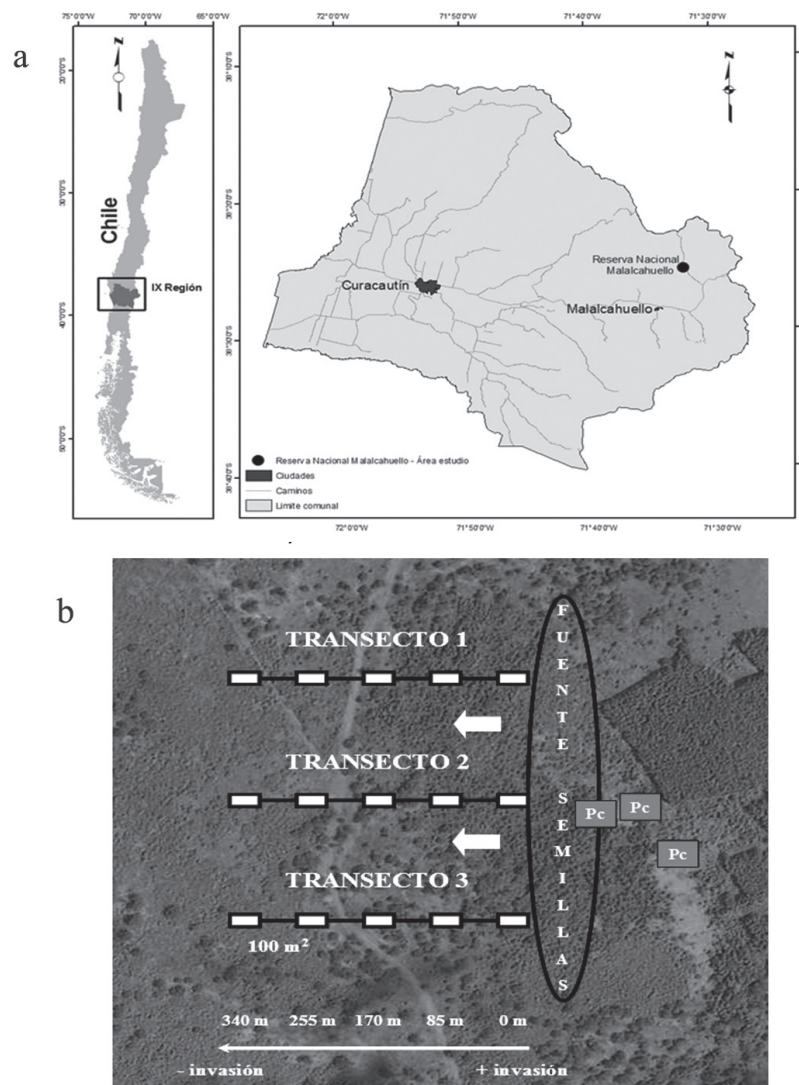


FIGURA 1. (a) Área de estudio, R.N. Malcalahuello, Región de la Araucanía, Chile. (b) Distribución de las parcelas en relación a la fuente de semillas. Pc: plantaciones originales de *Pinus contorta*.

FIGURE 1. (a) Study area, Malcalahuello N.R., La Araucania Region, Chile. (b) Distribution of the plots in relation to the seed source. Pc: *Pinus contorta* original plantations.

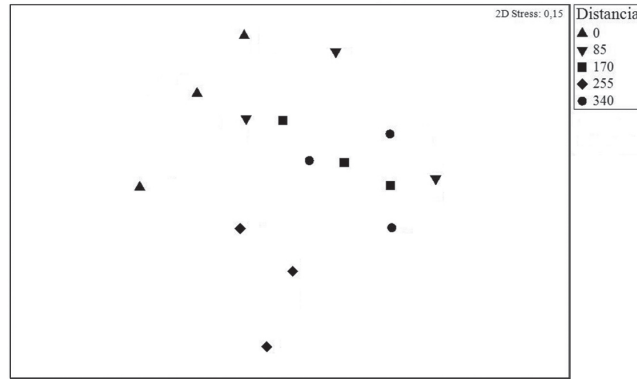


FIGURA 2. Regresiones lineales para densidad, área de copa de pinos (a y b), riqueza, abundancia (c y d) y diversidad (e) de especies a través del gradiente de invasión.

