



Universidad de La Frontera
Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales

Invasión y control de *Pseudotsuga menziesii* en bosques de *Nothofagus*: efectos del sitio, la distancia a la fuente y la diversidad de plantas vasculares



Trabajo de Grado
Magister en Manejo de Recursos Naturales

Ariel Mario Mortoro
Profesor guía: Dr. Rodrigo Vargas Gaete
Temuco, Chile
Noviembre 2020

Presentación de Trabajo de Grado

Invasión y control de *Pseudotsuga menziesii* en bosques de *Nothofagus*: efectos del sitio, la distancia a la fuente y la diversidad de plantas vasculares.

Trabajo presentado como requisito para optar al grado de Magíster en Manejo de Recursos Naturales de la Universidad de la Frontera, Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales.

Profesor Guía _____ Nota _____
Dr. Rodrigo Vargas Gaete
Departamento de Ciencias Forestales
Universidad de La Frontera

Evaluator interno _____ Nota _____
Dr. Andrés Fuentes Ramírez
Departamento de Ciencias Forestales
Universidad de La Frontera

Evaluator externo _____ Nota _____
Dr. Christian Salas Eljatib
Centro de Modelización y Monitoreo de Ecosistemas
Universidad Mayor

Ministro de fe: _____
Dr. René Montalba Navarro
Director del Programa Magíster en Manejo de Recursos Naturales
Universidad de La Frontera

Resumen

Desde los años sesenta, numerosas pináceas fueron introducidas ampliamente en todo el mundo con distintos propósitos. Algunas de estas especies presentan rasgos funcionales de invasividad, tal como *Pseudotsuga menziesii*, introducida en Chile en el siglo XX con fines productivos. Pese a esto son muy escasos los estudios del comportamiento de *P. menziesii* como especie introducida en comunidades boscosas naturales. Los objetivos de este trabajo fueron por un lado evaluar la susceptibilidad de invasión por *P. menziesii* en función de la condición (zona abierta o bosque nativo), la distancia a la fuente de propágulos y la diversidad de plantas vasculares, en dos sitios en la región de La Araucanía; y por otro implementar un método de control de la invasión y calcular los costos asociados. Se establecieron 10 transectos considerando 100m desde el borde de la plantación hacia zonas abiertas (4) o de bosque nativo (6). En cada transecto se relevó la estructura arbórea (> 5 cm diámetro a 1,3 m), la invasión de *P. menziesii* y la composición florística a distancias crecientes desde el borde de plantación (parcelas de 25 m², $n=150$). Se calculó la riqueza, el índice de Shannon-Wiener, de Simpson y de Pielou. Luego se extrajeron todas las plántulas y brinzales de *P. menziesii* en Marsella (parcelas de 200 m², $n=25$), tomando los tiempos y la cantidad de trabajadores. Se ajustó un modelo logístico para predecir la probabilidad de presencia de pino oregón en función de los índices de biodiversidad, la distancia y la condición. Se ajustó un modelo lineal para estimar la cantidad de jornales necesarios para extraer *P. menziesii* en función de su abundancia. La distancia media para encontrar presencia de *P. menziesii* fue de 46,2 m y para ausencia 62,5 m. La media de la riqueza de especies fue de 11,2 m para presencia y 8,3 m para ausencia de pino oregón. El modelo logístico presentó significancia para las variables: condición, distancia y riqueza ($p\text{valor} < 0,005$). El modelo lineal presentó una alta correlación ($r = 0,862$; $p\text{ valor: } 3,04 \times 10^{-8}$) entre la abundancia de *P. menziesii* (ind/ha) y el costo de extracción (jornales/ha).

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer a mi profesor guía Rodrigo Vargas Gaete por el apoyo y la paciencia. A todos los integrantes del Laboratorio de Biometría de la Universidad de la Frontera: Andrés Fuentes Ramirez, Carla Manríquez y Paola Arroyo Vargas por el trabajo en terreno y colecta de datos. A Nayadeth Dalmari Muñoz por estar siempre dispuesta, brindando toda la información que fui requiriendo. A Hernán Attis Beltrán por toda la ayuda y lecturas críticas del manuscrito.

A la Corporación Nacional Forestal (CONAF) por el financiamiento del proyecto FIBN 022/2018 del cual este trabajo forma parte.

Al Asentamiento Universitario San Martín de los Andes (AUSMA) de la Universidad Nacional del Comahue, por haber facilitado la posibilidad de realizar el Programa de Magister.

A todos mis compañeros y amigos de San Martín con los cuales iniciamos los estudios de maestría Abel Velásquez Uribe, Mariano Catalán, Silvina Contreras, Adrián Domínguez y Agustín Baucis.

A todos los compañeros y compañeras que conocí durante las cursadas en la Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales de la Universidad de la Frontera y que de alguna manera contribuyeron a llegar a esta instancia, Nicole Maldonado, Ernesto Troncoso, Ramon Silva, Yoselin Cerda, Alexandra Bernales, Oliver Valdivia, Gabriela Tascón, Sergio Sandoval, Alejandro Herrera Aguayo, Joaquín Riquelme, Carola Allendes, Marcelo Miranda Cavallieri, Heraldo Carvacho, Pablo Zbinden, Claudio Sanhueza, Andrés Villarroel, Carlos Rojas, Karen Sanchez y Nicole Salas.

Y por supuesto a mi familia, Rosita, Lean y Dino.

Índice

Presentación de Trabajo de Grado.....	i
Resumen	ii
Agradecimientos.....	iii
1. Introducción.....	1
2. Objetivos.....	2
3. Metodología.....	2
3.1. Área de estudio	2
3.2. Muestreo.....	3
3.2.1. Descripción de la estructura arbórea del área de estudio.....	4
3.2.2. Abundancia de invasión de <i>P. menziesii</i>	4
3.2.3. Medición de diversidad de plantas vasculares.....	4
3.2.4. Método de extracción de <i>P. menziesii</i> y cálculo de los costos asociados.....	7
4. Resultados.....	8
4.1. Descripción de la estructura arbórea del área de estudio.....	8
4.2. Abundancia de la invasión de <i>P. menziesii</i>	8
4.3. Diversidad de plantas vasculares e invasión de <i>P. menziesii</i>	10
4.4. Método de extracción de la invasión de <i>P. menziesii</i>	12
5. Discusión	14
6. Conclusiones.....	15
7. Referencias bibliográficas	15
8. Anexos.....	19

Índice de figuras

Figura 1. Mapa de ubicación de transectos en el predio Marsella en el Parque Nacional Conguillío (en celeste), y en la Reserva Nacional Malalcahuello (en amarillo), Región de La Araucanía, Chile.	4
Figura 2. Esquema de transecto, parcelas y subparcelas.	6
Figura 3. Trabajadores removiendo individuos de <i>P. menziesii</i> de forma manual en zona de bosque (a) y en zona abierta (b), en Marsella, Parque Nacional Conguillío.	7
Figura 4. Curva de rango según abundancia de especies. El eje X representa todas las especies presentes en orden decreciente de abundancia-dominancia. En el eje Y se observan las abundancias-dominancias de cada especie en la comunidad.....	11
Figura 5. Relación lineal entre el costo de extracción de <i>P. menziesii</i> (jornales/ha) y su abundancia (individuos/ha).....	13

Índice de tablas y cuadros

Tabla 1. Equivalencias de índices de abundancia-dominancia.....	5
Tabla 2. Variables descriptivas de transectos establecidos en los dos sitios de estudio del proyecto	8
Tabla 3. Estadísticos descriptivos de la cantidad de individuos de <i>P. menziesii</i> , para cada sitio.....	9
Tabla 4. Estadísticos descriptivos de la cantidad de individuos de <i>P. menziesii</i> , discriminados según condición.	9
Tabla 5. Estadísticos descriptivos. S = Riqueza, H = índice de Shannon-Wiener, D= índice de Simpson, J= índice de Pielou	10
Tabla 6. Tabla de frecuencias de presencia de <i>P. menziesii</i> según sitio, condición y distancia de la fuente de propágulos.	11
Tabla 7. Se presentan las 7 variables predictoras del modelo completo con sus respectivos parámetros: Distancia, Riqueza (S), Sitio, Condición, índice de Shannon-Wiener (H), índice de Simpson (D) e índice de Pielou (J) y las 4 variables predictoras del modelo final: Sitio, Condición, Distancia y Riqueza (S), luego de seleccionar las variables significativas a través del método paso a paso hacia atrás (Backward Stepwise Regression); para estimar la probabilidad de invasión de <i>P. menziesii</i> en Malalcahuello y Marsella.	12
Tabla 8. Estadísticos descriptivos de las variables invasión y jornales, según condición.....	12
Cuadro 1. Parámetros del modelo ajustado y medidas del ajuste del modelo	13

1. Introducción

Las invasiones biológicas se definen como la introducción de especies fuera de su área de distribución natural, y que proliferan, se propagan y persisten en el nuevo ambiente, causando importantes impactos ecológicos, económicos y sociales (Mooney y Hoobs 2000). La invasión biológica es uno de los posibles resultados dentro de un proceso de varias etapas que comienza cuando los organismos son transportados desde sus hábitats naturales a nuevos ambientes (Mack et al. 2000, Richardson et al. 2000, Pauchard y Shea 2006). Según Richardson et al. (2000), la dinámica de los procesos de invasión de plantas consta básicamente de tres etapas: introducción, naturalización y colonización o invasión propiamente dicha. La *introducción* se refiere a la entrada de propágulos de las especies a los nuevos ambientes (en forma accidental o intencional). La segunda etapa, la *naturalización*, sucede cuando las especies introducidas no sólo sobreviven, sino que a su vez se desarrollan, comienzan a producir y dispersar semillas, y generan descendencia que sobrevive en cercanías de la fuente de origen. La tercera etapa ocurre cuando esta nueva descendencia también se desarrolla, se reproduce y genera más descendencia, pero a mayores distancias, expandiendo su ocupación en el espacio en forma significativa. El grado o intensidad en que ocurre esta última etapa, es el que le da a una determinada especie su carácter de invasora. Las invasiones biológicas son uno de los componentes principales del cambio global y sus efectos pueden incluir desde cambios en la diversidad, hasta modificaciones de gran escala en procesos ecosistémicos, impactos sociales y económicos (Vitousek et al. 1997, Sala et al. 2000, Mack et al. 2000).

