



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas - Programa de Magíster en
Ciencias con mención en Botánica

**Impactos de la invasión de *Pinus contorta* sobre la
estructura comunitaria y atributos funcionales en bosques
de *Araucaria araucana* y estepa patagónica**

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en
Botánica

SEBASTIÁN IGNACIO CARRASCO MARDONES
CONCEPCIÓN-CHILE
2018

Profesor Guía: Aníbal Pauchard Cortés
Dpto. de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

**COMISIÓN DE EXAMEN DE GRADO
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN**

Comisión evaluadora de Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Botánica

Dr. Aníbal Pauchard C.

Profesor Guía de Tesis
Facultad de Cs. Forestales
Universidad de Concepción, Chile

Dr. Lohengrin Cavieres G.

Profesor Co-guía de Tesis
Facultad de Cs. Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción, Chile



Dra. Pilar Castro-Díez

Evaluadora Externa
Facultad de Biología, Cs. Ambientales y Químicas
Universidad de Alcalá de Henares, Madrid, España

Dra. Fabiola Cruces L.

Directora de Programa
Mg. En Ciencias con mención en Botánica
Universidad de Concepción, Chile

Concepción, Enero de 2018

AGRADECIMIENTOS

Tesis financiada por el proyecto Fondecyt 1140485. Agradecimientos a Beca Conicyt de Magíster Nacional, Beca del Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB) para estudios de Magíster, y Beca de estipendio y excención de arancel de la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción. Agradecimientos especiales a Rocío Deanna (Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal IMBIV-Conicet, Argentina), Matías Naour y Alejandra Jiménez (Laboratorio de Invasiones Biológicas) por su ayuda en el trabajo de campo con la medición de rasgos funcionales. Al equipo del Laboratorio de Invasiones Biológicas de la Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, en especial al grupo de trabajo del proyecto Fondecyt 1140485. Al laboratorio Ecobiosis, de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción, por la facilitación de equipos de terreno y laboratorio. A los profesores Aníbal Pauchard y Lohen Cavieres, por sus consejos y comentarios durante el proceso. También agradezco especialmente a Pilar Castro-Díez (Universidad de Alcalá de Henares, España), por su buena disposición y excelentes sugerencias a esta tesis. A la Dra. Katharine Suding y su equipo de investigación del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Colorado, Boulder (EEUU), por los espacios brindados para finalizar este trabajo y los valiosos comentarios de su grupo de investigación. Estudio desarrollado en el Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), www.lib.udec.cl.

TABLA DE CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS	vi
ÍNDICE DE TABLAS	viii
RESUMEN	ix
ABSTRACT	x
INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	8
OBJETIVOS	9
MATERIALES Y MÉTODOS	10
ESPECIE INVASORA. <i>PINUS CONTORTA</i> DOUGLAS EX LOUDON	10
ÁREA DE ESTUDIO	11
UNIDADES MUESTRALES	14
VARIABLES AMBIENTALES	14
RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESPECIES	16
MEDICIÓN DE ATRIBUTOS FUNCIONALES	16
MEDIA PONDERADA-COMUNITARIA (CWM)	18
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	18
RESULTADOS	20
ACUMULACIÓN DE BIOMASA DE <i>P. CONTORTA</i>	20
MÉTRICAS AMBIENTALES Y SU RELACIÓN CON EL AUMENTO DE BIOMASA	21
RELACIÓN ENTRE MÉTRICAS AMBIENTALES Y ESTRUCTURA COMUNITARIA EN TÉRMINOS DE RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESPECIES	25
RELACIÓN ENTRE CAMBIOS AMBIENTALES Y ATRIBUTOS FUNCIONALES A NIVEL COMUNITARIO	29
CWM ALTURA DE LAS PLANTAS	30
CWM ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA (SLA)	32
CWM CONTENIDO RELATIVO DE CLOROFILA FOLIAR (CHLR)	34
RELACIÓN ENTRE EL GRADIENTE DE INVASIÓN Y ATRIBUTOS FUNCIONALES A NIVEL INTRAESPECÍFICO	38
ABUNCANCIA RELATIVA	38

ALTURA DE LAS PLANTAS	43
ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA (SLA)	45
CONTENIDO RELATIVO DE CLOROFILA FOLIAR	47
DISCUSIÓN	50
GRADIENTES AMBIENTALES	51
ESTRUCTURA COMUNITARIA	54
ATRIBUTOS FUNCIONALES	57
ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA (SLA)	59
ALTURA DE LAS PLANTAS	62
CONTENIDO RELATIVO DE CLOROFILA FOLIAR (CHLR)	63
CONSIDERACIONES FINALES Y PROYECCIONES	64
CONCLUSIONES	67
BIBLIOGRAFÍA	68



ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio	13
Figura 2. Cantidad de biomasa aérea de <i>P. contorta</i> en bosque de Araucaria y Estepa patagónica	20
Figura 3. Gráficos de dispersión y líneas de tendencia con la biomasa de <i>P. contorta</i> como variable regresora, y métricas ambientales como variables respuesta en ambos sitios de estudio.	23
Figura 4. Análisis de componentes principales para las métricas ambientales. A) Bosque de araucaria y B) Estepa patagónica	24
Figura 5. Análisis de la varianza no paramétrico (Kruskall-Wallis) de la riqueza (A) y abundancia (B) de especies en ambos sitios de estudio	25
Figura 6. Gráficos de dispersión y líneas de tendencia entre la variable riqueza de especies, en respuesta a cambios ambientales (A) Biomasa de pinos, (B) Intensidad de luz PAR, (C) Humedad de suelo, (D) Profundidad de hojarasca	26
Figura 7. Gráficos de dispersión de los valores de abundancia de especies en respuesta a cambios ambientales	27
Figura 8. Respuesta de CWM altura de las plantas, ante cambios ambientales relacionados con la invasión	31
Figura 9. Respuesta de CWM del atributo Área Foliar Específica (SLA), ante cambios ambientales relacionados con la invasión	33
Figura 10. Respuesta de CWM del atributo Contenido relativo de clorofila foliar (Chlr), ante cambios ambientales relacionados con la invasión	35
Figura 11. Componentes principales para las métricas ambientales, parámetros comunitarios y medias ponderadas comunitarias	36
Figura 12. Gráfico de dispersión de valores de abundancia relativa por especie en respuesta al aumento de biomasa invasora en bosque de araucaria	39
Figura 13. Valores de abundancia relativa por especie a lo largo del gradiente de invasión en bosque de araucaria	40
Figura 14. Gráfico de dispersión de valores de abundancia relativa por especie en respuesta al aumento de biomasa invasora en estepa patagónica	41
Figura 15. Valores de abundancia relativa por especie a lo largo del gradiente de invasión en estepa patagónica	42
Figura 16. Gráfico de dispersión de valores de altura de las plantas por especie en respuesta al aumento de biomasa invasora en bosque de araucaria	43

Figura 17. Gráfico de dispersión de valores de altura de las plantas por especie en respuesta al aumento de biomasa invasora en estepa patagónica	44
Figura 18. Gráfico de dispersión de valores intraespecíficos de Área Foliar Específica en respuesta al aumento de biomasa invasora en bosque de araucaria	45
Figura 19. Gráfico de dispersión de valores intraespecíficos de Área Foliar Específica en respuesta al aumento de biomasa invasora en estepa patagónica	46
Figura 20. Gráfico de dispersión de valores intraespecíficos de Contenido Relativo de Clorofila Foliar en respuesta al aumento de biomasa invasora en bosque de araucaria	47
Figura 21. Gráfico de dispersión de valores intraespecíficos de Contenido Relativo de Clorofila Foliar en respuesta al aumento de biomasa invasora en estepa patagónica	48



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Métricas ambientales estudiadas a lo largo de los gradientes de invasión	15
Tabla 2. Análisis de correlación entre aumento de biomasa invasora y métricas ambientales en ambos sitios	22
Tabla 3. Análisis de correlación entre aumento de biomasa invasora, métricas ambientales y variables comunitarias de riqueza y abundancia de especies en (A) bosque de araucaria y (B) estepa patagónica	28
Tabla 4. Especies sobre las que se efectuaron mediciones de atributos funcionales	29
Tabla 5. Modelos Lineales Generalizados entre aumento de biomasa invasora, métricas ambientales, parámetros comunitarios de riqueza y abundancia de especies, y CWM's en bosque de araucaria y estepa patagónica	37
Tabla 6. Análisis de correlación. Variable independiente: Biomasa de <i>P. contorta</i> . SLA, Área Foliar Específica; Chlr, Contenido relativo de clorofila foliar	49



RESUMEN

El conocimiento de los impactos de las invasiones biológicas sobre los distintos niveles de organización de la biodiversidad es actualmente uno de los principales intereses en conservación. Al mismo tiempo, conocer y entender las respuestas de las comunidades vegetales frente a los factores de cambio global es uno de los principales desafíos en ecología vegetal. Varios estudios en diversos sitios alrededor del mundo han puesto en evidencia la disminución de la riqueza y abundancia de especies nativas en comunidades invadidas por *Pinus contorta*, con cambios en la composición de las comunidades e impactos negativos en la diversidad de especies. Sin embargo, los cambios ambientales asociados a las invasiones, y sus impactos sobre los atributos funcionales a nivel comunitario e intraespecífico han sido poco explorados considerando mediciones de rasgos funcionales *in situ*. La presente tesis aborda las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿Cuáles son los cambios ambientales relacionados con la invasión de *P. contorta*? 2) ¿Cómo responden las comunidades vegetales residentes frente a los cambios ambientales, en términos de estructura comunitaria y atributos funcionales a nivel intraespecífico y comunitario?. Hipotetizamos que 1) La invasión de *P. contorta*, mediante el aumento en biomasa aérea, cambia las condiciones ambientales a escala de sitio, en términos de disponibilidad lumínica, aumentos en la cantidad de hojarasca y cambios en las propiedades del suelo; y 2) Las comunidades vegetales responden ante los cambios ambientales conducidos por la invasión, mediante la reducción de la riqueza y abundancia de especies y cambios en atributos funcionales de respuesta, tanto a nivel comunitario como intraespecífico, donde las comunidades invadidas tienden a presentar mayores valores de Altura de las plantas, Área Foliar Específica, Contenido Relativo de Clorofila Foliar. La presente tesis tiene como objetivo determinar los impactos de la invasión de *P. contorta* sobre la estructura comunitaria y atributos funcionales en dos comunidades vegetales invadidas en el sur de Chile: Bosques de *Araucaria araucana*, y Estepa Patagónica. Los resultados obtenidos muestran que la invasión de *P. contorta*, mediante el aumento en biomasa aérea, genera cambios ambientales relacionados con la disponibilidad de recursos para las especies residentes, produciendo gradientes de cambio ambiental dentro de los cuales se reducen significativamente parámetros comunitarios de riqueza y abundancia de especies y cambian significativamente los valores comunitarios e intraespecíficos de altura de las plantas, área foliar específica y contenido de clorofila foliar. Los cambios a nivel comunitario de los atributos funcionales estudiados, permiten concluir que en sitios invadidos por *P. contorta*, las comunidades residentes presentan estrategias funcionales relacionadas con rápido crecimiento y mayores tasas de captación de recursos.