FIGURE 2. Linear regressions for density, pine crown area (a and b), richness, abundance (c and d) and diversity (e) of species across the gradient of invasion.

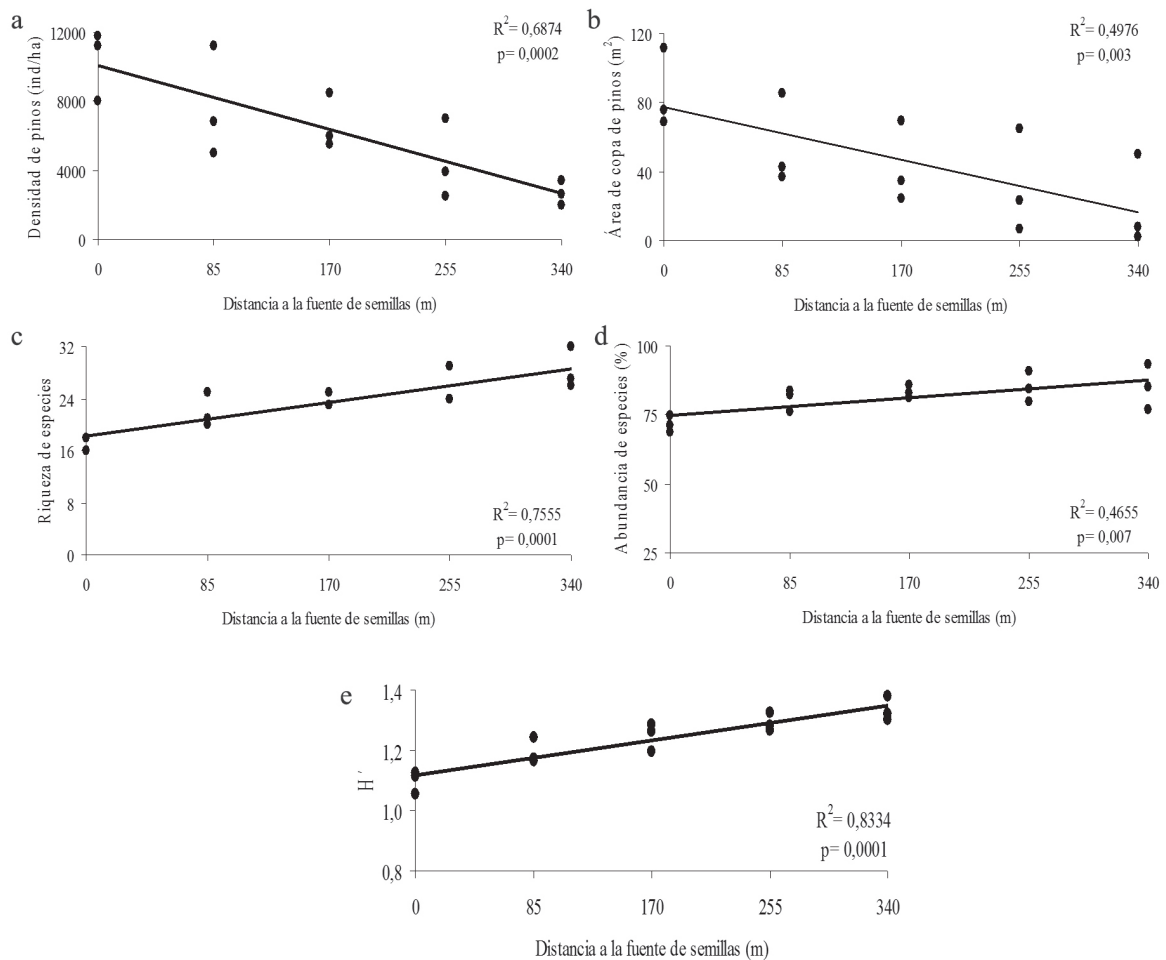


FIGURA 3. nMDS para cada parcela según distancia a la fuente de semillas.