Richardson y Rejmánek (2004) estudiaron el comportamiento de las plantas leñosas con respecto a su capacidad de invasión en 40 países, reportando que 80 especies de coníferas están naturalizadas y 36 especies son invasoras. De estas 36 especies de comportamiento invasivo, 28 pertenecen a la familia *Pinaceae* y 21 de ellas al género *Pinus*. El potencial invasivo en coníferas se asocia con un conjunto de características comunes: semillas livianas (< 50 mg), período juvenil corto (≤ 10 años) e intervalos cortos entre períodos de gran producción de semillas. Este es el caso de *Cryptomeria japonica* D. Don., *Larix decidua* Mill., *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, *Pinus strobus* L. y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Richardson y Rejmánek 2004). Esta última especie, comienza con la producción de semillas entre los 15 y 20 años (Sarasola et al. 2006) y presenta una gran producción de semillas a intervalos que varían entre 4 y 7 años (Reukema 1982, Hermann y Lavender 1990).

Pseudotsuga menziesii (pino oregón en Chile y Argentina) es la conífera que no pertenece al género *Pinus* que tiene un mayor número de registros como naturalizada y/o invasora en diferentes países como República Checa, Alemania, Nueva Zelanda, Irlanda, Argentina, Chile, Austria, Bulgaria y Gran Bretaña (Richardson y Rejmánek 2004). En Chile, hasta el año 2016 existían plantaciones de *P. menziesii* desde la Región VI a la XI, con un total de 16.482 ha, de las cuales el 47,6 % se concentran en la Región de la Araucanía (INFOR 2018). Ha sido reportada como naturalizada en el Parque Nacional Conguillío (Teillier et al. 2003) y en la Reserva Nacional Coyhaique (Langdon et al. 2006) y como invasora en la Reserva Nacional Malalcahuello (Peña y Pauchard 2001). Por esta razón resulta de suma urgencia estudiar las relaciones entre la estructura forestal y el potencial de invasión, y a su vez evaluar métodos efectivos de control de *P. menziesii* cuando invade áreas de bosques naturales.

Dentro de la ecología de las invasiones biológicas muchas hipótesis han sido propuestas para explicar el éxito o fracaso en el establecimiento de las especies exóticas (Kolar y Lodge 2001, Jaksic y Castro 2014). Por un lado, algunas hipótesis abordan el efecto de las variables abióticas sobre las invasiones (Macdougall et al. 2006, Alexander et al. 2011), mientras que otras involucran el efecto de las interacciones biológicas (Jeschke et al. 2012). Algunas de las hipótesis que han sido más puestas a prueba durante las últimas décadas son:

1) La hipótesis de la evolución de la capacidad competitiva incrementada (*evolution of increased competitive ability* o EICA por sus siglas en inglés, Blossey y Nötzold 1995), predice que la falta de depredadores nativos permite a las plantas reasignar recursos desde la defensa hasta el crecimiento y la reproducción;

2) Facilitación o colapso de invasiones (*invasional meltdown hypothesis*; Simberloff y Von Holle 1999), indica que la presencia de especies invasoras en un ecosistema facilita la invasión por especies adicionales, aumentando su probabilidad de supervivencia e impacto ecológico;

3) Liberación de enemigos (*enemy release hypothesis*; Maron y Vilà 2001, Keane y Crawley 2002), que plantea que muchos invasores llegan a las nuevas localidades sin sus enemigos naturales (competidores, predadores, herbívoros o parásitos naturales) y que la ausencia de enemigos es una de las causas del éxito de invasión;

4) Presión de propágulos (*propagule pressure hypothesis*; Lockwood et al. 2005) según la cual la presión de introducción depende de a) el número de individuos involucrados en cada evento de liberación b) el número de eventos de liberación por unidad de tiempo;

5) Por último, la resistencia biótica (Elton 1958), que plantea que durante el proceso de invasión las especies exóticas pueden reducir su éxito al establecerse en comunidades con alta riqueza específica (Tilman 1999, Levine et al. 2004, Jeschke et al. 2012). El motivo es que, en comunidades con mayor número de especies, prácticamente no existen nichos disponibles que puedan ser ocupados por los invasores, incrementando la competencia inter-específica entre especies nativas y exóticas (Elton 1958, Levine et al. 2004, Jeschke et al. 2012). Dicho de otra manera, predice que el riesgo de invasiones disminuye cuando aumenta la captura de recursos por parte de la comunidad nativa, por ejemplo, cuando la diversidad de especies en la comunidad es mayor.

Otras hipótesis han sido desarrolladas, pero las enumeradas representan las ideas generales que explicarían en forma general el éxito o el fracaso de una invasión biológica.

La diversidad biológica o biodiversidad es definida como la variabilidad de los seres vivos (Solbrig 1991). Los análisis de la diversidad biológica pueden diferir en la escala a la cual se plantea el estudio y se clasifican en tres tipos: a *nivel de población*, a *nivel de comunidad* y a *nivel biogeográfico* (Halffter 1994). El concepto de diversidad específica en ecología de comunidades ha sido durante años intensamente discutido por los ecólogos y está compuesto por dos componentes, el número de especies presentes en una comunidad, también llamado *riqueza* y la abundancia relativa de cada una de ellas o *equitatividad* (Hurlbert 1971).

2. Objetivos

En el presente trabajo se propone abordar la hipótesis de la resistencia biótica, estudiando el comportamiento de una plantación de *Pseudotsuga menziesii* dentro de una matriz de bosque nativo en la región de la Araucanía, Chile, como así también poner en práctica un método de control de la invasión. Los objetivos son (i) evaluar el efecto del sitio, de la condición del mismo, de la diversidad de plantas vasculares y de la distancia desde la plantación original sobre el establecimiento e invasión de *Pseudotsuga menziesii*; (ii) implementar un método de control de plántulas e individuos juveniles y (iii) calcular los costos asociados al método de control.

3. Metodología

3.1. Área de estudio

El área de estudio de este trabajo se enmarca en la zona cordillerana de la región de La Araucanía entre los 38° 23' y los 38° 50' S, por sobre los 900 m s.n.m. El muestreo se realizó en dos sitios que presentan invasión de *P. menziesii*: el área de Malalcahuello y el área de Marsella (Figura 1). Ambos sitios están bajo la administración del sistema nacional de áreas silvestres protegidas del estado y poseen como fin último la conservación.

La Reserva Nacional Malalcahuello se creó en 1931, con una superficie original de 29.530 ha. Entre los años

1933 y 1944 se quemaron alrededor de 3.000 ha en la reserva, y entre los años 1955 y 1956 hubo una extensa actividad de explotación selectiva para proveer durmientes a Ferrocarriles del Estado. Además, en el año 1957 se comenzó a extraer principalmente *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst., *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser y *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch. En la década del 60 se realizaron plantaciones experimentales con especies exóticas, entre estas *P. menziesii* para proteger de la erosión las zonas quemadas. Estas plantaciones se mantienen hasta el día de hoy, desde las cuales *P. menziesii* invade de manera espontánea fuera de la matriz original de plantación (CONAF 1996).

El predio Marsella, de 5.460 ha, fue anexado al Parque Nacional Conguillío en el año 1987. Entre 1970 y 1973 el predio perteneció a la Corporación de Reforma Agraria (CORA), en cuya tenencia se realizaron faenas forestales donde se establecieron cerca de 200 ha de *P. menziesii* (Llanquilef 2017). Dichas plantaciones se comenzaron a cosechar en el año 2015, y continuaron hasta el año 2017. En muestreos preliminares de vegetación (post-cosecha de pino) se ha observado una gran cantidad individuos de *P. menziesii* en distintos estados de desarrollo (desde plántulas a latizales), estableciéndose fuera de las áreas de plantación, en áreas abiertas, en zonas de borde e incluso en el interior del bosque nativo.

El clima de la Reserva Nacional Malalcahuello es mediterráneo perhúmedo (Di Castri y Hajek 1976). Posee una época de lluvia comprendida entre los meses de mayo y octubre, presentándose nevazones entre junio y octubre, como así también tempestades eléctricas en el verano, con una precipitación media anual de 3.083 mm (Almeyda y Sáez 1958). La temperatura media anual es de 8,5 °C, con una media mínima de 1,8 °C en el mes de julio. Por otro lado, el predio Marsella se ubica en zona biogeográfica hidromórfica, por lo que tiene un clima templado cálido donde las temperaturas medias fluctúan entre 15,1 °C en enero (mes más cálido) y 6,0 °C en junio y julio (meses más fríos). Desde mayo a octubre las mínimas medias de temperatura son inferiores a 3 °C, cifra que implica la ocurrencia de frecuentes heladas. Las precipitaciones oscilan entre los 1.500 a 2.500 mm al año. La humedad relativa es baja y la nieve en invierno puede llegar a superar los dos metros (CONAF 2006).