ABSTRACT

The knowledge of the impacts of biological invasions on different levels of biodiversity is currently one of the main conservation interests. At the same time, knowing and understanding the community responses to global change drivers is currently one of the main challenges in plant ecology. Several studies in various sites around the world have reported the decline in the richness and abundance of native species in communities invaded by *Pinus contorta*, with changes in the community composition and negative impacts on species diversity. However, the environmental changes associated with invasions, and their impacts on functional attributes at the community and intraspecific levels, have been little explored considering *in situ* traits measurements. This thesis addresses the following research questions: 1) What are the environmental changes related to the *P. contorta* invasion? 2) How do resident plant communities respond to environmental changes, in terms of community structure and functional attributes at intraspecific and community levels?. We hypothesize that 1) The *P. contorta* invasion, through the increase in aerial biomass, changes the environmental conditions of the sites by reducing light availability, increases in the amount of litter in the soil, and changes in soil properties, and 2) Plant communities respond to environmental changes driven by the invasion, by reducing the plants species richness and abundance, and changes in functional responses, both at the community and intraspecific levels, where invaded communities tend to present higher values of plant height, specific leaf area and content of chlorophyll on the leaves. The present thesis aims to determine the impacts of *P. contorta* invasion on the community structure and functional attributes in two invaded communities of southern Chile: *Araucaria araucana* forests, and Patagonian steppe. The results shows that the *P. contorta* invasion, through its increase in aerial biomass, generates environmental changes related to the resource availability for the resident species, and produces gradients of environmental change at site scale, within community parameters of species richness and abundance are significantly reduced, and change the community and intraspecific level values of plant height, specific leaf area and leaf chlorophyll content. The changes on the functional attributes at the community level allow us to conclude that, in sites invaded by *P. contorta*, resident communities present functional strategies related to rapid growth and higher rates of resource capture.

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas son fenómenos ecológicos complejos, considerados como una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad, e importante factor de cambio global (Sala et al. 2000, Simberloff and Vitule 2014). Recientes estudios indican que el 3,9% de la flora mundial (13.168 especies) se ha naturalizado en algún lugar del mundo como resultado de actividad antrópica, con potenciales impactos ecológicos, económicos y sociales (van Kleunen et al. 2015). Actualmente, las plantas invasoras son componentes ubicuos en muchos ecosistemas, amenazando su biodiversidad en términos de composición, estructura y funcionamiento (Barney et al. 2015). Por lo tanto, es relevante conocer y comprender adecuadamente los impactos de las plantas invasoras para ejecutar las apropiadas estrategias de manejo ambiental para su control y la erradicación (Hulme et al. 2013). No obstante, la investigación en ecología de invasiones se ha centrado en identificar las causas de éxito de las especies invasoras, más que en cuantificar los impactos que generan (Stricker et al. 2015). Además, se ha planteado que los impactos de la mayoría de las especies invasoras son poco conocidos (Hulme et al. 2013) y que, conceptualmente, aún no se alcanza un consenso en la comunidad científica sobre la circunscripción del término *impacto* (Jeschke et al. 2014).

Actualmente, es evidente que las especies invasoras generan cambios en los ecosistemas invadidos (Vilà et al. 2011). Estos cambios usualmente se denominan *impactos*, y estos pueden ser múltiples y potencialmente perjudiciales para los ecosistemas y la biodiversidad, operando a distintas escalas (espaciales y temporales) y niveles de organización biológica (Pauchard and Shea 2006, Jaksic and Castro 2014, Jeschke et al. 2014). En la presente tesis, se utiliza la definición de *impacto* propuesta por Jeschke *et al.*, 2014, y empleada por la Red Global para el Estudio de los Impactos de las Especies Invasoras (GIIN, Global Invader Impact Network), en la que un *impacto* se define como un cambio medible en una propiedad del ecosistema, atribuible a la presencia de una especie invasora (Barney et al. 2015).

En este contexto, han surgido preguntas centrales en ecología, relacionadas con conocer los impactos de las plantas invasoras en el ambiente, la biodiversidad y los procesos ecosistémicos (Pysek et al. 2012). Además, se ha planteado que uno de los mayores desafíos de la ecología actual, es entender cómo las comunidades y ecosistemas responden a los cambios ambientales, y cómo la diversidad taxonómica y funcional median estas respuestas (Fyllas et al. 2017). Con respecto a los impactos generados por las especies invasoras, se han evidenciado cambios en propiedades ecosistémicas como la productividad primaria, ciclos de

nutrientes, tramas tróficas, y dinámica de perturbaciones (Barney et al. 2015). En algunos casos, estos cambios pueden ser irreversibles y resultar en la extinción local de especies nativas, o en cambios radicales en el funcionamiento de los ecosistemas (Simberloff et al. 2013). Sin embargo, actualmente existe escasa disponibilidad de estudios cuantitativos sobre los impactos de la mayoría de las especies invasoras, y se ha reconocido que su conocimiento aún es limitado en amplitud y profundidad (Barney et al. 2015).

En particular, los árboles invasores presentan ciertas ventajas para estudiar los impactos de las invasiones biológicas (Richardson and Rejmánek 2011). Son probablemente el grupo de plantas invasoras que más cambios generan en los ecosistemas, especialmente cuando invaden áreas abiertas (e.g. estepa patagónica) (Simberloff et al. 2010, Bravo-Monasterio et al. 2016). Sin embargo, las tasas de crecimiento y reproducción de algunas especies arbóreas son generalmente bajas, comparadas con especies invasoras herbáceas o arbustivas, lo que dificulta la detección de sus impactos en cortos periodos de tiempo (Gundale et al. 2014). Debido a su rápido crecimiento y calidad maderera, cerca de siete géneros y 49 taxones de Pinaceae han sido introducidas en Chile (Pauchard et al. 2014). *Pinus* L. es uno de los géneros con mayor riqueza, con 24 especies que han sido cultivadas en el centro sur del país (Rodríguez and Rodríguez 1981). Además de sus cualidades productivas, las pináceas presentan rasgos de historia de vida asociados con una alta invasividad en diversos ecosistemas a escala global, por lo que actualmente son reconocidas como uno de los grupos de árboles más invasores del mundo, siendo también uno de los taxones más estudiados en ecología de invasiones (Grotkopp et al. 2002, Langdon et al. 2010, Pauchard et al. 2014). Por otra parte, la alta presión de propágulos generada por las extensas plantaciones industriales de *Pinus*, y su intrínseca capacidad para colonizar nuevas áreas, son los principales agentes conductores de invasiones de pinos en todo el mundo (Richardson and Rejmánek 2004, Simberloff et al. 2010).

Por ejemplo, en sistemas dunares de Estados Unidos, *P. nigra* J.F. Arnold reduce la riqueza y cobertura de especies nativas (Leege and Murphy 2001); en ecosistemas tropicales de Brasil, la cobertura de *P. ellioti* Engelm. se correlaciona positivamente con la pérdida local de especies nativas, y afecta negativamente a la diversidad de especies en los humedales adyacentes a la invasión (de Abreu and Durigan 2011). En ambos casos, se ha sugerido que el mecanismo detrás de estos impactos en la diversidad es la disminución de la disponibilidad lumínica en los ambientes invadidos (Rolon et al. 2011). Por otra parte, en el Fynbos sudafricano (matorral mediterráneo), la invasión de pináceas ha cambiado la estructura del matorral nativo y ha

facilitado la extinción local de especies (Richardson et al. 2014). En el centro sur de Argentina, *P. halepensis* Mill. se ha establecido en praderas naturales, con reducciones en la diversidad de especies nativas, desplazando especies endémicas y promoviendo la invasión de otras especies exóticas (Cuevas and Zalba 2010). En sistemas montañosos de Nueva Zelanda, *P. contorta* Douglas ex Loudon se desarrolla por encima de la línea de vegetación establecida naturalmente por las especies nativas, invadiendo matorrales que crecen a elevadas altitudes (Wardle 1985). Además, se han reportado cambios rápidos en la estructura y funciones de la vegetación, con alteraciones en la cantidad de nutrientes en el suelo, disminución de la entrada de agua en las cuencas y reducciones en la biodiversidad (Mark and Dickinson 2008). Las invasiones de coníferas también se han relacionado con cambios en los regímenes de fuego en diversas partes del mundo, documentándose incrementos en la carga de combustible, pudiendo generar aumentos en la frecuencia e intensidad de los incendios, lo que traería como consecuencia la erosión del suelo, disminución de la diversidad local de plantas e invasión de otras especies pirófilas (Richardson et al. 1994, Cobar-Carranza et al. 2014).

En el sur de Chile, se ha sugerido que *P. contorta* compite con las especies nativas en zonas de montaña (algunas amenazadas como *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch) con reducciones en la riqueza, abundancia y diversidad de especies vegetales, además de generar variaciones proporcionales en las formas de vida a lo largo de un gradiente de cobertura de copas (Urrutia et al. 2013). En particular, la invasión de *P. contorta* en bosques de *A. araucana* en la Reserva Nacional Malalcahuello es considerada una de las mayores amenazas para la diversidad de estos sistemas, debido a que la mayor densidad y las altas tasas de crecimiento de *P. contorta*, afectarían a la regeneración de *Araucaria* y especies acompañantes (Pauchard et al. 2014). En el caso de la estepa patagónica, área natural sin presencia de árboles, con una comunidad de plantas dominada por gramíneas cespitosas y hierbas perennes (Bravo-Monasterio et al. 2016) se ha observado que la invasión de *P. contorta* genera cambios en la comunidad vegetal al reducir la riqueza de especies nativas en un 70%. Bravo-Monasterio et al. (2016) sugieren que la invasión de *P. contorta*, mediante el aumento de su cobertura de copas, genera un filtro ambiental que produce cambios en la comunidad invadida mediante la reducción del número de especies originales y el aumento de especies nuevas, principalmente exóticas, en los sitios de mayor cobertura de pinos. Además, los autores observaron que la invasión cambia la distribución de grupos funcionales, promoviendo la abundancia de rasgos asociados a la tolerancia a la sombra y estrategias reproductivas conservativas. Por otra parte, Franzese et al. (2017) estudiaron los efectos de la invasión de *P. contorta* a escala del micrositio (adyacente al árbol invasor), en bosques de *Araucaria* y estepa patagónica, donde

encontraron que los impactos sobre la riqueza y abundancia difieren según el tamaño de los pinos dentro de cada sitio de estudio, siendo mayor el impacto bajo cobertura de pinos más grandes y con efectos más pronunciados en la estepa patagónica que en los bosques de *Araucaria*.

En síntesis, se ha observado que las comunidades vegetales responden ante el aumento de la cobertura de la especie invasora, mediante cambios en la composición de especies, con variaciones en parámetros estructurales de diversidad y riqueza, y potenciales impactos en el funcionamiento de las comunidades (Holmes and Cowling 1997, Mason and French 2008, Mason et al. 2009). Considerando específicamente las invasiones de *P. contorta*, los impactos no sólo implicarían variaciones de la riqueza de especies, abundancia y composición, sino también variación de los grupos funcionales de la comunidad (grupos de organismos que comparten respuestas ante factores ambientales, o tienen efectos similares sobre el funcionamiento de los ecosistemas) (McGill et al. 2006, Chabrierie et al. 2010, Bravo-Monasterio et al. 2016).

El concepto de diversidad funcional, expresado a través de distintas métricas, ha sido ampliamente utilizado en la caracterización de patrones comunitarios frente a cambios ambientales, y su efecto sobre las propiedades de los ecosistemas (Díaz et al. 2007b). A pesar de la evidencia científica generada en las últimas décadas acerca de la invasividad de las pináceas y los múltiples estudios descriptivos sobre sus impactos, la disponibilidad de estudios cuantitativos es limitada, especialmente la que se refiere a los efectos de las invasiones sobre los atributos funcionales de las especies que componen las comunidades residentes, y sus respuestas frente a los cambios ambientales que se correlacionan con las invasiones. También, pese al creciente interés por la ecología funcional, esta ha sido una dimensión poco explorada en estudios sobre impactos de plantas invasoras, considerando que investigaciones de esta naturaleza podrían proporcionar información más completa sobre las respuestas comunitarias ante los cambios ambientales causados por las especies invasoras y sus efectos sobre los ecosistemas, complementando estudios composicionales, y de riqueza y abundancia de especies (Díaz and Cabido 2001, Cornelissen et al. 2003, Casanoves et al. 2011).

Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas medibles a nivel individual, que influyen en el desempeño (e.g., crecimiento, reproducción y supervivencia) de los organismos, están estrechamente relacionados y filtrados por el ambiente, y tienen efectos sobre las propiedades y procesos a nivel comunitario y ecosistémico

(Lavorel and Garnier 2002, Cornelissen et al. 2003, Violle et al. 2007). Estos rasgos fenotípicos determinan las respuestas de las plantas frente a factores de cambio ambiental, como variables climáticas y disturbios (Díaz and Cabido 2001, Lavorel and Garnier 2002, Suding et al. 2008), reflejando la acción del filtrado ecológico y de la selección natural bajo determinadas condiciones ambientales. Por otra parte, estos rasgos también afectan las propiedades de los ecosistemas dentro del marco que imponen las condiciones abióticas predominantes, por lo que se han propuesto distinciones entre rasgos funcionales de efecto y de respuesta (Suding et al., 2008). En este contexto, el análisis funcional de las comunidades provee información más mecanicista que los enfoques puramente taxonómicos, y también permite comparaciones significativas entre sitios con baja afinidad taxonómica (Casanoves et al. 2011). Dentro de los rasgos funcionales de respuesta, varios autores han identificado ciertos caracteres que se consideran relevantes de manera casi universal, debido a que son parte fundamental del ciclo de vida de las plantas, además de ser relativamente de fácil y económica medición en un corto período de tiempo para una cantidad significativa de individuos. Estos rasgos son el tamaño de las plantas, usualmente medido como la *altura de la planta*, el tamaño de las semillas, medido como la *masa de la semilla*, el *contenido relativo de clorofila foliar (Chlr)* y la estructura de los tejidos de la hoja, medido como *Área Foliar Específica* (o SLA, sigla en inglés de Specific Leaf Area) (Grime et al. 1997, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

En un sentido práctico, los mejores caracteres corresponden a los que son más informativos desde el punto de vista ecológico y pueden ser medidos fácilmente y a un menor costo para un número representativo de individuos de acuerdo a los objetivos de la investigación (Cornelissen et al. 2003). Existe gran diversidad de caracteres funcionales, los que se pueden agrupar en rasgos cuantitativos y cualitativos. Los rasgos cuantitativos pueden variar dentro y entre especies e individuos, y estas variaciones pueden modificar el desempeño y adecuación biológica en respuesta a cambios ambientales, con consecuencias que pueden llegar a variaciones genéticas y de plasticidad fenotípica (Kattge et al. 2011). Además, rasgos cuantitativos como el contenido relativo de clorofila foliar, la altura de las plantas y el área foliar específica son relacionados con propiedades ecosistémicas como productividad primaria y ciclaje de nutrientes (Suding et al. 2008).

Actualmente existen dos formas principales de caracterizar la diversidad funcional. La más generalizada y más antigua es la distinción de grupos o tipos funcionales, donde las especies que componen un grupo funcional (e.g. especies fijadoras de N) pueden tener un efecto similar en un proceso ecosistémico (e.g. ciclaje de nutrientes), pero diferir en los efectos sobre otros

procesos (e.g. dispersión). Otro modo corresponde a los índices de diversidad funcional, donde no existe un criterio universal sobre cuáles son los caracteres más importantes a medir, sino que estos dependen del objetivo de la investigación. Del mismo modo, no existe un índice ideal para todas las situaciones, sino que la utilidad de los índices que cuantifican diferentes aspectos de la diversidad funcional, depende de los objetivos y el contexto (Casanoves et al. 2011).

Actualmente, está claro que los cambios en la riqueza y abundancia de especies podrían desencadenar otros impactos en las comunidades, como cambios en su estructura funcional (composición y distribución de grupos funcionales) (Ehrenfeld 2010, Vilà et al. 2011). Por otro lado, a pesar del filtrado ecológico impuesto por las invasiones de pinos, es probable que algunas especies de la comunidad residente puedan permanecer, incluso cuando las condiciones ambientales cambian por efecto de la invasión. Estas especies podrían responder al cambio en la disponibilidad de recursos por medio de la modificación de atributos funcionales relacionados con la conservación o adquisición de recursos que le permitirían coexistir con la especie invasora (Grime et al. 1997, Díaz et al. 2004, Wright et al. 2004). Lo anterior sugiere que los impactos de la invasión de *P. contorta* podrían ir más allá de la reducción de la diversidad vegetal, y se pueden relacionar con cambios en el funcionamiento de las comunidades y en las propiedades de los ecosistemas invadidos (Castro-Díez et al. 2016). Existen varios trabajos descriptivos sobre impactos de las invasiones de *P. contorta* sobre la estructura y funcionalidad de las comunidades considerando la cobertura de la especie invasora como factor para determinar los impactos (Urrutia et al. 2013, Cóbar-Carranza et al. 2014, Pauchard et al. 2014, Bravo-Monasterio et al. 2016). Sin embargo, se ha recomendado considerar otros factores, como la cantidad y acumulación de biomasa de la especie invasora, o los cambios en las condiciones ambientales generados por la invasión, como predictores de la intensidad de invasión (Hulme et al. 2013, Barney et al. 2015). Esto permitiría relacionar los cambios ambientales con los impactos a nivel intraespecífico y comunitario, y estudiar los efectos de las invasiones en distintas etapas, captando variabilidad estructural y realizando comparaciones entre sitios, considerando la existencia de gradientes de estrés ambiental que pueden ser resultado de la variación en un solo factor, o varios factores ambientales actuando concertadamente (Menge and Sutherland 1987, Barney et al. 2015, Castro-Díez et al. 2015).

Todos los componentes de la biodiversidad (e.g. riqueza, abundancia, diversidad funcional) juegan un papel crucial en los procesos ecosistémicos y generación de funciones, sin embargo, Díaz et al. (2007a) mencionan que las evidencias apuntan a que la diversidad

funcional es el componente que mejor explica los efectos de la biodiversidad en los procesos y propiedades de los ecosistemas.

Para profundizar el conocimiento de los impactos de las coníferas invasoras, el análisis de los atributos funcionales y la estructura comunitaria puede ser una herramienta útil para relacionar los impactos de las invasiones con los potenciales efectos en los procesos y propiedades de los ecosistemas (Castro-Díez et al. 2016). Este enfoque acepta que ciertos procesos ecosistémicos están determinados por ciertos atributos o rasgos de las especies que componen las comunidades (Díaz and Cabido 2001). En este contexto, es útil estudiar ciertos índices que describen diferentes aspectos de la estructura funcional de las comunidades (Díaz et al. 2004). Una de las aproximaciones más ampliamente utilizadas para describir la estructura funcional es la media ponderada-comunitaria de un atributo (Castro-Díez, Pauchard, Traveset, & Vilà, 2016) (Community Weighted Mean, en adelante CWM), definido como el valor medio de un atributo en la comunidad ponderado por la abundancia relativa de los taxones que presentan cada valor para el atributo (Violle et al. 2007). Este índice ha sido ampliamente reconocido y empleado por su gran utilidad en la evaluación de la dinámica comunitaria (Saldaña 2013, Pescador et al. 2015) y en la determinación de algunas propiedades y procesos de los ecosistemas, por lo que cambios en las CWM relacionados con la invasión pueden dar claridad sobre los impactos en el funcionamiento ecosistémico (Castro-Díez et al. 2016).

Si bien la aproximación entregada por la CWM es útil para observar tendencias a nivel comunitario, el estudio de las respuestas a nivel intraespecífico, y comunitario no ponderado, permite evaluar las respuestas de las diferentes especies frente a los cambios en las condiciones ambientales. Específicamente, las medias ponderadas comunitarias pueden reflejar las respuestas de unas pocas especies (las más abundantes), mientras que las medidas no ponderadas representan las respuestas de todas las especies por igual, y por lo tanto, están más influenciadas por los atributos de las especies menos abundantes (Kumordzi, Wardle, & Freschet, 2015; Violle et al., 2007).

En síntesis, estudiar los atributos funcionales es esencial para entender de mejor manera las dinámicas comunitarias y ecosistémicas, y comprender cómo los cambios ambientales ejercen efectos sobre las comunidades vegetales (Díaz et al. 2007b). Recientemente, el concepto de rasgos funcionales ha sido ampliamente utilizado en ecología para explorar procesos y patrones en los ecosistemas en respuesta a cambios ambientales (McGill et al. 2006, Suding et al. 2008). Sin embargo, la aplicación de estos enfoques en el estudio de los impactos de las

plantas invasoras se ha limitado sólo a investigar la relación entre los rasgos del invasor con su invasividad, y a comparaciones de la similitud funcional de los rasgos del invasor con los rasgos de la comunidad invadida (Terwei et al. 2016).

Teniendo en cuenta lo anterior, la presente tesis aborda las siguientes preguntas de investigación: **1)** ¿Cuáles son los cambios ambientales relacionados con la invasión de *P. contorta*? **2)** ¿Cómo responden las comunidades vegetales residentes frente a los cambios ambientales, en términos de estructura comunitaria y atributos funcionales a nivel intraespecífico y comunitario?.

HIPÓTESIS

1.- La invasión de *P. contorta*, mediante el aumento en biomasa aérea, cambia las condiciones ambientales a escala de sitio, en términos de disponibilidad lumínica, aumentos en la cantidad de hojarasca y cambios en las propiedades del suelo.

2.- Las comunidades vegetales responden ante los cambios ambientales conducidos por la invasión, mediante la reducción de la riqueza y abundancia de especies y cambios en atributos funcionales de respuesta, tanto a nivel comunitario como intraespecífico, donde las comunidades invadidas tienden a presentar mayores valores de Altura de las plantas, Área Foliar Específica, Contenido Relativo de Clorofila Foliar.

OBJETIVOS

La presente tesis utiliza un enfoque observacional, evaluando cuantitativamente los impactos de la invasión de *P. contorta* sobre las variables ambientales y las respuestas comunitarias frente a estos cambios dentro de gradientes de invasión en dos sitios de estudio.

Objetivo general

- Determinar los Impactos de la invasión de *P. contorta* sobre la estructura comunitaria y atributos funcionales a nivel comunitario e intraespecífico en bosques de *Araucaria araucana* y estepa patagónica.