FIGURE 3. nMDS for each plot according to distance from the source of seeds.

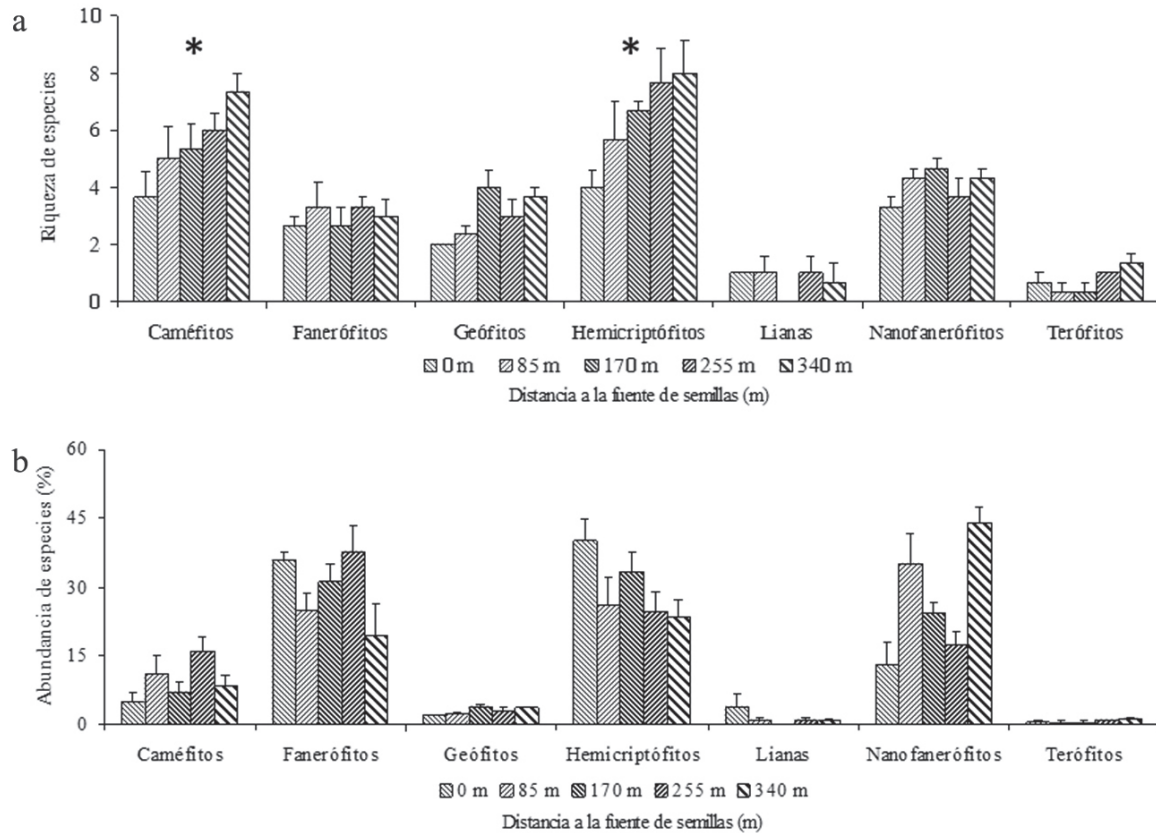


FIGURA 4. Proporción de las formas de vida (promedio  $\pm$  EE;  $n=3$ ) a través del gradiente de invasión, considerando riqueza (a) y abundancia (b) de especies. \*Correlación significativa ( $p<0,01$ ) entre la distancia a la fuente de semillas y la riqueza o abundancia de la forma de vida.