Los suelos en el área de estudio, se han desarrollados a partir de cenizas volcánicas, poseen una profundidad alta a media, de color pardo-oscuro (trumaos), con textura gruesa y bien permeables en todo el perfil (CIREN 2003). Además, cuentan con abundante material volcánico proveniente de erupciones, como grava, rocas volcánicas, toba y cenizas (Peralta et al. 1980). La capacidad de uso del suelo en el área de estudio es de aptitud preferentemente forestal (clase VII y VIII) siendo en general utilizados para pastoreo, plantaciones forestales y protección (CIREN 2003).

De acuerdo al sistema básico de clasificación de la vegetación nativa de la IX Región, el Parque Nacional Conguillío se encuentra inserto en la Región de los Bosques Andino-Patagónicos, en la sub-región de la Cordillera de la Araucanía, Bosques Caducifolios Altos-Andinos con *Araucaria* (CONAF 2006). La Reserva Forestal Malalcahuello contiene muestras representativas de la misma formación vegetacional y también del "Bosque caducifolio Mixto de la Cordillera de Los Andes", incluyendo las asociaciones vegetales que a ellas pertenecen, siendo la *Araucaria*, especie declarada Monumento Natural, la de mayor importancia ecológica y cultural (CONAF 1996).

3.2. Muestreo

Mediante análisis cartográfico y reconocimiento de campo se seleccionaron sitios para establecer zonas de muestreo en sectores con invasión inmediatamente adyacentes a plantaciones de *P. menziesii* (Figura 1). Para esta tarea se consideraron los siguientes criterios: (a) zona adyacente a plantación de *P. menziesii* de superficie > 0,5 ha, (b) presentar regeneración establecida de *P. menziesii* fuera de la plantación (c) cobertura homogénea de la vegetación durante todo el transecto de muestreo (zona abierta o bosque nativo) y (d) ubicarse sobre los 500 m s.n.m.

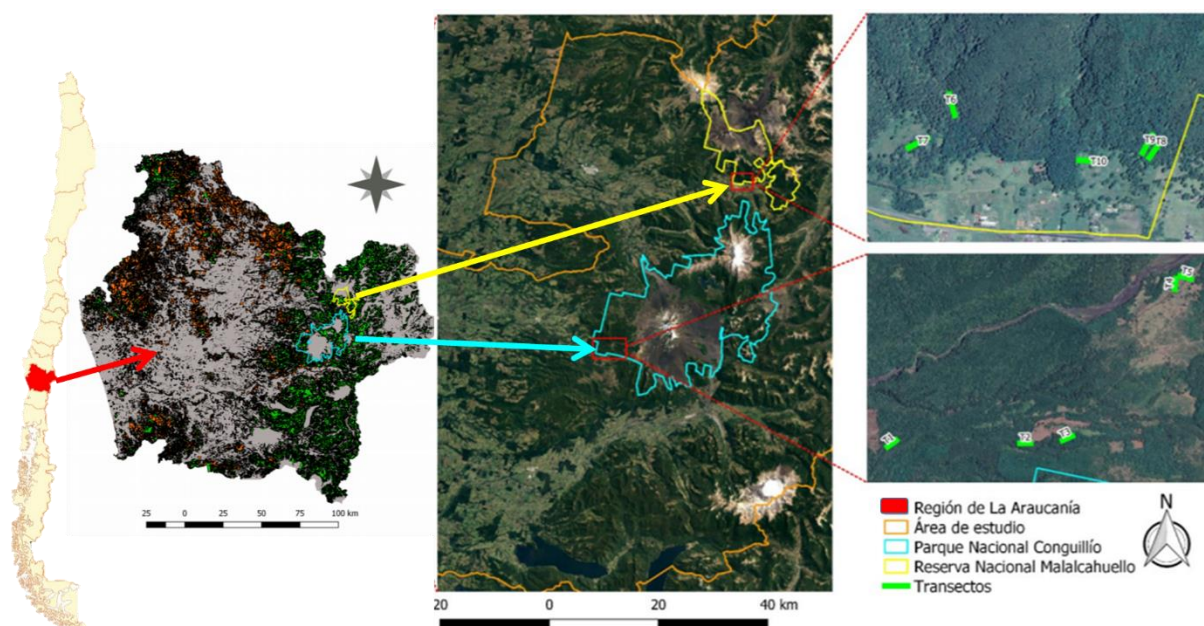


Figura 1. Mapa de ubicación de transectos en el predio Marsella en el Parque Nacional Conguillío (en celeste), y en la Reserva Nacional Malalcahuello (en amarillo), Región de La Araucanía, Chile.

3.2.1. Descripción de la estructura arbórea del área de estudio

Durante el año 2019, para describir la estructura forestal de los sitios de muestreo, se establecieron cinco transectos de 10 x 100 m (1000 m²) en cada área de estudio. Estos se ubicaron de manera perpendicular al límite de la plantación, alejándose de la fuente de propágulos de *P. menziesii* (Figura 2). Además fueron dispuestos bajo una de dos posibles condiciones; bosque nativo o zona abierta a una altitud similar entre los 900 y 1060 m s.n.m. Dentro de cada transecto se midieron todos los individuos arbóreos cuyo DAP (diámetro a la altura del pecho) fuera ≥ 5 cm, en donde se registró DAP (medido con forcípula con precisión milimétrica), altura (medida con hipsómetro Haglöf Vertex IV, con precisión de centímetro), especie y estado (vivo o muerto).

3.2.2. Abundancia de invasión de *P. menziesii*

Cada transecto se dividió en 5 parcelas de 10 x 20 m (200 m²) (Figura 2), y dentro de cada parcela se determinó la abundancia de *P. menziesii* para estimar el grado de invasión (N=50). Para ello se realizó un conteo de todos los individuos clasificándolos según su estado de desarrollo en: plántulas (< 50 cm de altura), brinzales (> 50 cm de altura y < 5 cm de DAP) y latizales (>5 cm de DAP).

3.2.3. Medición de diversidad de plantas vasculares

A su vez, cada parcela contenía 3 subparcelas de 5 x 5 m (25 m²) (Figura 2), donde se midió la composición florística ($n=150$). Para ello, se registró la cobertura (%) de cada especie de plantas vasculares, utilizando una modificación del método fitosociológico de Braun-Blanquet (van der Mareel 1979), de manera tal de utilizar números en los índices para poder realizar matrices de biodiversidad que permitan generar una curva de rango-abundancia de especies y calcular los indicadores de diversidad de plantas utilizados (Tabla 1).

Con los datos se generaron dos matrices de biodiversidad, una considerando a *P. menziesii* como parte de la comunidad, teniendo en cuenta su abundancia y otra teniendo en cuenta sólo su presencia (1) o ausencia (0).

Con la primera matriz se desarrolló la curva de rango-abundancia para determinar la importancia de cada especie en la estructura de la comunidad, y particularmente de *P. menziesii* para evaluar su abundancia en el área de estudio. Con la segunda matriz se realizaron los cálculos de la riqueza de especies (S), el índice de diversidad de Simpson (D), el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de equitatividad de Pielou (J') utilizando los paquetes “Vegan” (Oksanen et al. 2019), “BiodiversityR” (Kindt y Coe 2005) y “kableExtra” (Zhu 2019) del software R (R Core Team 2020), para estudiar las relaciones entre los índices con la presencia o ausencia de *P. menziesii*.

Tabla 1. Equivalencias de índices de abundancia-dominancia

Índice de Braun-Blanquet	Índice utilizado	Significado
0	0	Ausencia
r	1	un solo individuo o cobertura despreciable
+	2	más individuos cobertura menor al 2,5%
1	3	cobertura menor del 5%
2	4	cobertura del 5 al 25%
3	5	cobertura del 25 al 50%
4	6	cobertura del 50 al 75%
5	7	cobertura igual o superior al 75%

La riqueza de especies es el número total de especies de plantas vasculares. Los índices de diversidad de Simpson y de Shannon-Wiener son de los índices más utilizados para cuantificar la biodiversidad específica (Morris et al. 2014). El índice de Simpson (Simpson 1949) mide la probabilidad de encontrar dos individuos de la misma especie, siendo su ecuación:

$$D = \sum_{i=1}^S \frac{n_i(n_i - 1)}{n(n - 1)}$$

Dónde

S = número de especies (riqueza)

n_i = número de individuos de la especie i

n = número total de individuos para todas las S especies en la comunidad

El valor de D oscila entre 0 y 1:

- Si el valor de D da 0, significa diversidad infinita.
- Si el valor de D da 1, significa que no hay diversidad.

El índice de Shannon-Wiener (Shannon 1948) refleja la heterogeneidad de una comunidad en relación al número de especies presentes y su abundancia relativa (Pla 2006). Adquiere valores ≥ 0 , donde cero significa que hay una sola especie y valores por encima de 3 son interpretados como diversos (Moreno 2001). Su ecuación se escribe

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

Donde

S = número de especies (riqueza)

p_i = proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos, es decir la abundancia relativa de la especie i: n_i / n

n_i = número de individuos de la especie i

n = número total de individuos para todas las S especies en la comunidad

El índice de equidad de Pielou (J') mide la proporción de la diversidad observada en relación a la máxima diversidad esperada. Toma valores entre 0 y 1, donde 1 corresponde a situaciones donde las especies son todas igualmente abundantes (Magurran 1988).