Objetivos específicos

- 1.- Determinar la existencia de gradientes ambientales (disponibilidad de luz, cobertura de copas, biomasa de pinos, humedad y nutrientes del suelo) relacionados con la invasión de *P. contorta*.
- 2.- Analizar la relación entre la invasión de *P. contorta* y la riqueza y abundancia de especies a nivel comunitario.
- 3.- Determinar los impactos de la invasión de *P. contorta* a nivel intraespecífico, en términos de atributos funcionales de respuesta de las especies que componen las comunidades invadidas.
- 4.- Cuantificar los impactos de la invasión de *P. contorta* sobre atributos funcionales a nivel comunitario, mediante la medición de rasgos funcionales *in situ*, y el cálculo de Medias Ponderadas Comunitarias de Altura de las plantas, Área Foliar Específica y Contenido Relativo de Clorofila Foliar.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie invasora. *Pinus contorta* Douglas ex Loudon

El género *Pinus*, es uno de los taxones más estudiados en ecología de invasiones, siendo *P. contorta* una de las especies más invasoras del mundo (Simberloff et al. 2010, Richardson and Rejmánek 2011). Esta especie nativa de Norteamérica presenta gran amplitud ecológica, formando poblaciones bajo una amplia variedad de condiciones ambientales (Lotan & Critchfield, 1990). Se desarrolla desde el nivel del mar hasta los 3.600 m s.n.m., tolerando temperaturas mínimas que van desde los -57 a los 7 °C, y máximas entre 27 y 38 °C, donde las precipitaciones anuales pueden variar entre 250 y 500 mm (Lotan and Critchfield 1990). Alcanza alturas de 35 m y diámetros superiores a los 60 cm. Es una especie intolerante a la sombra y de rápido crecimiento (Ledgard 2001). En su rango nativo y en sitios invadidos presenta una temprana producción de semillas viables (entre 5 y 10 años) (Peña et al. 2008). Anualmente genera conos con abundantes semillas (entre 500.000 a 800.000 semillas por hectárea al año), con una producción máxima en intervalos de 1 a 3 años. Las semillas son pequeñas en comparación con otras especies del género, y su peso varía desde 2,3 a 11,4 mg siendo dispersadas por el viento y pudiendo germinar y establecerse en sitios abiertos y sobre suelo desnudo (Lotan and Critchfield 1990).

Además de su alta invasividad, *P. contorta* presenta atributos que permiten utilizarla como especie modelo para estudiar los mecanismos y procesos en ecología de invasiones (Gundale et al. 2014). Actualmente, *P. contorta* invade ecosistemas en Suecia, Irlanda, Escocia, Nueva Zelanda, Australia, Sudáfrica, Argentina y Chile (Peña et al. 2008, Langdon et al. 2010). En Chile, *P. contorta*, y otras especies del género (*P. sylvestris*, *P. ponderosa*, *P. radiata*) fueron introducidas por el Instituto Forestal (Löewe and Murillo 2001) en la década de 1970, mediante ensayos en más de cien sitios, entre las regiones de Coquimbo y Aysén. Los objetivos de su introducción incluían fines de producción, protección y recuperación de suelos degradados, sin considerar las altas probabilidades de invasión.

Área de estudio

Se estudiaron dos sitios en el sur de Chile donde la invasión de *P. contorta* se encuentra en expansión, y ha demostrado tener ciertos efectos negativos sobre la biodiversidad (Urrutia et al. 2013, Bravo-Monasterio et al. 2016, Taylor et al. 2016b) (Fig. 1). Ambos sitios difieren en sus componentes bióticos (flora, vegetación) y abióticos (climáticas, topográficas, edáficas), lo que puede afectar tanto el desempeño de la especie invasora (Taylor et al. 2016a), como la magnitud de los cambios generados (Barney et al. 2013). Estudiar los impactos de la invasión de pinos en dos sitios con diferentes condiciones ambientales entrega la oportunidad de conocer y comparar la magnitud y direccionalidad de los impactos entre sitios.

Reserva Nacional Malalcahuello (38°30'S; 71°35'W)

La Reserva Nacional Malalcahuello es un Área Silvestre Protegida por el Estado desde 1931 por D.S. N° 1670 (Pauchard et al. 2014). Ubicada en la Región de La Araucanía, centro-sur de Chile, comprende un área de 17.400 ha. Las características topográficas del área son principalmente consecuencia de la influencia volcánica y glaciaria (Becerra and Faúndez 1999). Está formada por cordilleras y cerros de pendientes fuertes suavizadas por la deposición de material volcánico estratificado (Volcán Lonquimay 2.806 m s.n.m.), lo que ha generado sustratos principalmente arenosos. El clima corresponde al tipo mediterráneo húmedo con una temperatura media anual de 8,5 °C y precipitación media anual de 3.083 mm (principalmente nieve) con 1 o 2 meses secos al año. La altitud media de la reserva es de 1.420 m s.n.m.

La flora de la R.N. Malalcahuello está compuesta por 211 especies de plantas vasculares (Becerra and Faúndez 1999) y la vegetación comprende 13 unidades fitosociológicas (Becerra and Cruz 2000). La principal formación vegetal corresponde a bosques andinos de *Araucaria araucana* (Molina) K Koch en asociación con especies del género *Nothofagus* Blume. En valles subalpinos más secos se asocia con *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst., y a mayores altitudes con *N. pumilio* (Poepp. & Endl.) Kraser. En suelos más fértiles, *A. araucana* forma bosques mixtos con *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst. (Gajardo 1995). Por sobre los 1.400 m s.n.m., *A. araucana* forma bosques puros, con abundante cobertura de herbáceas perennes (e.g. *Festuca scabriuscula* Phil.) y una menor presencia de especies de *Nothofagus*. En ambientes húmedos y con cobertura arbórea destaca la abundante presencia de *Chusquea quila* Kunth formando un denso sotobosque.

A comienzos de la década de 1970, el Instituto Forestal (Infor) estableció ensayos de plantaciones en pequeñas parcelas con cuatro especies de Pinaceae (*Pinus contorta*, *P. sylvestris*, *P. ponderosa* y *Pseudotsuga menziesii*), los cuales fueron abandonados sin aplicar ningún control ni tratamiento silvicultural, generando la actual invasión de *P. contorta* cuya extensión supera actualmente las 100 hectáreas (Pauchard et al., 2014).

Coyhaique Alto (45°33'S; 72°04'W)

Sitio de estudio localizado en la Región de Aysén, Patagonia chilena. Presenta precipitaciones durante todo el año con valores medios anuales de 700 mm, no existiendo una estación seca definida. La temperatura media anual es inferior a 7 °C, siendo las medias mínimas entre 0 y 3 °C y las medias máximas entre 10 y 15 °C. En meses de invierno se combinan factores de viento, nieve y frío, resultando temperaturas inferiores a los -25 °C (Scheu et al. 2008). La estepa patagónica, ecosistema que naturalmente no presenta cobertura arbórea, es una comunidad vegetal dominada por hierbas perennes. La vegetación corresponde a la estepa mediterránea templada de *Festuca palllescens* y *Mulinum spinosum* (Luebert and Plischoff 2006).

La plantación de *P. contorta* fue establecida cerca del año 1980 en aproximadamente 50 ha, avanzando progresivamente debido a los fuertes vientos que facilitan la dispersión de las semillas. Además, las condiciones ambientales son ideales para su establecimiento (Langdon et al. 2010). Recientemente se ha sugerido que en este sistema no existen barreras ambientales para la invasión de *P. contorta*, y la vegetación no presenta signos de resistencia a la invasión (Pauchard et al. 2016).

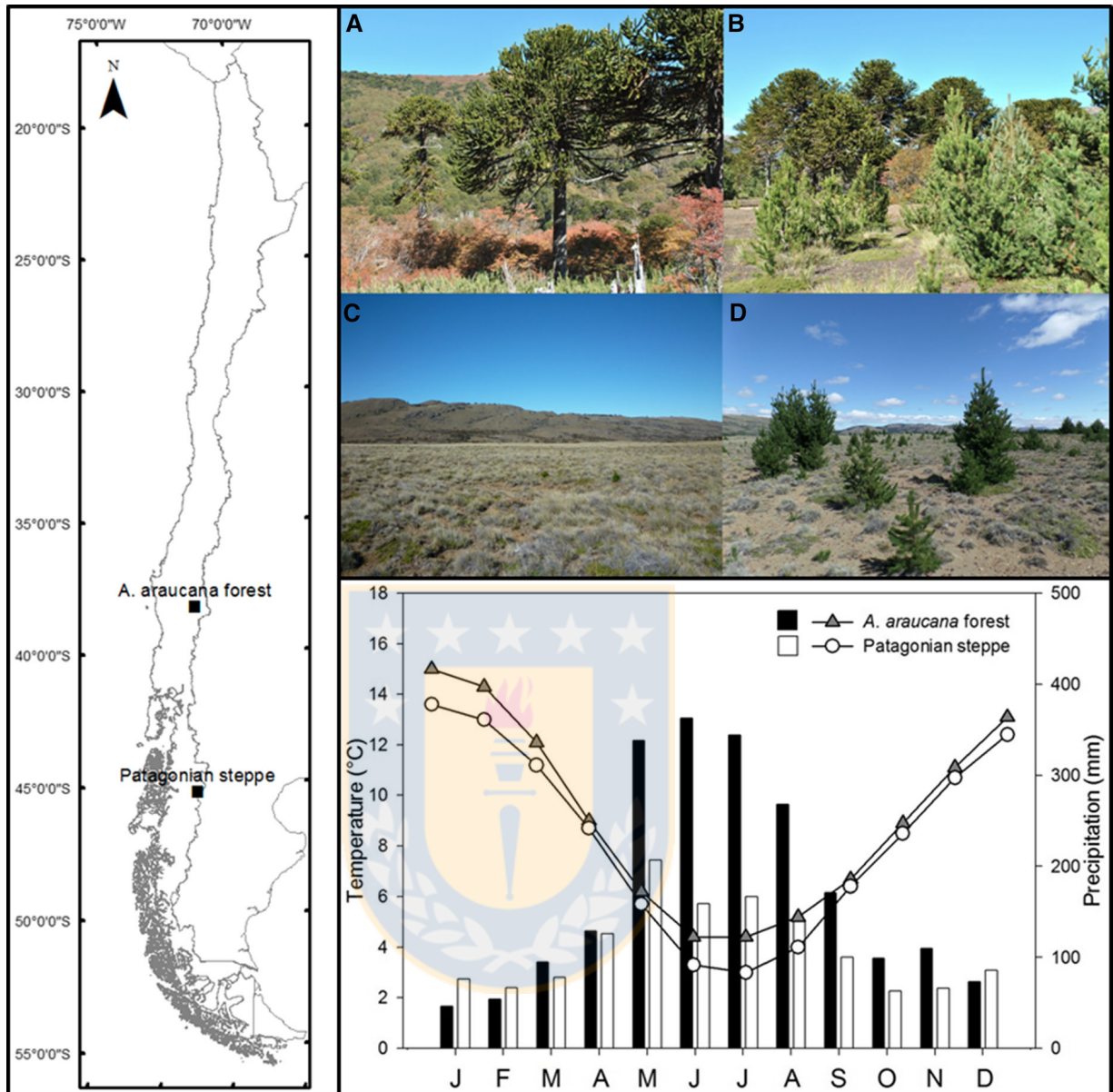


Figura 1. Área de estudio. A, B) Bosque de *Araucaria araucana* en la Reserva Nacional Malalcahuello, y C, D) Estepa patagónica en Coyhaique Alto. Fuente: Franzese et al. 2017.

Unidades muestrales

Se utilizó una versión modificada del protocolo de la Red Global para el Estudio de los Impactos de las Especies Invasoras (Global Invader Impact Network, GIIN) (Barney et al. 2015) para estudiar los efectos de la invasión en ambos sitios de estudio. En cada sitio, se establecieron 24 parcelas de 25 m² dentro de dos gradientes de invasión, desde ambientes altamente invadidos hasta sitios sin presencia de la especie invasora. En el centro de cada parcela, se instalaron equipos para la medición de variables ambientales conectados a registradores de datos, y se midieron parámetros comunitarios y atributos funcionales de las especies presentes.