FIGURE 4. Proportion of life forms (mean  $\pm$  SE;  $n= 3$ ) through the gradient of invasion, taking richness (a) and abundance (b) species. \*Significant correlation ( $p<0.01$ ) between distance to seed source and life form richness or abundance (all others not significant).

## DISCUSIÓN

*Pinus contorta* ha establecido un gradiente regular de invasión en la R.N. Malalcahuello, con una alta densidad y cobertura de la especie en la zona cercana a los ensayos de establecimiento. El gradiente es continuo hasta los 425 m de la fuente de semillas donde la existencia de un bosque dominado por *N. antarctica* dificulta el establecimiento de la especie. Este estudio confirma la existencia de marcadas diferencias en riqueza, abundancia y diversidad de plantas vasculares, además de variaciones en las proporciones de las formas de vida de las especies entre ambos extremos del gradiente de invasión.

Los pinos muestran procesos de invasión similares en todo el mundo (Richardson *et al.* 1994) y aunque la inmigración y el establecimiento de nuevos individuos son ampliamente variables entre sitios y especies el crecimiento de las poblaciones iniciales se caracteriza por seguir un Kernel de dispersión (Langdon *et al.* 2010). Para la R.N. Malalcahuello el gradiente de invasión sigue esta tendencia, ya que las zonas con mayor densidad de individuos de *P.*

*contorta* están localizadas cerca de la fuente de semillas, mientras que a mayores distancia comienza a decrecer el número de individuos hasta encontrar escasos árboles aislados que responden a procesos estocásticos de establecimiento (Higgins & Richardson 1999, Richardson 2001, Ledgard 2003). La nula presencia de ejemplares de pino bajo el dosel de *N. antarctica* se explica por los altos requerimientos de luz de *P. contorta* para regenerar (Ledgard 2001).

Las diferencias en el ensamble de especies asociadas a las diferentes densidades de *P. contorta* y la ausencia de algunas especies en las áreas más invadidas refleja el inicio de un cambio en la composición florística causado por la invasión de esta conífera. Estos cambios podrían extenderse en el paisaje a medida que la especie continúe el proceso invasivo. Además, se está produciendo un importante cambio en las proporciones de las formas de vida, el que se refleja principalmente en la disminución de caméfitos y hemicriptófitos en las áreas más invadidas. Según Harrison *et al.* (2010) estas dos formas de vida son características de ambientes de montaña. Danin & Orshan (1990) señalan

que al aumentar la cobertura de un dosel superior aumenta la intercepción de la precipitación y por lo tanto se inhibe el desarrollo de caméfitos. Del mismo modo los cambios que presentan los hemicriptófitos pueden ser atribuidos a la continua disminución de luz que se experimenta al aumentar la densidad de pinos (Koukoura & Kyriazopoulos 2007) en el gradiente de invasión. Todo lo anterior permite hipotetizar que algunos impactos van más allá de la reducción de la diversidad vegetal y se relacionan con un cambio en el funcionamiento del ecosistema (e.g. producción primaria neta, descomposición de hojarasca, flujo de nutrientes, uso del agua). Estos cambios ecosistémicos estarían estrechamente relacionados con los nuevos atributos que trae la especie invasora al ecosistema (Ehrendfeld 2010). En el caso estudiado, sería el cambio desde un sistema de bosque abierto altoandino a un ecosistema boscoso extremadamente cerrado (Langdon *et al.* 2010).