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

Donde:

H' = índice de diversidad de Shannon-Wiener

$H'_{\max} = \ln(S)$, S = riqueza

Otra variable que se midió fue la distancia de cada una de estas subparcelas a la fuente de propágulos, para lo cual se consideró la distancia progresiva desde el borde más cercano a la plantación hasta el centro de cada subparcela, así es que cada subparcela de cada transecto tiene una distancia progresiva en m, respectivamente de: 2,5; 10; 17,5; 22,5; 30; 37,5; 42,5; 50; 57,5; 62,5; 70; 77,5; 82,5; 90 y 97,5. Los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados utilizando el software estadístico R en su versión 4.0.2. (R Core Team 2020).



Figura 2. Esquema de transecto, parcelas y subparcelas.

Se utilizó entonces un modelo de regresión logística para predecir la probabilidad de encontrar individuos de *P. menziesii* en función de las variables descriptas. En la regresión logística la variable respuesta (Y) es binaria y, en este caso, se refiere a la probabilidad de encontrar presencia ($Y=1$) o ausencia ($Y=0$) de *P. menziesii*.

De esta manera, para analizar la probabilidad de invasión de *P. menziesii* en función de los objetivos planteados, utilizamos 7 variables explicativas: dos variables categóricas, siendo estas, **Sitio** con dos categorías (Marsella o

Malalcahuello) y **Condición** también con dos categorías (abierto o bosque nativo); además 5 variables cuantitativas, de las cuales la **Riqueza** es una variable discreta y los 4 restantes, **Distancia**, **índice de Simpson**, **índice de Shannon-Wiener** e **índice de Pielou**, variables continuas, según se expresa en la siguiente ecuación:

$$\ln\left(\frac{p}{1-p}\right) = \text{logit}(Y) = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \beta_4 x_4 + \beta_5 x_5 + \beta_6 x_6 + \beta_7 x_7$$

Donde Y es la presencia (1) o ausencia (0) de *P. menziesii*; las variables predictoras $x_1, x_2, x_3, x_4, x_5, x_6$ y x_7 representan: distancia, riqueza (S), sitio, condición, índice de Shannon-Wiener (H), índice de Simpson (D) e índice de Pielou (J); y $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4, \beta_5, \beta_6$ y β_7 los parámetros del modelo.

Se ajustó un modelo completo utilizando todas las variables, y posteriormente utilizando el método paso a paso hacia atrás (*Backward Stepwise Regression*), en el cual se van eliminando las variables no significativas para llegar al mejor modelo. Se consideró que un modelo era satisfactorio cuando cumplía con el principio de parsimonia, tenía un menor error y explicaba la mayor varianza posible. También se calcularon las medidas de bondad de ajuste para ambos modelos los cuales fueron ranqueados por criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike 1973). A través de este método se obtuvieron los coeficientes del modelo completo y del modelo final. Para todo este proceso se utilizó el paquete “stats” incluido en R (R Core Team 2020).

3.2.4. Método de extracción de *P. menziesii* y cálculo de los costos asociados

Las labores de remoción de los individuos de *P. menziesii* se realizaron entre abril y mayo de 2019 en las parcelas de 10 x 20 m (200 m²). Por cuestiones operativas, se llevaron a cabo sólo en el predio Marsella ($n=25$) y por este motivo se excluyó del análisis la categoría de latizales (DAP > 5cm), dado que sólo se encontraron dos ejemplares en el transecto 4. El método utilizado fue la remoción manual para plántulas y brinzales, aunque algunas veces fue necesario hacer uso de tijerones de podar (Figura 3). Con el horario de inicio y finalización del periodo de extracción y la cantidad de trabajadores implicados en la tarea se obtuvo el tiempo neto de extracción y se calcularon los jornales (un jornal = un trabajador x 8h). Luego se realizó un conteo de los ejemplares extraídos, y se realizó un análisis de correlación y una regresión lineal para analizar las relaciones entre la abundancia de *P. menziesii* y los tiempos de extracción, expresados en jornales/ha.



Figura 3. Trabajadores removiendo individuos de *P. menziesii* de forma manual en zona de bosque (a) y en zona abierta (b), en Marsella, Parque Nacional Conguillio.

4. Resultados

4.1. Descripción de la estructura arbórea del área de estudio

Los transectos instalados cumplieron con los requerimientos para llevar a cabo el estudio, tanto en las condiciones ambientales, como en la estructura de la vegetación (Tabla 2). El área basal en los sitios de estudio varió entre 34,2 y 73,9 m² por ha en los transectos instalados bajo cobertura forestal, y entre 0 y 10,2 m² por ha en los instalados en zona abierta (Figura 4). Las especies con mayor representación de la misma son *N. dombeyi*, con presencia en todos los transectos excepto T5 y T10, con área basal entre 1,3 a 71,3 m² por ha, y *N. alpina* presente en 4 de los transectos ubicados en Malalcahuello, con un rango de 0,1 a 32,1 m² por ha. Se encontró también *N. antarctica* en T3 en Marsella, con 8,1 m² por ha. Por último *P. menziesii* tiene un aporte de área basal con rangos de 0,2 a 2,8 m² por ha, presente en 6 transectos, T1 y T4 en Marsella y T6, T7 y T8 en Malalcahuello. A modo descriptivo en el anexo 1 se presenta un ranking de abundancia. El resto de las especies arbóreas tienen una participación despreciable en área basal.

Tabla 2. Variables descriptivas de transectos establecidos en los dos sitios de estudio del proyecto

Sitio	Transecto	Condición	Altitud (m s.n.m.)	Pendiente (%)	Exposición	Estructura	N (ind/ha)	G (m ² /ha)
Marsella	T1	Bosque Nativo	905	4	NO	renoval <i>N. dombeyi</i>	820	73,9
Marsella	T2	Bosque Nativo	976	13	SO	renoval <i>N. dombeyi</i>	610	53,6
Marsella	T3	Bosque Nativo	1060	3	SO	renoval <i>N. dombeyi</i> / <i>N. antarctica</i>	1370	37,7
Marsella	T4	Zona abierta	1050	6	SO	tala rasa	80	11,8
Marsella	T5	Zona abierta	1060	5	NO	tala rasa	0	0,0
Malalcahuello	T6	Bosque Nativo	1050	21	S	renoval <i>N. dombeyi</i> , <i>N. alpina</i> ,	610	35,2
Malalcahuello	T7	Zona abierta	1040	23	SO	pradera abierta con <i>N. obliqua</i>	600	7,1
Malalcahuello	T8	Bosque Nativo	1050	56	SO	renoval <i>N. dombeyi</i> , <i>N. alpina</i>	750	55,8
Malalcahuello	T9	Bosque Nativo	1035	70	SE	renoval <i>N. dombeyi</i> , <i>N. alpina</i> ,	740	42,3
Malalcahuello	T10	Zona abierta	915	5	E	matorral de <i>L. polyphyllus</i>	90	1,4

4.2. Abundancia de la invasión de *P. menziesii*

Cuando se clasificaron las cantidades de individuos por hectárea de *P. menziesii* según sitio, los rangos de plántulas y brinzales van de 0 a 14.800 para Malalcahuello y de 0 a 63.000 para Marsella, con medias de 3.224 y 6.858 respectivamente. En lo que se refiere a latizales, los rangos de individuos por hectárea van de 0 a 550 para Malalcahuello y de 0 a 100 para Marsella con medias de 102 y 4 individuos por hectárea respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Estadísticos descriptivos de la cantidad de individuos de *P. menziesii*, para cada sitio.

	Plántulas y brinzales ¹ (ind/ha)		Latizales ¹ (ind/ha)	
	Malalcahuello	Marsella	Malalcahuello	Marsella
<i>n</i> (N° de parcelas)	25,0	25,0	25,0	25,0
Media	3.224,0	6.858,0	102,0	4,0
Mediana	2.300,0	1.650,0	50,0	0,0
Desvío estándar	3.639,0	13.2020,0	136,0	20,0
Mínimo	0,0	0,0	0,0	0,0
Máximo	14.800,0	63.000,0	550,0	100,0

¹plántulas (< 50 cm de altura), brinzales (> 50 cm de altura y < de 5 cm de DAP) y latizales (>5 cm de DAP).

La densidad de plántulas y brinzales de *P. menziesii* censados según condición, se encuentra en un rango que va desde 0 hasta 3000 individuos por hectárea en la condición abierto, y de 0 a 63.000 individuos por hectárea bajo bosque nativo; con medias de 840 y 7842 individuos por hectárea respectivamente. En el caso de latizales (DAP $\geq$ 5cm), el rango va de 0 a 250 individuos por hectárea para zonas abiertas y de 0 a 550 individuos por hectárea para bosque nativo, con medias de 75 y 38 individuos por hectárea respectivamente (Tabla 4).

Tabla 4. Estadísticos descriptivos de la cantidad de individuos de *P. menziesii*, discriminados según condición.