VARIABLES AMBIENTALES

En cada unidad muestral se midieron 10 variables ambientales relacionadas con la invasión (tabla 1). Los gradientes de invasión se determinaron por la acumulación de biomasa aérea (T/ha) de *P. contorta*, la que se calculó en cada parcela mediante la medición de parámetros dasométricos como la altura de los árboles, su Diámetro a la Altura del Pecho (DAP), Diámetro a la Altura del Cuello de la raíz (DAC), diámetro de copas, y altura de inicio de copas, para su posterior análisis en modelos de estimación de biomasa propuestos por Cobar-Carranza et al. (2014).

La radiación fotosintéticamente activa (en inglés Photosynthetically Active Radiation: PAR) es la cantidad de radiación, dentro del espectro lumínico, que es capaz de producir actividad fotosintética en las plantas. El rango está comprendido entre los 400 y 700 nanómetros, y se corresponde también con el rango visible. La luz PAR se midió en las cuatro esquinas de cada parcela mediante un sensor de radiación, y posteriormente se calculó su valor medio para cada unidad de muestreo.

Para el análisis de cobertura de copas, se utilizaron fotografías hemisféricas, con las cuales se estimó la Proporción de Cielo Visible (GAP Fraction) (Smolander & Stenberg, 2001). Las imágenes se tomaron en condiciones de cielo uniforme (sin nubosidad ni sol directo), con un lente “ojo de pez” de 180° montado en un trípode a 1 metro del nivel del suelo, ubicado en el centro de cada unidad de muestreo. Posteriormente las imágenes obtenidas fueron procesadas con el software HemiView. Los valores de La Proporción de Cielo Visible (GAP

Fraction) fluctúan entre 0 y 1, donde valores cercanos a 0 indican doseles completamente cerrados, y valores cercanos a 1 indican doseles abiertos con cielos completamente visibles.

Las variables de suelo (pH, Nitratos, Fósforo y Potasio) se estudiaron mediante la toma de 4 muestras de suelo en cada parcela para el posterior análisis químico de suelos en laboratorio. Para la humedad de suelo se instalaron sensores de humedad en el centro de cada parcela, los que tomaron datos cada una hora, conectados a registradores de datos para su posterior recolección, cálculo de estadísticos y análisis para la estación seca.

La profundidad de la hojarasca se midió mediante la utilización de un instrumento graduado con 4 mediciones en cada una de las 4 esquinas de las parcelas. Para determinar la cantidad de hojarasca, en cada parcela se recolectaron 16 muestras de suelo para posterior análisis de laboratorio.

Tabla 1. Métricas ambientales estudiadas a lo largo de los gradientes de invasión. Fuente: Elaboración propia

Métrica	Unidad de medida	Método
Biomasa de pinos	ton/ha	(Cóbar-Carranza et al. 2014)
PAR	μ mol	
Proporción de cielo visible (GAP Fraction)	0 = 100% cobertura 1 = 0% cobertura (cielo 100% visible)	
pH del suelo	-	
Nitratos	mg kg ⁻¹	
Fósforo	mg kg ⁻¹	(Barney et al. 2015)
Potasio	mg kg ⁻¹	
Media estival de humedad de suelo	m ³ m ⁻³	
Varianza estival de humedad de suelo	m ³ m ⁻³	
Cantidad de hojarasca	kg/m ²	
Profundidad de hojarasca	cm	

Riqueza y abundancia de especies

Los muestreos de riqueza y abundancia de especies se realizaron en las cuatro esquinas de cada una de las parcelas de 25 m², dentro de cuatro cuadrantes de 1 m² que se subdividieron en subcuadrantes de 50x50 cm con el fin de aumentar la exactitud de las mediciones. En cada parcela se registraron todas las especies de plantas vasculares y se estimó su cobertura total de acuerdo a la metodología de Braun-Blanquet (1964), con conteo de todos los individuos presentes. La nomenclatura de las plantas nativas e introducidas se determinó de acuerdo a Marticorena & Rodríguez (1995), Zuloaga et al. (2008), y Fuentes et al. (2013).

Medición de atributos funcionales

Selección de especies. Se utilizó como principal criterio de selección de especies, la abundancia relativa de cada especie dentro de cada una de las parcelas en ambos gradientes de invasión, considerando sólo a las especies con un porcentaje mayor o igual al 80% de la cobertura vegetal de la parcela (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Selección de individuos. Los caracteres fueron medidos en individuos adultos, reproductivos y de apariencia saludable. Para el caso de especies de sotobosque, se midieron individuos de los ambientes menos sombríos, y se evitó el muestreo en individuos afectados por herbívoros o patógenos. Para lograr una mayor consistencia en las mediciones, se utilizó el mismo individuo para medir todos los caracteres. Para comparaciones a nivel de especies, siempre se calcularon los valores medios de los atributos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Selección de caracteres funcionales. Varios autores han identificado ciertos rasgos que se consideran relevantes debido a que son parte fundamental del ciclo de vida de una planta. Estos caracteres son: el tamaño de la planta, usualmente medido como altura de la planta, el tamaño de la semilla, usualmente medido como masa de la semilla, y la estructura de los tejidos de la hoja, medido como área foliar específica (SLA) (Grime et al. 1997, Westoby 1998). La presente tesis considera la medición *in situ* de los siguientes caracteres funcionales de acuerdo a los protocolos de Richardson et al. (2002), (Cornelissen et al., 2003) y Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013).

- 1. Altura de las plantas.** Es la distancia más corta entre el límite más alto de los tejidos fotosintéticos principales de la planta y el nivel del suelo, expresado en metros o

centímetros (Cornelissen et al. 2003). Se midió utilizando un instrumento graduado de acuerdo a lo propuesto por Pérez-Harguindeguy et al. (2013) en cinco individuos por especie en cada una de las parcelas estudiadas.

- 2. Área Foliar Específica (SLA).** Se define como la superficie interceptora de radiación solar desplegada por unidad de masa de una hoja (cm^2g^{-1}), y se calculó como la superficie de una hoja fresca dividida por su peso seco (Reich et al. 1998). Para su medición, en cada parcela se seleccionaron cinco individuos por especie, de los que se tomaron cinco hojas relativamente jóvenes, totalmente expandidas, provenientes de individuos adultos, evitando hojas con signos de herbívora o con patógenos. Las muestras fueron extraídas y envueltas en papel humedecido dentro de bolsas plásticas herméticas y guardadas en oscuridad hasta su procesamiento en laboratorio. Se midió el área proyectada mediante digitalización de las hojas y posterior análisis con el software ImageJ. Luego de la digitalización, las muestras se secaron en estufa de circulación de aire forzado, de uso exclusivo para las muestras vegetales, a 70 °C por 72 horas para la determinación del peso seco mediante el uso de una balanza analítica de precisión (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).
- 3. Contenido relativo de clorofila (Chlr).** Es un rasgo fisiológico que ha mostrado covariar con la asimilación de carbono, las propiedades hidráulicas y la disponibilidad de nutrientes (Díaz et al. 2007a). El contenido relativo de clorofila foliar se midió con un método óptico no invasivo que provee estimaciones confiables del contenido relativo de clorofila de las hojas (mg/m^2) (Richardson, S.P., & Berlyn, 2002). Se midió en hojas completamente expandidas haciendo cinco mediciones por individuo con un clorofilómetro manual para hojas pequeñas y muestras dificultosas (CCM-300 Opti-Sciences, USA). Posteriormente se calcularon los valores medios de estas mediciones como el valor del atributo para cada individuo (Richardson et al. 2002, Saldaña 2013).

La recolección de material y las medidas de los caracteres funcionales se realizaron en la misma temporada en ambos sitios, durante época estival (enero de 2016), y las mediciones se realizaron a los mismos individuos, de acuerdo al protocolo de Pérez- Harguindeguy *et al.* 2013, así como también las mediciones de riqueza y abundancia, con el objetivo de evitar los efectos de la estacionalidad.

Media ponderada-comunitaria (CWM)

La CWM es considerada un índice para describir la diversidad funcional en una comunidad (Saldaña 2013, Castro-Díez et al. 2016), y se define como la media de los valores de este atributo en la comunidad, ponderada por la abundancia relativa de los taxa que presentan cada valor para el atributo (Garnier et al., 2007; Kumordzi et al., 2015). Con los valores de los atributos medidos *in situ*, se calculó la media ponderada comunitaria de cada atributo (CWM_{trait}), para cada parcela usando las abundancias relativas de las especies, según la ecuación:

$$CWM \text{ trait} = \sum_{i=1}^n (p_i \times \text{atributo}_i)$$

Donde p_i es la contribución relativa de la especie i a la cobertura de la parcela, n es el número de especies, y atributo_i es el valor promedio de un atributo dado en la especie i .

Además, en cada comunidad y para cada atributo, se calculó la media comunitaria no ponderada, como el valor medio de los atributos funcionales observados en terreno en cada individuo a nivel comunitario, no ponderados por la abundancia de la especie en cada comunidad (Kumordzi et al., 2015).

Análisis estadístico

Para evaluar el grado de asociación entre las variables, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson (r) y se aplicaron modelos de regresión lineal para la cuantificación de dichas relaciones observadas entre las variables, con la biomasa de *P. contorta* como variable regresora (independiente) y las métricas ambientales como variables respuesta.

Con el objetivo de evaluar las relaciones entre las métricas ambientales, evitar la colinealidad, y reducir el número de variables, se realizaron Análisis de Componentes Principales por cada sitio, y posteriormente se seleccionaron las variables ambientales que cumplieran con significancia estadística, y que mejor explicaran la variabilidad de los datos, además de tener sentido biológico que ayude a responder las preguntas planteadas por la presente investigación. Las diferencias entre sitios se estudiaron mediante el Análisis de Varianza no paramétrico mediante la prueba de Kruskal-Wallis, analizando cada sitio como factor.

Posteriormente, con las métricas ambientales como factores predictores, se realizaron análisis de correlaciones, regresiones lineales y modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar la relación y la magnitud de los cambios entre los cambios ambientales correlacionados con el aumento de biomasa de la especie invasora, la estructura comunitaria, los valores medios de los atributos no ponderados a nivel comunitario, y las medias ponderadas de la comunidad (CWM) para los atributos funcionales estudiados. La selección de los modelos se realizó mediante la interpretación del Criterio de información de Akaike (AIC), indicador de la calidad relativa de un modelo estadístico, que proporciona un medio para la selección de un modelo cuando se tiene más de un modelo candidato similar, mediante la evaluación del *trade-off* entre la bondad de ajuste del modelo y su complejidad (Akaike 1998).

Los análisis estadísticos y figuras se realizaron con los softwares R v 3.4.1 (R Development Core Team 2010), Rstudio v 1.1.383 (RStudio Team 2015) y los paquetes Rcmdr (Fox 2017), lavaan (Rosseel, 2012) y ggplot2 (Wickham 2009).



RESULTADOS

Acumulación de biomasa de *P. contorta*

Se encontraron diferencias significativas en cantidades de biomasa aérea de la especie invasora entre los dos sitios ($P < 0.001$). En bosque de *Araucaria*, la cantidad de biomasa de pinos alcanzó un valor máximo de 212,25 t/ha con una media de 36,50 t/ha ($n= 24$; $sd= 42,93$; $cv= 1,17$). Por otra parte, en estepa patagónica, la biomasa de pinos alcanzó los 50,26 t/ha y un valor medio de 16,04 t/ha ($n=24$; $sd= 16,36$; $cv= 1,02$) (Fig. 2).