Los cambios producidos por *P. contorta* en la comunidad vegetal en la zona invadida pudieran deberse a distintos mecanismos ecológicos. Gaertner *et al.* (2009) señalan que la invasión de plantas en general está asociada con una significativa reducción de la diversidad de especies, sin embargo, esta declinación varía de acuerdo a las diferentes escalas espaciales y temporales que se usen. El impacto de las especies invasoras sobre la riqueza de plantas es fuerte en escalas espaciales pequeñas, pero tiende a decrecer al aumentar el área de estudio y la unidad de muestreo (Gaertner *et al.* 2009, Powell *et al.* 2011). Según Huston (1999), lo anterior obedece a que en estudios de pequeña escala es más probable detectar efectos de la competencia, mientras que en estudios más grandes entran en juego factores bióticos y abióticos que covarían con la biodiversidad (Levine & D'Antonio 1999), es decir, las variables extrínsecas anularían los efectos de competición y a su vez estarían determinando cómo las comunidades son estructuradas (Davies *et al.* 2005). El proceso de invasión en la R.N. Malalcahuello aún está en desarrollo y por lo tanto no se alcanza la densidad máxima de invasión, un fenómeno similar ha sido reportado en la zona patagónica del sur de Chile (Langdon *et al.* 2010). Es altamente probable que con el paso del tiempo y el aumento de la invasión, la densidad de pinos comience a impactar en mayor medida y de manera considerable la diversidad de plantas. Prueba de esto es que en la sabana brasileña, tras 22 años de la invasión de *P. elliotii* Engelm., se ha producido un cambio en la composición de especies y se han perdido localmente algunas plantas nativas (De Abreu & Durigan 2011).

El fenómeno ocurrido en la R.N. Malalcahuello no es un caso aislado de invasión de pinos en áreas naturales y zonas montañosas. De hecho, McDougall *et al.* (2010) señalan que el género *Pinus* es reportado como uno de los más problemáticos en zonas de montaña a nivel mundial. Incluso en los márgenes de su rango nativo, las pináceas pueden invadir ambientes abiertos. Tal es el caso de

praderas altoandinas en los Estados Unidos, las cuales han sido modificadas por el avance de *P. contorta* (Jakubos & Romme 1993, Halpern *et al.* 2010). Esto da cuenta de la alta vulnerabilidad que representan los sitios abiertos a la llegada de pináceas pioneras (Richardson *et al.* 1994) y por otro lado hace referencia a la habilidad de *P. contorta* para regenerar y competir en zonas con un baja cobertura arbórea (Despain 2001, Ledgard 2001).

De continuar la situación actual en la R.N. Malalcahuello, es probable que cuando se cierre el dosel de los pinos en el área invadida, la diversidad de especies decrezca considerablemente a consecuencia de la disminución de luz bajo las copas de los árboles (Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2011), por lo que la densidad de pinos influirá de manera directa sobre la abundancia y riqueza de especies del sotobosque (Ramírez *et al.* 1984). Del mismo modo, es posible que los impactos de la invasión de *P. contorta* comiencen a extenderse a otros ámbitos, como por ejemplo en la disminución de la regeneración de *A. araucana*. Si bien el proceso de invasión aún es incipiente, no se vislumbra una mejoría en el futuro inmediato, por lo que resulta de mucha importancia evaluar el estado de dicha situación.

El control de especies invasoras ha sido concebido como un instrumento esencial para el mantenimiento de la biodiversidad (Wilcove & Chen 1998). Sin embargo, en la mayoría de los casos el control se comienza a realizar cuando la sobreabundancia de las especies invasoras ya genera impactos irreversibles y por lo tanto, estas poblaciones son difíciles de erradicar (Wittenberg & Cock 2001). Futuras acciones de manejo de coníferas en bosques templados de Sudamérica deben considerar obligatoriamente la existencia de un gradiente de invasión como el descrito para *P. contorta*. Por lo tanto, diferentes tipos de intervenciones de acuerdo a la densidad de pinos en el área serán necesarias y las acciones de restauración deberán planificarse considerando el impacto acumulativo de las coníferas en la vegetación residente. La extracción de todos los individuos de *P. contorta* probablemente sólo sea factible en áreas alejadas de los rodales padres donde exista una baja densidad y árboles. En las áreas de mayor cobertura del invasor, la estrategia debe apuntar a disminuir la cobertura de dosel para evitar los impactos negativos en la comunidad nativa, además de minimizar la propagación de nuevos individuos de la especie invasora. En esta zona la extracción de los individuos de mayor tamaño ocasionará importantes perturbaciones, además de la apertura de dosel, por lo que la extracción de los pinos debe ir acompañada de una restauración activa de la vegetación nativa del área. En algunos casos, la alta densidad de la conífera invasora puede incluso haber provocado la extinción local de las especies, por lo que puede ser necesario la reintroducción local o la facilitación de la recolonización.