	Plántulas y brinzales ¹ (ind/ha)		Latizales ¹ (ind/ha)	
	Abierto	Bosque nativo	Abierto	Bosque nativo
<i>n</i> (N° de parcelas)	20,0	30,0	20,0	30,0
Media	840,0	7.842,0	75,0	38,3
Mediana	700,0	4.275,0	25,0	0,0
Desvío estándar	717,0	11.843,0	95,3	115,0
Mínimo	0,0	0,0	0,0	0,0
Máximo	3.000,0	63.000,0	250,0	550,0

¹plántulas (< 50 cm de altura), brinzales (> 50 cm de altura y < de 5 cm de DAP) y latizales (>5 cm de DAP).

4.3. Diversidad de plantas vasculares e invasión de *P. menziesii*

De las 150 subparcelas en donde se midió la cantidad de individuos de *P. menziesii* y la composición florística asociada, 35 de ellas no presentan invasión (23,3 %) y 115 sí (76,7%) (Tabla 5). La media de la distancia desde el borde de la plantación para la ausencia de *P. menziesii* fue de 62,5 m y para presencia 46,2 m y la mediana de la distancia. En cuanto a las variables de diversidad biológica, la riqueza media es de 8,3 especies para las parcelas sin presencia de *P. menziesii* y de 11,2 especies para las parcelas con presencia de esta especie, y los rangos de riqueza van de 4,0 a 13,0 en ausencia y de 4,0 a 20,0 en presencia de *P. menziesii*. En el caso del índice de Shannon-Wiener varía entre 1,27 y 2,50 en ausencia y entre 1,37 y 2,96 en presencia de *P. menziesii*. Para el índice de Simpson su rango varía entre 0,70 y 0,91 para ausencia y entre 0,74 y 0,94 en presencia de *P. menziesii*. Y, en lo que se refiere al índice de Pielou, su rango va de 0,91 a 0,99 en ausencia y de 0,94 a 0,99 en presencia de *P. menziesii*.

Tabla 5. Estadísticos descriptivos. S = Riqueza, H = índice de Shannon-Wiener, D= índice de Simpson, J= índice de Pielou

	Presencia de <i>P. menziesii</i>	Distancia (m)	Riqueza (S')	índice de Shannon- Wiener (H')	índice de Simpson (D')	índice de Pielou (J')
<i>n</i>	no			35		
(N° de sub- parcelas)	si			115		
Media	no	62,50	8,37	2,02	0,85	0,97
	si	46,20	11,20	2,32	0,89	0,98
Mediana	no	70,00	8,00	2,06	0,87	0,97
	si	50,00	11,00	2,35	0,90	0,99
Desviación estándar	no	31,70	2,51	0,32	0,05	0,02
	si	27,20	3,31	0,33	0,04	0,01
Mínimo	no	2,50	4,00	1,27	0,70	0,91
	si	2,50	4,00	1,37	0,74	0,94
Máximo	no	97,50	13,00	2,50	0,92	0,99
	si	97,50	20,00	2,96	0,95	1,00

Si observamos la situación de la presencia de *P. menziesii* según sitio, vemos que para el caso de Malalcahuello, encontramos 14 subparcelas sin esta especie (18,7%) y 61 con ella (81,3%), y en el caso de Marsella encontramos 21 subparcelas sin presencia (28%) y 54 (72%) con presencia de *P. menziesii*. Según condición, en la situación abierta encontramos 21 subparcelas sin (35%) y 39 con *P. menziesii* (65%), y bajo bosque nativo encontramos 14 subparcelas sin (15,5%) y 76 con *P. menziesii* (84,5%). En lo que a distancia se refiere de las 10 subparcelas más cerca de la fuente de propágulos (2,5 m) se encontraron 2 sin presencia de *P. menziesii* y 8 con presencia de *P. menziesii*, situación que se invierte en las 10 subparcelas más alejadas (97,5 m), encontrándose a los 62,5 m el caso de que la totalidad de las 10 subparcelas tenían presencia de *P. menziesii* (Tabla 6).

Tabla 6. Tabla de frecuencias de presencia de *P. menziesii* según sitio, condición y distancia de la fuente de propágulos.

Factor	Nivel	Presencia de <i>P. menziesii</i> (cantidad de subparcelas)	
		no	si
Sitio	Malalcahuello	14	61
	Marsella	21	54
Condición	Abierto	21	39
	Bosque Nativo	14	76
	2,50	2	8
	10,00	1	9
	17,50	2	8
	22,50	1	9
	30,00	1	9
Distancia (m)	37,50	2	8
	42,50	4	6
	50,00	1	9
	57,50	2	8
	62,50	0	10
	70,00	3	7
	77,50	1	9
	82,50	3	7
	90,00	4	6
	97,50	8	2

La medición de diversidad de plantas vasculares dio como uno de los resultados la curva de rango/abundancia. En el eje X se presentan todas las especies relevadas en el área de estudio (104 especies) ordenadas en forma decreciente de abundancia/dominancia. Se puede observar que *P. menziesii* es la especie más abundante, figurando primera en el ranking de abundancia (Figura 4). En el anexo se presenta toda la información tabulada en lo que respecta a la totalidad de especies encontradas, abundancias absolutas, relativas, frecuencia acumuladas y origen (Anexo 1).

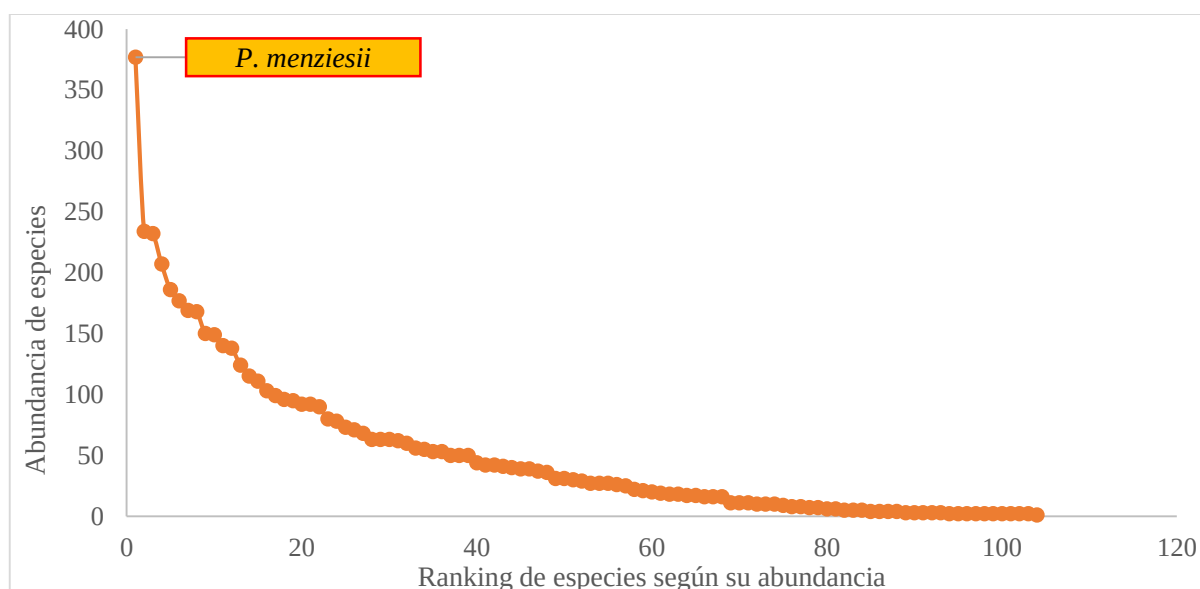


Figura 4. Curva de rango según abundancia de especies. El eje X representa todas las especies presentes en orden decreciente de abundancia-dominancia. En el eje Y se observan las abundancias-dominancias de cada especie en la comunidad.

Luego, a través de regresión logística se relacionaron los datos de diversidad de plantas vasculares obtenidos (riqueza e índices de Shannon, Simpson y Pielou), de distancia a la fuente de propágulos, de sitio (Malalcahuello y Marsella) y de condición (zona abierta o bosque nativo) con la presencia o ausencia de *P. menziesii*. De esta

manera se ajustaron el modelo completo y el modelo final, con sus coeficientes y significancias. También la bondad de ajuste según criterio de Akaike (AIC) para ambos modelos (Tabla 7).

Tabla 7. Se presentan las 7 variables predictoras del modelo completo con sus respectivos parámetros: Distancia, Riqueza (S), Sitio, Condición, índice de Shannon-Wiener (H), índice de Simpson (D) e índice de Pielou (J) y las 4 variables predictoras del modelo final: Sitio, Condición, Distancia y Riqueza (S), luego de seleccionar las variables significativas a través del método paso a paso hacia atrás (Backward Stepwise Regression); para estimar la probabilidad de invasión de *P. menziesii* en Malalcahuello y Marsella.