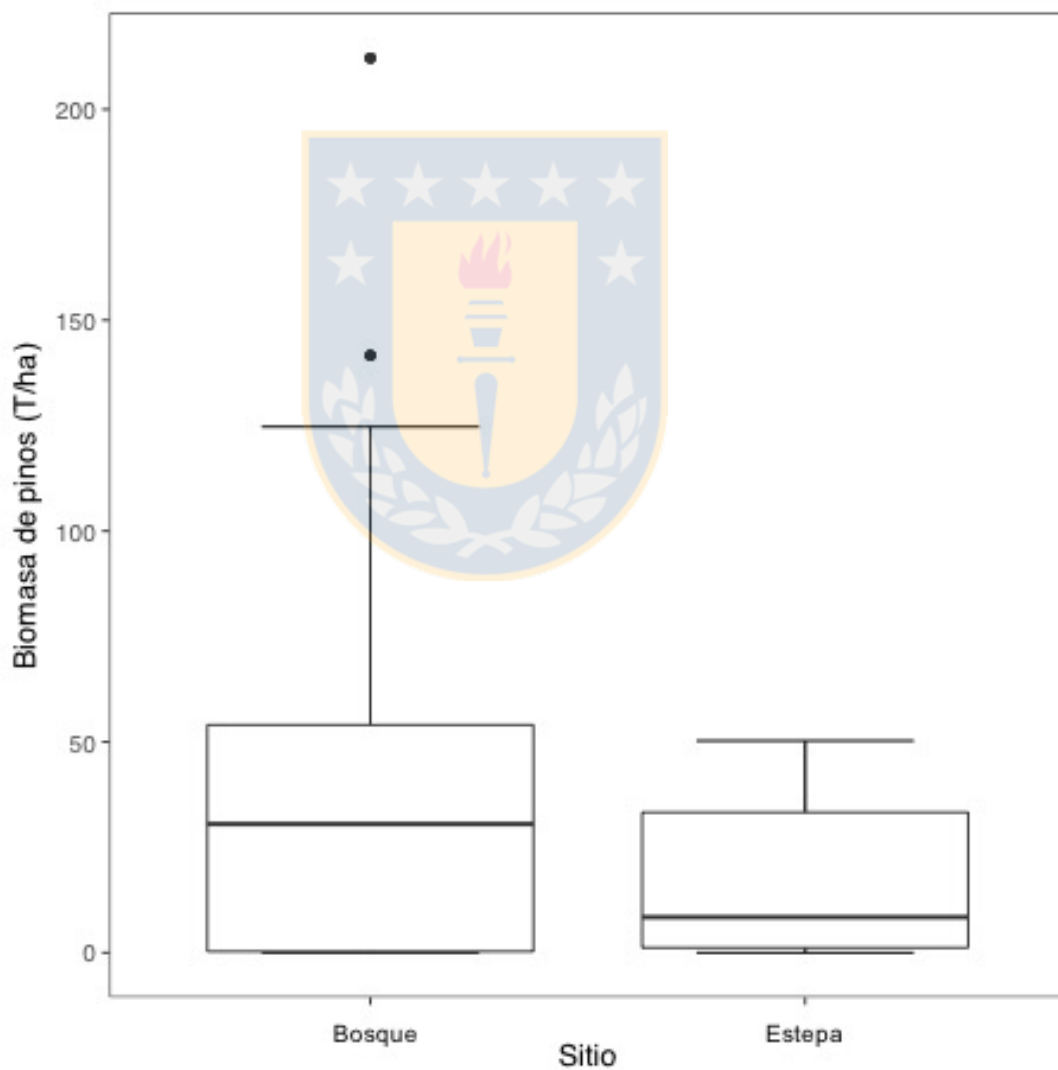


Figura 2. Cantidad de biomasa aérea de *P. contorta* en bosque de *Araucaria* y Estepa patagónica. Fuente: Elaboración propia.

En ambos sitios se encontraron aumentos progresivos en la cantidad de biomasa de la especie invasora, desde sitios no invadidos y sin biomasa de pinos, hasta sitios altamente invadidos con mayor cantidad de biomasa. Bosque de *Araucaria* presentó mayor cantidad de biomasa invasora que la estepa patagónica (Fig. 3).

Métricas ambientales y su relación con el aumento de biomasa

En ambos sitios de estudio las variables ambientales cambiaron significativamente de forma simultánea y se correlacionaron positivamente con el aumento de biomasa de *P. contorta* (Tabla 2, Fig. 3), generando gradientes ambientales lineales con el aumento de biomasa de la especie invasora (Fig. 3).

Las métricas ambientales relacionadas con el ambiente lumínico y la disponibilidad de luz para las especies residentes bajo la cobertura de pinos (Intensidad de luz “PAR” y apertura de dosel “GAP”) se correlacionaron de manera negativa y significativa con el aumento de biomasa de pinos en ambos sitios de estudio (Tabla 2) con efectos más pronunciados en estepa patagónica.

El pH del suelo se correlacionó negativamente con el aumento de biomasa invasora sólo en el bosque de *Araucaria*, presentando una leve tendencia hacia la acidificación del suelo, con diferencias significativas con bajo ajuste (Tabla 2). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas para esta variable en estepa patagónica.

La cantidad de nutrientes disponibles en el suelo (Nitratos, Fósforo y Potasio), se correlacionó negativamente con el aumento de biomasa invasora en ambos sitios, con diferencias significativas de bajo ajuste. Sólo para el fósforo disponible, se observaron tendencias diferentes en ambos sitios, con aumento débil pero significativo de esta variable con relación al aumento de biomasa invasora en bosque de *Araucaria* (Tabla 2).

Las métricas de humedad de suelo en la estación seca, mostraron resultados opuestos en ambos sitios. En bosque de *Araucaria* se observó una disminución significativa de los valores medios y varianza (Tabla 2) de la humedad de suelo en estación seca. Por otra parte, en estepa patagónica la relación es positiva y significativa entre el aumento de la biomasa de pinos y la varianza de la humedad de suelo en estación seca (Tabla 2), sin significancia estadística para las variaciones de los valores medios de esta métrica en estación seca.

La cantidad (kg/m^2) y profundidad (cm) de la hojarasca se correlacionaron positivamente con el aumento en biomasa de pinos en ambos sitios de estudio (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de correlación entre aumento de biomasa invasora y métricas ambientales en ambos sitios B= Bosque de araucaria, E= Estepa patagónica. Variable regresora= Biomasa de *P. contorta* (T/ha). (PAR= Photosynthetically Active Radiation (Radiación fotosintéticamente activa), GAP= proporción de cielo visible, HNO_3 = Nitratos, P= Fósforo, K= Potasio, r = Coeficiente de correlación de Pearson). Fuente: Elaboración propia.

VARIABLES RESPUESTA	SITIO	r	R^2 aj	P-value
PAR	B	-0.6569	0.43	<0.0001
	E	-0.8269	0.68	<0.0001
GAP	B	-0.8078	0.65	<0.0001
	E	-0.8935	0.8	<0.0001
pH suelo	B	-0.3316	0.11	<0.0001
	E	0.0374	0	0.4308
HNO_3	B	-0.1978	0.04	<0.0001
	E	-0.4906	0.24	<0.0001
P	B	0.1578	0.02	<0.0001
	E	-0.1483	0.02	0.0017
K	B	-0.2342	0.05	<0.0001
	E	-0.1661	0.03	0.0004
Humedad de suelo (media en estación seca)	B	-0.3287	0.11	<0.0001
	E	0.1157	0.01	0.0161
Humedad de suelo (varianza en estación seca)	B	-0.1741	0.03	0.0002
	E	0.1877	0.03	0.001
Hojarasca (k/m^2)	B	0.7758	0.6	<0.0001
	E	0.7604	0.58	<0.0001
Hojarasca (cm)	B	0.8381	0.7	<0.0001
	E	0.7422	0.55	<0.0001

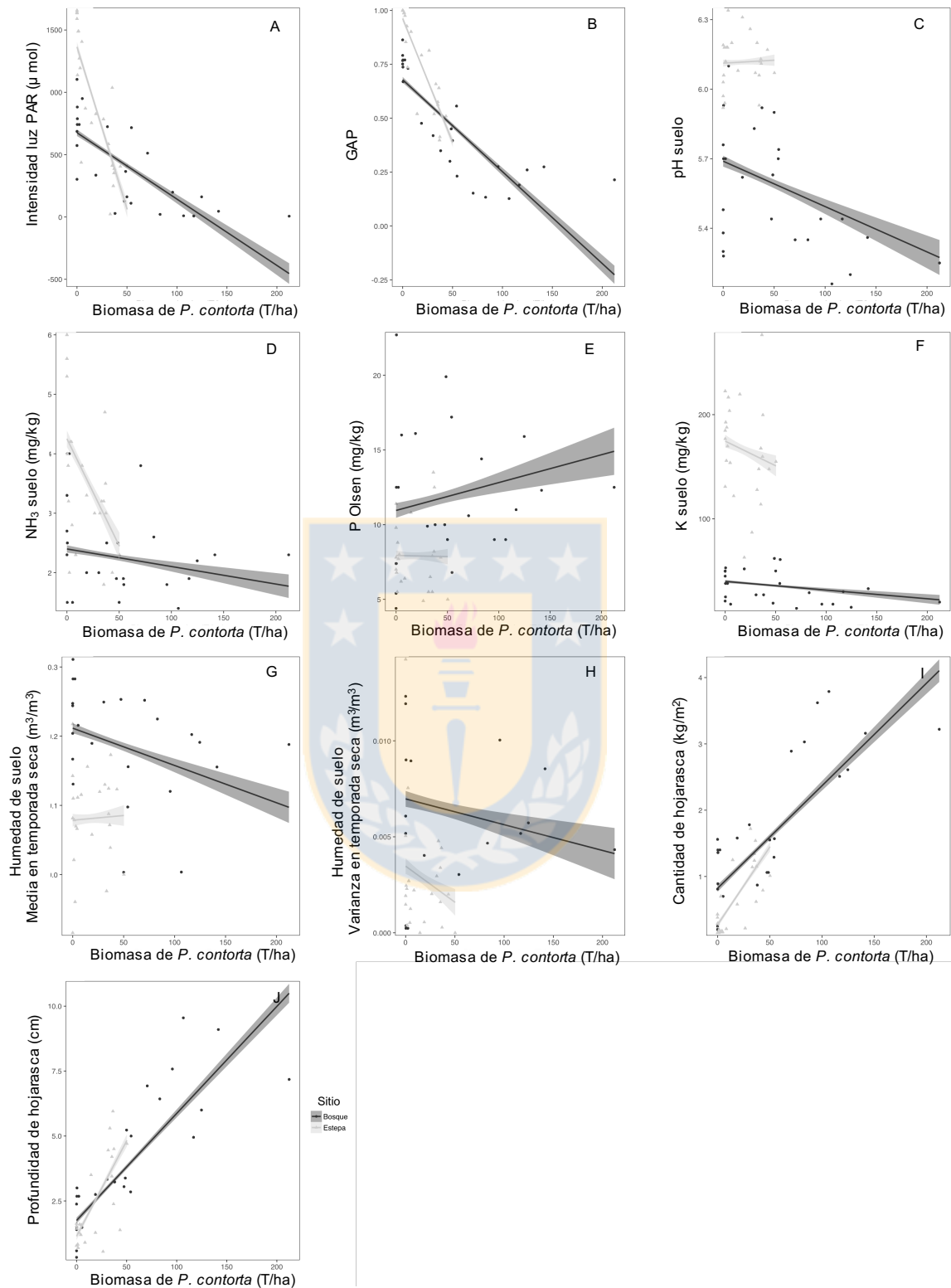


Figura 3. Gráficos de dispersión y líneas de tendencia con la biomasa de *P. contorta* como variable regresora, y métricas ambientales como variables respuesta en ambos sitios de estudio. Círculos negros: Bosque de Araucaria, Triángulos grises: Estepa patagónica. Fuente: Elaboración propia.