La invasión de *P. contorta* en la R.N. Malalcahuello y los impactos reportados en esta publicación ejemplifican

las consecuencias no intencionales de los ensayos de introducción abandonados. Esta situación probablemente se está repitiendo en otras áreas protegidas del SNASPE. Invasiones de coníferas y otras especies arbóreas en áreas naturales se podrían evitar si las especies fuesen sometidas a un proceso de evaluación de riesgo, el que permita conocer el potencial de invasividad de la especie (Fuentes *et al.* 2010) y si además se efectuase monitoreo y desactivación de los ensayos una vez concluidos.

## AGRADECIMIENTOS

Estudio financiado por FONDECYT 1100792, ICM 05-002 y PFB-23. Agradecimientos especiales a Yenny Soto. Este estudio se enmarca en el trabajo del Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), [www.lib.udec.cl](http://www.lib.udec.cl).

## BIBLIOGRAFÍA

- BARROS, S., D. BARROS, G. COGOLLOR, P. NAVIA, P. ROJAS, J. TORO & A. VITA. 1979. Informe I: Situación actual de los programas de introducción de especies forestales en Chile. INFOR, Santiago, Chile. 386 pp.
- BECERRA, P. & G. CRUZ. 2000. Diversidad vegetacional de la Reserva Nacional Malalcahuello, IX Región de Chile. *Bosque* 21: 47-68.
- BECERRA, P. & L. FAÚNDEZ. 1999. Diversidad florística de la Reserva Nacional Malalcahuello, IX Región, Chile. *Chloris Chilensis* 2: <http://www.chlorischile.cl>
- BUSTAMANTE, R. & J. SIMONETTI. 2005. Is *Pinus radiata* invading the native vegetation in central Chile? Demographic responses in a fragmented forest. *Biological Invasions* 7: 243-249.
- CHAVEZ, E. & J. MIDDLETON (eds.) Landscape ecology as a tool for sustainable development in Latin America. <http://www.brocku.ca/epi/lebk/lebk.html>
- CHILVERS, G. & J. BURDON. 1983. Further studies on a native Australian eucalypt forest invaded by exotic pines. *Oecologia* 59: 239-245.
- DAEHLER, C. 2005. Upper-montane plant invasions in the Hawaiian islands: Patterns and opportunities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 203-216.
- DANIN, A. & G. ORSHAN. 1990. The distribution of Raunkiaer life forms in Israel in relation to environment. *Journal of Vegetation Science* 1: 41-48.
- DAVIES, K., P. CHESSON, S. HARRISON, B. INOUE, B. MELBOURNE & K. RICE. 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology* 86: 1602-1610.
- DE ABREU, R. & G. DURIGAN. 2011. Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology and Diversity* 4: 269-278.
- DESPAIN, D. 2001. Dispersal ecology of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) in its native environment as related to Swedish forestry. *Forest Ecology and Management* 141: 59-68.