Modelo	Predictor	Coefficiente estimado	Error estándar	Z-valor	p-valor	AIC
Completo	Intercepto	-34,5235	46,55015	-0,742	0,458	137
	Distancia	-0,0227	0,00831	-2,735	0,006 **	
	Riqueza (S)	1,1563	1,50039	0,771	0,441	
	Sitio:					
	Marsella - Malalcahuello	0,9779	0,50078	1,953	0,051	
	Condición:					
	Bosque Nativo – Abierto	1,1925	0,49197	2,424	0,015 *	
	Shannon (H)	-10,3218	24,26408	-0,425	0,671	
	Simpson (D)	21,8482	85,68750	0,255	0,799	
Final	Igualdad (J)	28,7495	18,71134	1,536	0,124	134
	Intercepto	-1,7975	0,93943	-1,91	0,056.	
	Sitio:					
	Marsella - Malalcahuello	0,8174	0,45961	1,78	0,075.	
	Condición:					
	Bosque Nativo – Abierto	1,3270	0,46846	2,83	0,005 **	
	Distancia	-0,0230	0,00819	-2,81	0,005 **	
	Riqueza (S)	0,3322	0,08387	3,96	7,46 x 10 ⁻⁵ ***	

Nota, Coeficientes estimados representan el log odds de "Presencia = 1" vs, "Presencia = 0"

Códigos de significancia de las variables predictoras: 0 "****" 0.001 "***" 0.01 "**" 0.05 "." 0.1

4.4. Método de extracción de la invasión de *P. menziesii*

En las 25 parcelas de Marsella, en donde se realizó la cuantificación de las plántulas y brinzales de *P. menziesii* y los costos de extracción, 10 de ellas se encontraban en condición abierta y 15 bajo bosque nativo. En lo que se refiere a la cantidad de individuos encontrados en cada caso, la condición abierta presenta un rango de 650 a 3.000 ind/ha y una media de 1.265 ind/ha, mientras que bajo bosque nativo presenta un rango de 0 a 63.000 ind/ha y una media de 10.593 ind/ha. A su vez, los costos de extracción presentan una media de 3,1 jornales/ha para la situación abierta y de 3,7 jornales /ha para la situación de bosque nativo. (Tabla 8).

Tabla 8. Estadísticos descriptivos de las variables invasión y jornales, según condición.

	Presencia de <i>P. menziesii</i> (ind/ha)		Costo de extracción (jornales/ha)	
	Abierto	Bosque Nativo	Abierto	Bosque Nativo
<i>n</i> (N° de parcelas)	10	15	10	15
Media	1.265,0	10.593,0	3,1	3,7
Mediana	825,0	3.850,0	2,9	3,1
Desviación estándar	767,0	16.156,0	1,0	2,9
Mínimo	650,0	0,0	1,8	0,0
Máximo	3.000,0	63.000,0	5,2	11,9

Existe una relación positiva y estadísticamente significativa entre el costo de extracción de *P. menziesii*, expresado en jornales/ha, y la abundancia de *P. menziesii*, expresada en individuos/ha (Coeficiente de correlación de Pearson = 0,862; p valor: $3,04 \times 10^{-8}$). Los parámetros de la ecuación muestran que el coeficiente para la invasión de *P. menziesii* es $1,56 \times 10^{-4}$, lo que indica que, por cada aumento de un individuo por hectárea de esta especie, se espera un aumento en los jornales de $1,56 \times 10^{-4}$ (Cuadro 1).

Cuadro 1. Parámetros del modelo ajustado y medidas del ajuste del modelo

Predictor	Coeficientes del modelo				Ajuste del modelo	
	Estimado	SE	t	p	R	R ²
Intercepto	2,46	0,279	8,82	$7,72 \times 10^{-9} < 0,001^{***}$	0,862	0,743
invasión	$1,56 \times 10^{-4}$	$1,9 \times 10^{-5}$	8,16	$3,04 \times 10^{-8} < 0,001^{***}$		

Se presenta la recta de relación lineal entre el costo de extracción de *P. menziesii* y la abundancia de *P. menziesii*. La zona sombreada representa el intervalo de confianza (Figura 5). Puede observarse una medición extrema de 63.000 ind/ha, la cual fue corroborada ya que todos los conteos fueron realizados antes y después de la extracción. Si bien es cierto que faltan observaciones intermedias, entre los 20.000 y los 60.000 ind/ha, esta observación permite la relación lineal entre ambas variables, ya que, si no se considerara, esta relación sería más bien cuadrática.

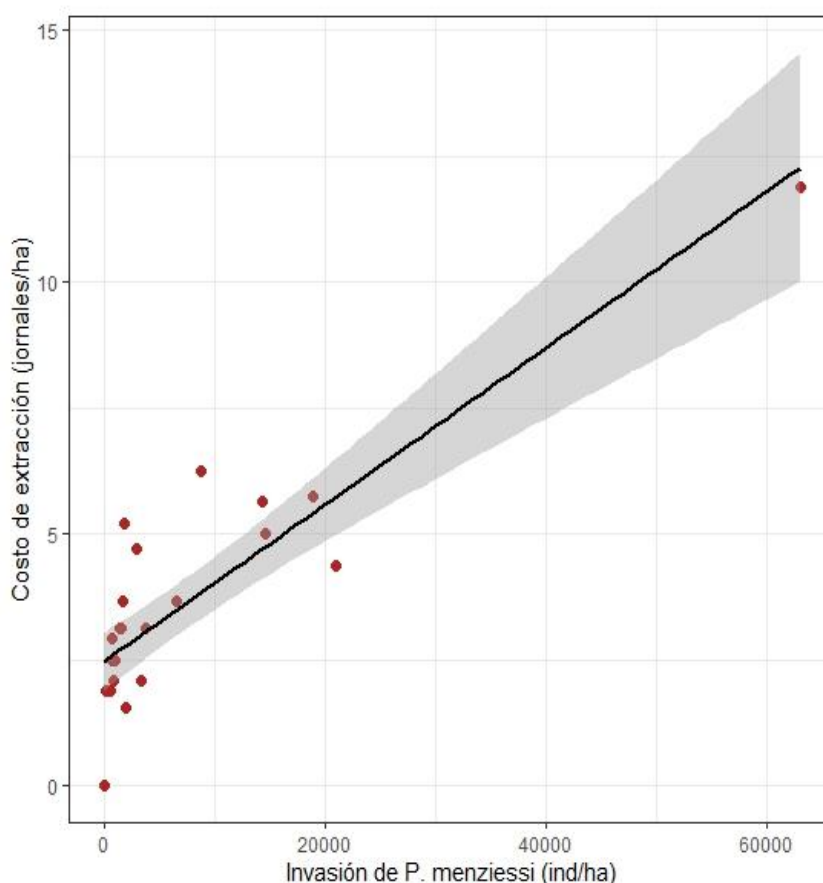


Figura 5. Relación lineal entre el costo de extracción de *P. menziesii* (jornales/ha) y la abundancia de la invasión de *P. menziesii* (individuos/ha).

5. Discusión

Hemos encontrado una correlación positiva entre la condición del sitio, la riqueza de especies de plantas vasculares, la distancia desde la fuente de propágulos y la cantidad de individuos de *P. menziesii*.

La condición del sitio incide en el éxito de la invasión, siendo la situación de bosque nativo la que genera mejores condiciones para el establecimiento de regeneración de *P. menziesii*, en coincidencia con los antecedentes de esta especie (Barnhart et al. 1996, Letgard 2002, Peña et al. 2007). Si bien la mayoría de las especies de coníferas exóticas introducidas en la región, como *Pinus radiata* D. Don y *Pinus contorta* Douglas, su comportamiento invasor está asociado a sitios abiertos por ser especies pioneras muy intolerantes a la sombra (Richardson y Bond 1991, Richardson et al. 1994, Simberloff et al. 2002), *P. menziesii* es una de las pocas coníferas introducidas tolerante o semi-tolerante a la sombra y es considerada altamente invasiva en bosques templados (Gomez et al. 2019).

Encontramos también mayor riqueza de plantas vasculares bajo renoval de *Nothofagus* que en zonas abiertas, en coincidencia con mayor cantidad de individuos de *P. menziesii*, a contramano de la hipótesis de resistencia biótica. Varios autores han estudiado la hipótesis de resistencia biótica (Elton 1958) con resultados disímiles (Fox y Fox 1986, Knops et al. 1995, Kruger et al. 1989). Muchos de estos trabajos fueron recopilados por Levine y D'Antonio (1999). Otros autores han detectado la dependencia de la escala de análisis en el estudio de la resistencia biótica y también han encontrado resultados divergentes, lo que Sax y Brown (2000) llamaron la “paradoja de la invasión” (Fridley 2007).

Si bien hay una correlación positiva entre la riqueza de plantas y la cantidad de individuos de *P. menziesii*, creemos que esta mayor presencia no está tan asociada a la cantidad de especies de plantas sino a la condición de semisombra necesaria para la instalación en forma más abundante de esta especie, por lo menos para los primeros estadios (Gomez et al. 2019). Por otro lado, los índices de diversidad y equitatividad no dieron diferencias significativas entre presencia y ausencia de esta especie, con lo cual no podemos afirmar consistentemente que la correlación positiva entre riqueza de plantas e invasión de *P. menziesii* indique causalidad.

Es importante marcar que toda el área de estudio presenta disturbios de origen antrópico, por la historia de uso tanto forestal como ganadera, y que eso genera mejores condiciones para el establecimiento de la invasión. Existe consenso en el rol de los disturbios como facilitadores de las invasiones biológicas (Mack et al. 2000), y que dadas las características autoecológicas de *P. menziesii*, éste prefiera instalarse bajo el renoval de *Nothofagus*, más que en áreas abiertas.

También se encuentra alta correlación entre la abundancia de *P. menziesii* y la distancia a la fuente de propágulos. Existe una mayor probabilidad de invasión cuanto más cerca se esté de la fuente de propágulos y disminuye a medida que nos alejamos de la misma. Esto se cumple hasta que la nueva generación pueda generar semillas viables y así seguir avanzando, generando de esta manera más presión de propágulos (Becerra 2006, Sarasola 2006, Nuñez 2018). A futuro, sería bueno considerar ampliar la distancia de muestreo, para indagar un poco más acerca de la capacidad de diseminación de las semillas de esta especie, teniendo en cuenta la dirección de los vientos dominantes.