El biplot obtenido por el Análisis de Componentes Principales de las variables ambientales explicó el 57.04 % y el 57.62 % de la variabilidad total para el bosque de *Araucaria* y estepa patagónica, respectivamente. Para el bosque de *Araucaria*, la coordenada principal 1 (CP1) explicó el 36.76 % de la variabilidad y está positivamente asociada a la cantidad de biomasa invasora y cantidad y profundidad de hojarasca, mientras que está negativamente asociada a los nitratos y humedad de suelo, proporción de cielo visible e intensidad de luz PAR. En consecuencia, en bosque de *Araucaria* la biomasa presentó una marcada colinealidad con la profundidad y cantidad de hojarasca, y en sentido opuesto se ubicaron las variables relacionadas con la luz, nutrientes y humedad de suelo. Para la estepa patagónica, la CP1 explicó el 38.2 % de la variabilidad y se encontró positivamente asociada a la proporción de cielo visible (GAP), intensidad de luz PAR, Nitratos, materia orgánica y humedad de suelo, y negativamente asociada a cantidad de biomasa y hojarasca (Fig. 4). Con el objetivo de simplificar los análisis posteriores, se seleccionaron cuatro variables ambientales con sentido ecológico, las que presentaron mayores valores de correlación y ajuste en respuesta al aumento de biomasa invasora (cantidad de biomasa invasora, luz PAR, media de humedad de suelo en estación seca, y profundidad de hojarasca).

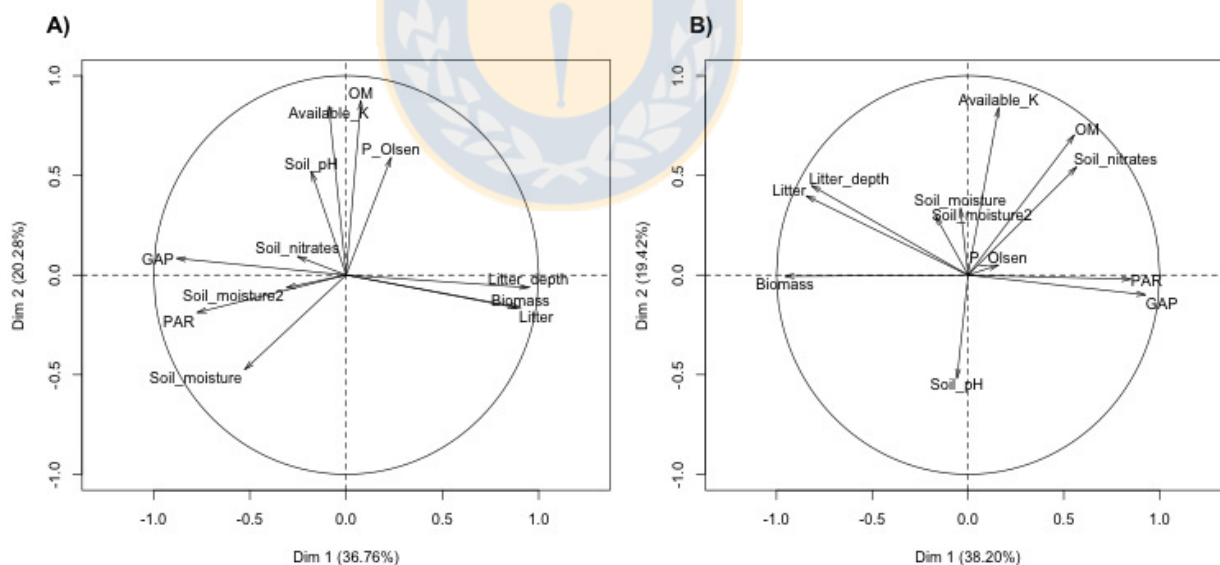


Figura 4. Análisis de componentes principales para las métricas ambientales. **A)** Bosque de araucaria y **B)** Estepa patagónica. Fuente: Elaboración propia.

Relación entre métricas ambientales y estructura comunitaria en términos de riqueza y abundancia de especies

Ambos sitios presentaron diferencias significativas en su estructura comunitaria. La riqueza y abundancia de especies registradas en estepa patagónica fue mayor que en bosque de *Araucaria* (Fig. 5), con diferencias significativas en los valores medios de la riqueza de especies entre ambos sitios ($P < 0.0001$) y en los valores medios de abundancia de especies ($P < 0.0001$). En bosque de *Araucaria*, se registraron un total de 49 especies, con fluctuaciones que van entre 19 y 3 especies por parcela (media= 14). Por otra parte, en estepa patagónica se registraron 71 especies, con fluctuaciones entre 38 y 2 especies por parcela (media= 27).

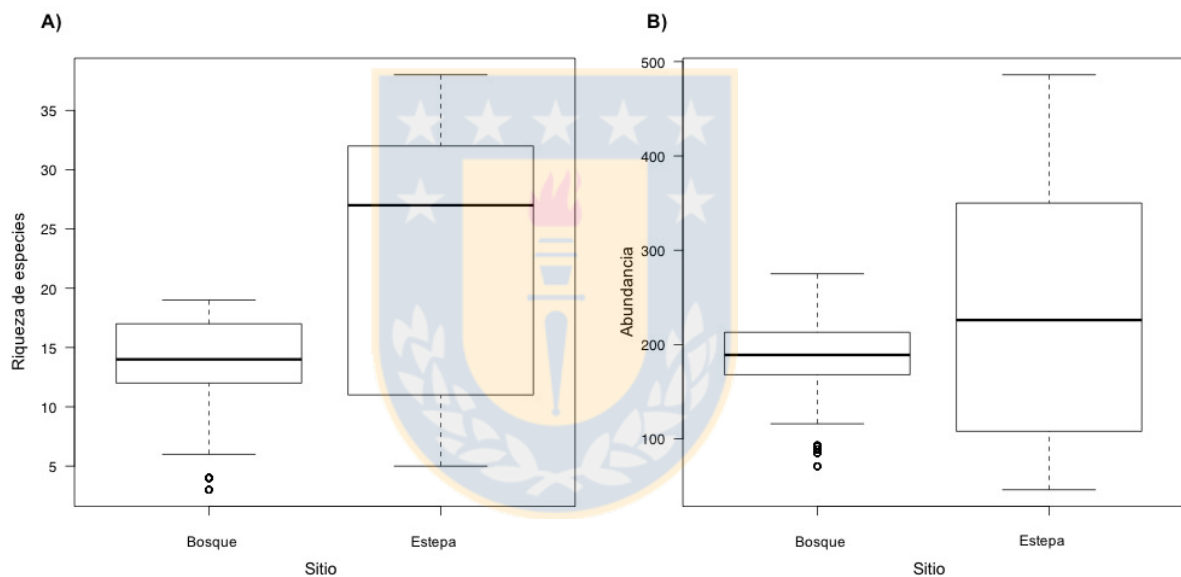


Figura 5. Análisis de la varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) de la riqueza (A) y abundancia (B) de especies en ambos sitios de estudio. Fuente: Elaboración propia.

En ambos sitios, los parámetros comunitarios de riqueza y abundancia de especies cambiaron significativamente en relación con los gradientes ambientales generados por la invasión (Tabla 3). La riqueza de especies, disminuyó en ambos sitios como respuesta a los cambios ambientales dentro de los gradientes de invasión. En bosque de *Araucaria*, la riqueza de especies alcanzó un valor máximo de 17 especies por unidad muestral en sitios sin biomasa de pinos, y valores mínimos de 3 especies en sitios con mayor cantidad de biomasa invasora. En estepa patagónica, los sitios no invadidos presentaron una riqueza máxima de 38 especies por unidad muestral, y un valor mínimo de 2 especies (Fig. 6).

En ambos sitios de estudio la riqueza de especies se correlacionó negativamente con el aumento de la biomasa de pinos y la profundidad de hojarasca ($P < 0.0001$; Fig. 6, A y D). Por otra parte, la riqueza de especies se correlacionó positivamente con el aumento de la intensidad de luz PAR en ambos sitios ($P < 0.0001$, Fig. 6, B). En cuanto al gradiente de humedad de suelo, se observaron resultados opuestos en ambos sitios sin diferencias significativas (Fig. 6, C).

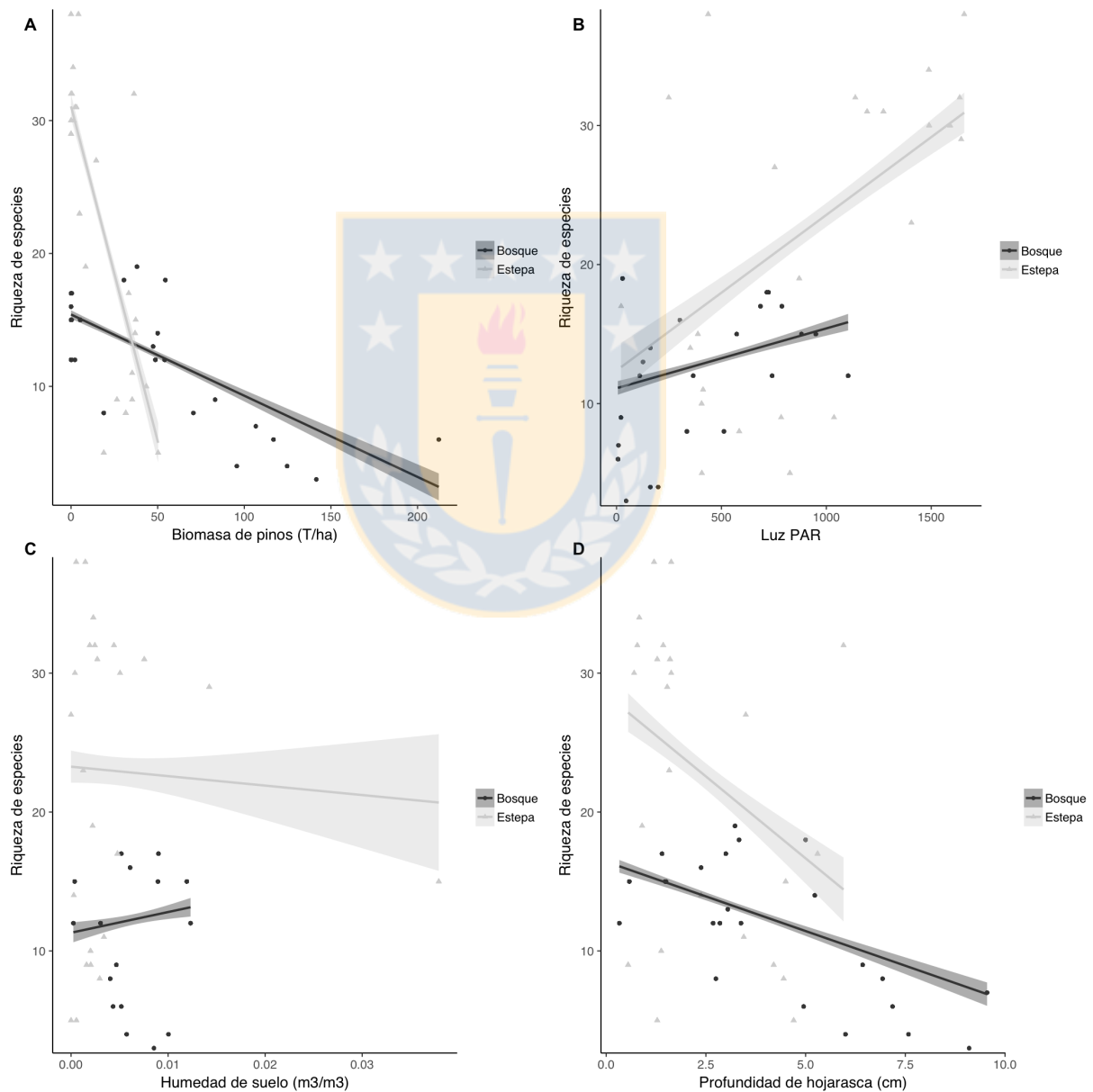


Figura 6. Gráficos de dispersión y líneas de tendencia entre la variable riqueza de especies, en respuesta a cambios ambientales (A) Biomasa de pinos, (B) Intensidad de luz PAR, (C) Humedad de suelo, (D) Profundidad de hojarasca. Área sombreada indica intervalos de confianza. Fuente: Elaboración propia.