- EHRENFELD, J. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 59-80.
- ELLENBERG, H. & D. MUELLER-DOMBOIS. 1966. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidgenössischen Technischen Hochschule Stiftung Rübel* 37: 56-73.
- ENGELMARK, O., K. SJÖBERG, B. ANDERSSON, O. ROSVALL, G. ÅGREN, W. BAKER, P. BARKLUND, C. BJÖRKMAN, D. DESPAIN, B. ELFVING, R. ENNOS, M. KARLMAN, M. KNECHT, D. KNIGHT, N. LEDGARD, A. LINDELÖW, C. NILSSON, G. PETERKEN, S. SÖRLIN & M. SYKES. 2001. Ecological effects and management aspects of an exotic tree species: The case of lodgepole pine in Sweden. *Forest Ecology and Management* 141: 3-13.
- FUENTES, N., E. UGARTE, I. KUHN & S. KLOTZ. 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: 3227-3236.
- GAERTNER, M., A. BREEYEN, C. HUI & D. RICHARDSON. 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography* 33: 319-338.
- GAJARDO, R. 1994. La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria, Santiago, de Chile. 165 pp.
- GREZ, A., R. BUSTAMANTE, J. SIMONETTI & L. FAHRIG. 1998. Landscape ecology, deforestation and forest fragmentation: The case of the rui forest in Chile. In: E. SALINAS, CHAVEZ & J. MIDDLETON (eds), *Land*.
- HALPERN, C., J. ANTOS, J. RICE, R. HAUGO & N. LANG. 2010. Tree invasion of a montane meadow complex: Temporal trends, spatial patterns, and biotic interactions. *Journal of Vegetation Science* 21: 717-732.
- HARRISON, S., C. PRENTICE, D. BARBONI, K. KOHFELD, J. NI & J-P. SUTRA. 2010. Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of Vegetation Science* 21: 300-317.
- HAYSOM, K. & S. MURPHY. 2003. The status of invasiveness of forest tree species outside their natural habitat: A global review and discussion paper. *Forest Health and Biosecurity Working Papers*, Rome, Italy. 80 pp.
- HIGGINS, S. & D. RICHARDSON. 1999. Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal. *The American Naturalist* 153: 464-475.
- HUSTON, M. 1999. Local processes and regional patterns: Appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- JAKUBOS, B. & W. ROMME. 1993. Invasion of sub-alpine meadows by lodgepole pine in Yellowstone National Park, Wyoming, USA. *Arctic and Alpine Research* 25: 382-390.
- KOUKOURA, Z. & A. KYRIAZOPOULOS. 2007. Adaptation of herbaceous plant species in the understorey of *Pinus brutia*. *Agroforestry Systems* 70: 11-16.
- LANGDON, B., A. PAUCHARD & M. AGUAYO. 2010. *Pinus contorta* invasion in the Chilean Patagonia: Local patterns in a global context. *Biological Invasions* 12: 3961-3971.
- LEDGARD, N. 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 141: 43-57.