Por otro lado, en lo que se refiere al método implementado para controlar la invasión de *P. menziesii*, podemos decir que existe una relación lineal entre los costos de extracción y la cantidad de plántulas y brinzales presentes. Consideramos que la metodología aplicada estuvo bien (extracción manual en su gran mayoría y tijerón cuando ésta no fue posible), pero que también sería bueno probar otros métodos para poder comparar.

Creemos importante poder realizar relevamientos periódicos para estudiar la evolución de las intervenciones realizadas, como las talas rasas y sus consecuencias, tanto sobre la diversidad de plantas en general como sobre la regeneración e instalación de *P. menziesii* en particular. Como así también poder evaluar la evolución y eficiencia de los trabajos de control efectuados a lo largo del tiempo.

Todas estas acciones son importantes para conocer más la dinámica de estos ecosistemas, que permitan hacer un plan de manejo integral de las áreas invadidas, considerando no sólo la erradicación o el control de las especies exóticas, sino también, continuar el monitoreo y demás tareas que confluyan en la restauración de los bosques de *Nothofagus* afectados.

6. Conclusiones

En las condiciones de estudio se rechaza la hipótesis de la resistencia biótica, dado que hemos encontrado mayor abundancia de *P. menziesii* en los sitios con mayor riqueza de plantas vasculares.

Podemos decir también que, de los factores que hemos estudiado, los que inciden en la invasión son la condición de renoval de *Nothofagus* ya que este le provee a la regeneración de *P. menziesii* un hábitat más acorde a sus requerimientos que las zonas abiertas adyacentes; y la distancia a la fuente de propágulos, encontrando, dentro del rango estudiado (de 2,5 a 97,5m desde el borde de la plantación), menores densidades de plántulas a medida nos alejamos de la fuente de propágulos.

Los costos de erradicación varían en función de la densidad, variando entre 1,8 y 5,2 jornales/ha para la condición abierta y entre 0 y 11,9 para la condición de renoval de *Nothofagus*. Es importante señalar que para disminuir la capacidad de re-invasiones de *P. menziesii*, debería considerarse la extracción total de los árboles adultos de las áreas de interés.

7. Referencias bibliográficas

- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. 2° International Symposium on Information Theory. B. N. Petrov and F. Csaki eds. Akademiai Kiado. Budapest. 267-281.
- Almeyda, E. y Sáez, F. 1958. Recopilación de datos climáticos de Chile y mapas sinópticos respectivos. DTICA, Proyecto 14, Ministerio de Agricultura. Santiago, Chile. 159 p.
- Barnhart, S., McBride, J., & Warner, P. 1996. Invasion of northern oak woodlands by *Pseudotsuga menziesii* (mirb.) Franco in the sonoma mountains of california. *Madroño*, 43(1), 28-45.
- Becerra, P. 2006. Invasión de árboles alóctonos en una cuenca pre-andina de chile central. *Gayana Bot.* 63(2): 161-174.
- CIREN. 2003. Estudio Agrológico de la X Región. Descripciones de Suelos. Materiales y Símbolos. Centro de Información de Recursos Naturales. Pub. CIREN N°123. Santiago, Chile. 412 p.
- CONAF. 1996. Plan de Manejo Reserva Forestal Malalcahuello. Programa de Patrimonio Silvestre. IX Región de la Araucanía. Documento de trabajo N° 243. Santiago, Chile. 153 p.
- CONAF. 2006. Plan de Manejo Parque Nacional Conguillío. Unidad de Gestión Patrimonio Silvestre. Sección Parques Nacionales y Monumentos Naturales. Región de la Araucanía. Documento de trabajo N° 405. Santiago, Chile. 150 p.
- Di Castri, F. & Hajek, E. R. 1975. Bioclimatología de Chile. Manual de Consulta. Dirección de Investigación. Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 107 p.
- Elton, C. 1958. The ecology of invasions by animals & plants. Springer-Science+Business Media, B. V. 181 pags.

- Fox, M. D. and Fox, B. J. 1986. The susceptibility of natural communities to invasion. - In: Groves, R. H. and Burdon, J. J. (eds). Ecology of biological invasions: an Australian perspective. Australian Academy of Science, Canberra. 57-66.
- Gómez P, Murúa M, San Martín J, Goncalves E, Bustamante RO. 2019. Maintaining close canopy cover prevents the invasion of *Pinus radiata*: Basic ecology to manage native forest invasibility. PLoS ONE 14(5): e0210849. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210849>
- Halffter, G. 1994. Qué es la Biodiversidad. Butll. Inst. Cat. Hist. Nat. 62: 5-14.
- Hermann, R. y Lavender, D. 1990. *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco Douglas-fir, En: Burns, R.M. y Honkala, B.H. (Eds.). Silvics of North America, Vol, 1, Conifers, USDA Forest Service and Agriculture Handbook. 654: 527-540.
- Hurlbert, S. H. (1971). The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters. Ecology, 52(4), 577–586. doi:10.2307/1934145.
- INFOR. 2018. Anuario forestal 2018. Boletín estadístico N° 163. Área de Información y Economía Forestal Sede Metropolitana. Sitio de las estadísticas forestales del Instituto Forestal/INFOR: <http://wef.infor.cl>.
- Kindt, R. & Coe, R. 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi. ISBN 92-9059-179-X.
- Knops, J. M. H., Griffin, J. R. and Royalty, A. C. 1995. Introduced and native plants of the Hastings reservation central coastal California: a comparison. - Biol. Conserv. 71: 115-123
- Kruger, F. J., Breytenbach, G. J., MacDonald, I. A. W. and Richardson, D. M. 1989. The characteristics of invaded Mediterranean-climate regions. - In: Drake, J. A., Mooney, H. A., DiCasteri, F. et al. (eds), Biological invasions: a global perspective. John Wiley, Chichester. 181-213.
- Langdon, B., Vera, P., Peña, E. y Pauchard, A. 2006. Estado de naturalización e invasión de *Pinus contorta*, *Pinus sylvestris* y *Pseudotsuga menziesii* en la provincia de Coyhaique. Tercer congreso chileno de ciencias forestales. 28 al 30 de noviembre de 2006. Concepción, Chile.
- Ledgard N. 2002. The spread of Douglas-fir into native forests. New Zeland Journal of Forestry.; 47: 36– 38.
- Levine, J. M., D'Antonio C. M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. Oikos, Vol. 87, N°1:15-26.
- Mack, R., Simberloff, D., Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M. y Bazzaz, F. 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences and Control. Ecological Applications, 10:689-710.
- Mooney, H.A. and Hobbs, R.J. 2000. Invasive Species in a Changing World. Island Press, Washington DC.
- Morris, E. K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., Meiners, T., Müller, C., Obermaier, E., Prati, D., A. Socher, S., Sonnemann, I., Wäschke, N., Wubet, T., Wurst, S., & Rillig, M. C. (2014). Choosing and using diversity indices: Insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. Ecology and Evolution, 4(18), 3514–3524. <https://doi.org/10.1002/ece3.1155>.
- Núñez, M.A., Paritsis J. 2018. How are monospecific stands of invasive trees formed? Spatio-temporal evidence from Douglas fir invasions. AoB PLANTS 10: ply041; doi: 10.1093/aobpla/ply041.
- Oksanen, F., Blanchet, F.G., Friendly M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H., Szoecs, E. and Wagner, H. 2019. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Peña, E. y Pauchard, A. 2001. Coníferas introducidas en áreas protegidas: un riesgo para la biodiversidad.

- Peña, E., Langdon, B., Pauchard, A. 2007. Árboles exóticos naturalizados en el bosque nativo chileno. *Bosque Nativo*. 40: 3–7.
- Pauchard, A. y Shea, K. 2006. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biological Invasions* 8: 399-413.
- Pauchard, A., Langdon, B. y Peña, E. 2008. Potencial Invasivo de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en bosques nativos del centro-sur de Chile: patrones y recomendaciones, Mujica H, R., Grosse W.,H. y Müller-Using B.(Eds.). *Bosques seminaturales: una opción para la rehabilitación de bosques nativos degradados* 5: 89-114.
- Quiroz, I. y Rojas, Y. 2003. Pino ponderosa y Pino oregón: Coníferas para el sur de Chile. Instituto Forestal, Sede Los Lagos, Chile. 316 p.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reukema, D. 1982. Seedfall in a young-growth Douglas-fir stand: 1950-1978. *Canadian Journal of Forest Research* 12(2): 249-254.
- Rejmanek, M. 1989. Invasibility of plant communities. - In: Drake, J. A., Mooney, H. A., DiCasteri, F. et al. (eds), *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley, Chichester. 369-388
- Richardson, D., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M., Panetta, D. y West, C. 2000, Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions, *Diversity and Distribution* 6:93-107.
- Richardson, D. y Rejmánek, M. 2004. Conifers as invasive aliens: A global survey and predictive framework. *Diversity and Distribution* 10 (5-6): 321-331.
- Sala, O., Chapin, S., Armesto, J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L., Jackson, R., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D., Mooney, H., Oesterheld, M., Poff, N, L., Sykes, M., Walker, B., Walker, M. y Wall, D. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Sarasola, M., Rusch, V., Schlichter T., y Ghera, C. 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.
- Sarasola, M. 2012. Factores que facilitan y limitan la invasión de ecosistemas patagónicos por coníferas introducidas. Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires. 204 pags.
- Sax, D. F. 2002. Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. *Diversity and Distributions* 8:193–210.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27(3), 379–423. doi:10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x
- Simpson, E. Measurement of diversity. *Nature* **163**, 688 (1949). <https://doi.org/10.1038/163688a0>.
- Solbrig, O.T. 1991. Biodiversity. Scientific Issues and Collaborative Research Proposals. MAB Digest 9, 77 pp. UNESCO, Paris.
- Teillier, S., Rodríguez, R. y Serra, M. 2003. Lista preliminar de plantas leñosas, alóctonas, asilvestradas en Chile Continental. *Chloris Chilensis* 6(2).
- van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on

community similarity. *Vegetatio* 39, 97-114.