- LEDGARD, N. 2003. What's wrong with wilding trees? *New Zealand Tree Grower* 24: 18-19.
- LEVINE, J. & C. D'ANTONIO. 1999. Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.
- LÖEWE, V. & P. MURILLO. 2001. Estudio de ensayo de introducción de especies. INFOR. Santiago, Chile. 235 pp.
- LOTAN, J.E. & W.B., CRITCHFIELD. 1990. *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. Lodgepole Pine. In: R.M. Burns & B.H. Honkala (eds.), *Silvics of North America*. USDA Forest Service and Agriculture Handbook 654(1): 302-315.
- MCDUGALL, K., J. ALEXANDER, S. HAIDER, A. PAUCHARD, N. WALSH & C. KUEFFER. 2010. Alien flora of mountains: Global comparisons for the development of local preventive measures against plant invasions. *Diversity and Distributions* 17: 103-111.
- MACK, R., D. SIMBERLOFF, W. LONSDALE, H. EVANS, M. CLOUT & F. BAZZAZ. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology* 5: 1-25.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLENBERG. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York, U.S.A. 547 pp.
- OBERDORFER, E. 1960. Pflanzensoziologische studien in Chile. Ein vergleich mit Europa. *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208.
- PAUCHARD, A., L. CAVIERES, R. BUSTAMANTE, P. BECERRA & E. RAPOPORT. 2004. Increasing the understanding of plant invasions in Southern South America, First Symposium on Alien Plant Invasions in Chile. *Biological Invasions* 6: 255-257.
- PAUCHARD, A., B. LANGDON & E. PEÑA. 2008. Potencial invasivo de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en bosques nativos del centro-sur de Chile: Patrones y recomendaciones. En: R. Mujica, H. Grosse & B. Muller-Using (eds.), *Bosques seminaturales: Una opción para la rehabilitación de bosques nativos degradados*, pp. 89-114. INFOR, Santiago, Chile.
- PEÑA, E. & A. PAUCHARD. 2001. Coníferas introducidas en áreas protegidas: un riesgo para la biodiversidad. *Bosque Nativo* 30: 3-7.
- PEÑA, E., M. HIDALGO, B. LANGDON & A. PAUCHARD. 2008. Patterns of spread of *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. invasion in a natural reserve in southern South America. *Forest Ecology and Management* 256: 1049-1054.
- PERALTA, M. 1980. Geomorfología, clima y suelos del tipo forestal araucaria en Lonquimay. Universidad de Chile, Santiago, Chile. 44 pp.
- POWELL, K., J. CHASE & T. KNIGHT. 2011. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scale. *American Journal of Botany* 98: 539-548.
- RAMÍREZ, C., H. FIGUEROA, R. CARRILLO & D. CONTRERAS. 1984. Estudio fitosociológico de los estratos inferiores en un bosque de pino (Valdivia, Chile). *Bosque* 5: 65-81.
- REJMÁNEK, M. & D. RICHARDSON. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- RICHARDSON, D. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology* 12: 18-26.
- RICHARDSON, D. 2001. Plant invasions. In: S. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, pp. 677-688. Academic Press, San Diego, U.S.A.
- RICHARDSON, D. 2006. *Pinus*: A model group for unlocking the secrets of alien plant invasions? *Preslia* 78: 375-388.
- RICHARDSON, D. & W. BOND. 1991. Determinants of plant distribution: Evidence from pine invasions. *The American Naturalist* 137: 639-668.
- RICHARDSON, D. & S. HIGGINS. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. In: D. Richardson (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*, pp. 450-473. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- RICHARDSON, D. & M. REJMÁNEK. 2004. Conifers as invasive aliens: A global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions* 10: 321-331.
- RICHARDSON, D. & M. REJMÁNEK. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species - A global review. *Diversity and Distributions* 17: 788-809.
- RICHARDSON, D., P. WILLIAMS & R. HOBBS. 1994. Pine invasions in the southern hemisphere: Determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21: 511-527.
- RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J., N. NANOS, M. DEL REY, U. LÓPEZ DE HEREDIA, R. ESCRIBANO & L. GIL. 2011. Small-scale variation of vegetation in a mixed forest understorey is partly controlled by the effect of overstorey composition on litter accumulation. *Journal of Forest Research* 16: 473-483.
- SAGARIN, R. & A. PAUCHARD. 2012. *Observation and Ecology, Broadening the Scope of Science to Understand a Complex World*, Island Press, Washington DC. 232 pp.
- SARASOLA, M., V. RUSCH, T. SCHLICHTER & C. GHERSA. 2006. Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la región andino-patagónica. *Ecología Austral* 16: 143-156.
- SIMBERLOFF, D., M. NÚÑEZ, N. LEDGARD, A. PAUCHARD, D. RICHARDSON, M. SARASOLA, B. VAN WILGEN, S. ZALBA, R. ZENNI, R. BUSTAMANTE, E. PEÑA & S. ZILLER. 2010. Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology* 35: 489-504.
- WILCOVE, D. & L. CHEN. 1998. Management costs for endangered species. *Conservation Biology* 12: 1405-1407.
- WITTENBERG, R. & M. COCK. 2001. *Especies exóticas invasoras: Una guía sobre las mejores prácticas de prevención y gestión*. CABI Publishing, Wallingford, Reino Unido. 228 pp.

Recibido: 27.08.12  
Aceptado: 22.03.13