Vitousek, P., D'Antonio, C., Loope, L.L., Rejmánek, M. y Westbrooks, R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change, *New Zealand Journal of Ecology* 21(1):1-16.

Zhu, H. 2019. kableExtra: Construct Complex Table with 'kable' and Pipe Syntax. R package version 1.1.0.
<https://CRAN.R-project.org/package=kableExtra>

8. Anexos

Anexo 1. Tabla rango/abundancia de especies

<i>Especie</i>	<i>Ranking</i>	<i>Abundancia</i>	<i>Proporción</i>	<i>Frecuencia acumulada</i>	<i>origen</i>
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	1	377	7,0	7,0	exótica
<i>Chusquea culeou</i>	2	234	4,3	11,3	nativa
<i>Agrostis capillaris</i>	3	232	4,3	15,7	exótica
<i>Nothofagus dombeyi</i>	4	207	3,8	19,5	nativa
<i>Achillea millefolium</i>	5	186	3,5	22,9	nativa
<i>Berberis darwinii</i>	6	177	3,3	26,2	nativa
<i>Hypochaeris radicata</i>	7	169	3,1	29,4	exótica
<i>Embothrium coccineum</i>	8	168	3,1	32,5	nativa
<i>Ribes magellanicum</i>	9	150	2,8	35,3	nativa
<i>Gaultheria phillyreifolia</i>	10	149	2,8	38,0	nativa
nn2	11	140	2,6	40,6	exótica
<i>Acaena ovalifolia</i>	12	138	2,6	43,2	nativa
<i>Nothofagus alpina</i>	13	124	2,3	45,5	nativa
<i>Rumex acetosella</i>	14	115	2,1	47,6	exótica
<i>Solanum valdiviense</i>	15	111	2,1	49,7	nativa
<i>Lomatia hirsuta</i>	16	103	1,9	51,6	nativa
<i>Potentilla chilensis</i>	17	99	1,8	53,5	nativa
<i>Trifolium pratense</i>	18	96	1,8	55,2	exótica
<i>Digitalis purpurea</i>	19	95	1,8	57,0	exótica
<i>Holcus lanatus</i>	20	92	1,7	58,7	exótica
<i>Rosa rubiginosa</i>	21	92	1,7	60,4	exótica
<i>Adenocaulon chilense</i>	22	90	1,7	62,1	nativa
<i>Taraxacum officinale</i>	23	80	1,5	63,6	exótica
<i>Blechnum mochaenum</i>	24	78	1,4	65,0	nativa
<i>Prunella vulgaris</i>	25	73	1,4	66,4	exótica
<i>Maytenus magellanica</i>	26	71	1,3	67,7	nativa
<i>Carex fuscua</i>	27	68	1,3	69,0	nativa
<i>Geranium corecore</i>	28	63	1,2	70,1	nativa
<i>Laureliopsis philippiana</i>	29	63	1,2	71,3	nativa
<i>Lupinus polyphyllus</i>	30	63	1,2	72,5	exótica
<i>Azara microphylla</i>	31	62	1,2	73,6	nativa
<i>Alstroemeria aurea</i>	32	60	1,1	74,7	nativa
<i>Ribes trilobum</i>	33	56	1,0	75,8	nativa
<i>Gaultheria mucronata</i>	34	55	1,0	76,8	nativa
<i>Prunus avium</i>	35	53	1,0	77,8	exótica
pasto	36	53	1,0	78,8	nativa
<i>Berberis microphylla</i>	37	50	0,9	79,7	nativa
<i>Raukava laetevirens</i>	38	50	0,9	80,6	nativa
<i>Rubus ulmifolius</i>	39	50	0,9	81,5	exótica
<i>Blechnum penna-marina</i>	40	44	0,8	82,4	nativa
<i>Galium hypocarpium</i>	41	42	0,8	83,1	nativa
<i>Muehlenbeckia hastulata</i>	42	42	0,8	83,9	nativa
<i>Acaena pinnatifida</i>	43	41	0,8	84,7	nativa
<i>Plantago lanceolata</i>	44	40	0,7	85,4	nativa
<i>Azara lanceolata</i>	45	39	0,7	86,1	nativa
<i>Nothofagus obliqua</i>	46	39	0,7	86,9	nativa
<i>Escallonia virgata</i>	47	37	0,7	87,6	nativa
<i>Luma chequen</i>	48	36	0,7	88,2	nativa
<i>Dactylis glomerata</i>	49	31	0,6	88,8	exótica
nn1	50	31	0,6	89,4	nativa

<i>Ranunculus repens</i>	51	30	0,6	89,9	exótica
ruco	52	29	0,5	90,5	na
<i>Blechnum hastatum</i>	53	27	0,5	91,0	nativa
<i>Cynanchum pachyphyllum</i>	54	27	0,5	91,5	nativa
<i>Osmorhiza chilensis</i>	55	27	0,5	92,0	nativa
<i>Viola reichei</i>	56	26	0,5	92,5	nativa
<i>Nothofagus antarctica</i>	57	25	0,5	92,9	nativa
<i>Berberis trigona</i>	58	22	0,4	93,3	nativa
<i>Cirsium vulgare</i>	59	21	0,4	93,7	exótica
<i>Dioscorea brachybotrya</i>	60	20	0,4	94,1	nativa
nn10	61	19	0,4	94,4	na
<i>Actaranthera ovata</i>	62	18	0,3	94,8	nativa
<i>Myrceugenia chrysocarpa</i>	63	18	0,3	95,1	nativa
<i>Lotus pedunculatus</i>	64	17	0,3	95,4	exótica
<i>Viola magellanica</i>	65	17	0,3	95,7	nativa
<i>Berberis actinacantha</i>	66	16	0,3	96,0	nativa
<i>Hypericum perforatum</i>	67	16	0,3	96,3	exótica
<i>Leontodon saxatilis</i>	68	16	0,3	96,6	exótica
<i>Fuchsia magellanica</i>	69	11	0,2	96,8	nativa
<i>Senecio vulgaris</i>	70	11	0,2	97,0	exótica
<i>Vicia sp.</i>	71	11	0,2	97,3	exótica
<i>Aristotelia chilensis</i>	72	10	0,2	97,4	nativa
<i>Dioscorea humifusa</i>	73	10	0,2	97,6	nativa
<i>Myoschilos oblongum</i>	74	10	0,2	97,8	nativa
<i>Poa annua</i>	75	9	0,2	98,0	exótica
<i>Eleocharis sp.</i>	76	8	0,1	98,1	na
nn4	77	8	0,1	98,3	exótica
<i>Baccharis racemosa</i>	78	7	0,1	98,4	nativa
<i>Maytenus disticha</i>	79	7	0,1	98,5	nativa
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	80	6	0,1	98,6	nativa
nn5	81	6	0,1	98,8	exótica
<i>Bromus hordeaceus</i>	82	5	0,1	98,8	exótica
<i>Sanicula crassicaulis</i>	83	5	0,1	98,9	nativa
unci	84	5	0,1	99,0	nativa
asteracea	85	4	0,1	99,1	na
<i>Festuca sp.</i>	86	4	0,1	99,2	na
<i>Lactuca serriola</i>	87	4	0,1	99,3	exótica
<i>Polystichum chilense</i>	88	4	0,1	99,3	nativa
<i>Bromus catharticus</i>	89	3	0,1	99,4	nativa
<i>Lapsana communis</i>	90	3	0,1	99,4	nativa
<i>Pinus contorta</i>	91	3	0,1	99,5	exótica
<i>Saxegothaea conspicua</i>	92	3	0,1	99,6	nativa
<i>Tropaeolum tricolor</i>	93	3	0,1	99,6	nativa
<i>Acer pseudoplatanus</i>	94	2	0,0	99,6	exótica
<i>Desfontainia spinosa</i>	95	2	0,0	99,7	nativa
<i>Dioscorea reticulata</i>	96	2	0,0	99,7	nativa
enre	97	2	0,0	99,8	nativa
<i>Geranium robertianum</i>	98	2	0,0	99,8	exótica
<i>Juncus sp.</i>	99	2	0,0	99,8	na
nn6	100	2	0,0	99,9	exótica
nn7	101	2	0,0	99,9	exótica
<i>Pinus ponderosa</i>	102	2	0,0	99,9	exótica
<i>Verbascum thapsus</i>	103	2	0,0	100,0	exótica
<i>Blechnum chilense</i>	104	1	0,0	100,0	nativa