En cuanto a la abundancia de especies, se observaron tendencias similares a la riqueza, con una correlación negativa y significativa entre el aumento de biomasa de pinos y la abundancia de especies a lo largo de los gradientes de invasión en ambos sitios ($P < 0.0001$, Fig. 7A), aumento de la abundancia como respuesta al aumento de la intensidad de luz PAR disponible en sitios no invadidos ($P < 0.0001$, Fig. 7B), y disminución de la abundancia como respuesta al aumento de la profundidad de la hojarasca ($P < 0.0001$, Fig. 7D), sin diferencias significativas en esta variable como respuesta a los cambios en la humedad del suelo en estación seca en ambos sitios (Fig. 7C).

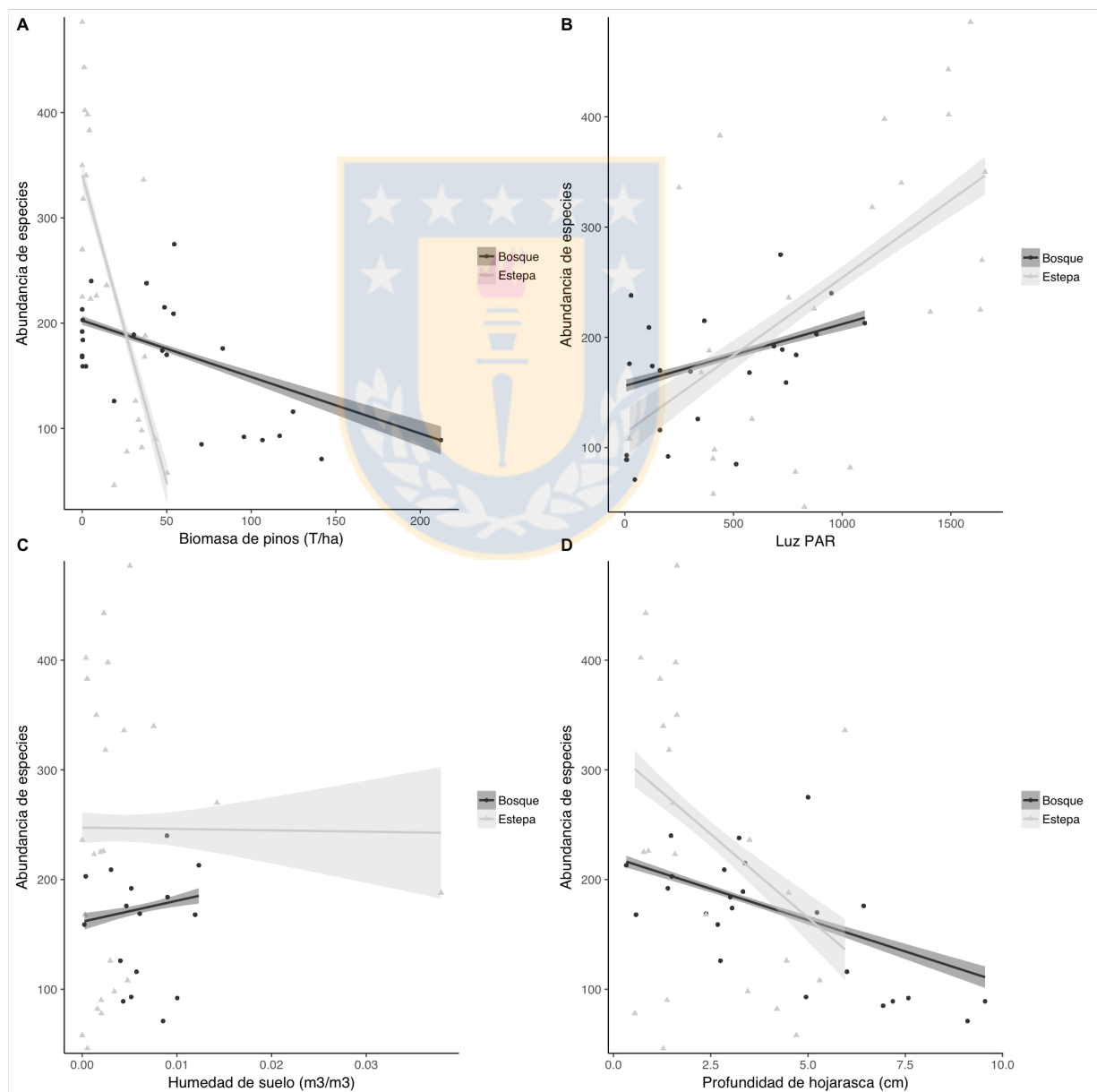


Figura 7. Gráficos de dispersión de los valores de abundancia de especies en respuesta a cambios ambientales. Área sombrada indica intervalos de confianza. Fuente: Elaboración propia.

Tabla 3. Análisis de correlación entre aumento de biomasa invasora, métricas ambientales y variables comunitarias de riqueza y abundancia de especies en (A) bosque de *Araucaria* y (B) estepa patagónica. Variable regresora= Biomasa de *P. contorta* (T/ha). (PAR= Photosynthetically Active Radiation (Radiación fotosintéticamente activa). Fuente: Elaboración propia.

A) Bosque de *Araucaria*

Variabes	Biomasa	PAR	Humedad de suelo	Profundidad de hojarasca	Riqueza de especies	Abundancia
Biomasa		-0.6569	-0.3287	0.8381	-0.6320	-0.4776
PAR	-0.6569		0.5093	-0.6088	0.3605	0.4038
Humedad de suelo	-0.3287	0.5093		-0.4856	0.0897	0.0887
Profundidad de hojarasca	0.8381	-0.6088	-0.4856		-0.5077	-0.5001
Riqueza de especies	-0.6320	0.3605	0.0897	-0.5077		0.7530
Abundancia	-0.4776	0.4038	0.0887	-0.5001	0.7530	

B) Estepa patagónica

Variabes	Biomasa	PAR	Humedad de suelo	Profundidad de hojarasca	Riqueza de especies	Abundancia
Biomasa		-0.8269	0.0322	0.7422	-0.7687	-0.7316
PAR	-0.8269		0.0161	-0.6766	0.5356	0.5532
Humedad de suelo	0.0322	0.0161		0.0062	-0.0272	0.0123
Profundidad de hojarasca	0.7422	-0.6766	0.0062		-0.3561	-0.3772
Riqueza de especies	-0.7687	0.5356	-0.0272	-0.3561		0.8926
Abundancia	-0.7316	0.5532	0.0123	-0.3772	0.8926	

Relación entre cambios ambientales y atributos funcionales a nivel comunitario

De acuerdo al protocolo propuesto por Pérez-Harguindeguy et al. (2013), las mediciones de atributos funcionales se realizaron en los individuos de las especies que alcanzaron el 80% de la abundancia relativa en cada unidad muestral. En total, se tomaron y procesaron 1.136 muestras (691 en bosque y 445 en estepa). Las especies sobre las que se hicieron las mediciones se presentan en la tabla 4.

Tabla 4. Especies sobre las que se efectuaron mediciones de atributos funcionales. **Araucaria araucana* fue excluida en los análisis del atributo "altura de las plantas". Fuente: Elaboración propia.

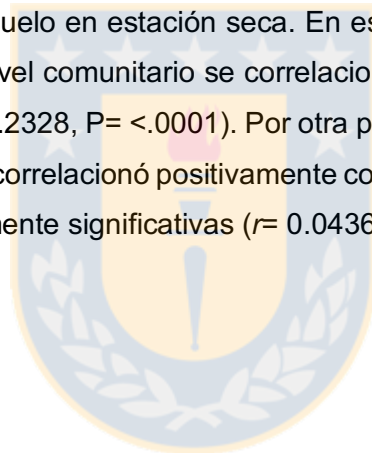
Especie	Familia	Hábito	Estatus	Hábitat	
				Bosque	Estepa
<i>Acaena integerrima</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Rosaceae	Hierba perenne	Endémica		X
<i>Adesmia emarginata</i> Clos	Fabaceae	Subarbusto perenne	Endémica	X	
<i>Araucaria araucana</i> (Molina) K. Koch*	Araucariaceae	Árbol perenne	Endémica	X	
<i>Baccharis magellanica</i> (Lam.) Pers.	Asteraceae	Arbusto perenne	Endémica		X
<i>Baccharis neaei</i> DC.	Asteraceae	Arbusto perenne	Endémica	X	
<i>Berberis microphylla</i> G. Forst	Berberidaceae	Arbusto perenne	Endémica	X	
<i>Carex decidua</i> Boott	Cyperaceae	Hierba perenne	Endémica	X	
<i>Chusquea quila</i> Kunth	Poaceae	Hierba subleñosa perenne	Endémica	X	
<i>Discaria chacaye</i> (G. Don) Tortosa	Rhamnaceae	Arbusto perenne	Endémica	X	
<i>Empetrum rubrum</i> Vahl ex Willd.	Ericaceae	Subarbusto perenne	Nativa	X	
<i>Festuca pallescens</i> (St.-Yves) Parodi	Poaceae	Hierba perenne	Endémica		X
<i>Festuca scabriuscula</i> Phil.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	X	
<i>Gaultheria poeppigii</i> DC.	Ericaceae	Arbusto perenne	Endémica	X	
<i>Quinchamalium chilense</i> Molina	Schoepfiaceae	Hierba perenne	Nativa	X	
<i>Rumex acetosella</i> L.	Polygonaceae	Hierba perenne	Exótica invasora	X	X

CWM Altura de las plantas

Para la media ponderada comunitaria (CWM) del rasgo altura de las plantas se observaron cambios significativos en los valores de este atributo asociados a los cambios ambientales generados por la invasión de *P. contorta* (Fig. 8).

Los análisis de correlación y los Modelos Lineales Generalizados indicaron que este atributo funcional se correlacionó positivamente con el aumento de la biomasa invasora y el aumento en profundidad de hojarasca en ambos sitios ($P = <0.0001$, Fig. 8 A, D), presentando una correlación negativa y significativa con la disponibilidad de luz PAR (Fig. 8B).

Especial atención merece la relación entre las medias ponderadas comunitarias de este atributo y la humedad del suelo en estación seca. En este contexto, en bosque de *Araucaria* la altura de las plantas a nivel comunitario se correlacionó negativamente con el aumento de la humedad del suelo ($r = -0.2328$, $P = <.0001$). Por otra parte, en estepa patagónica el valor de CWM para este atributo se correlacionó positivamente con el aumento en la humedad del suelo sin diferencias estadísticamente significativas ($r = 0.0436$, $P = 0.8219$).



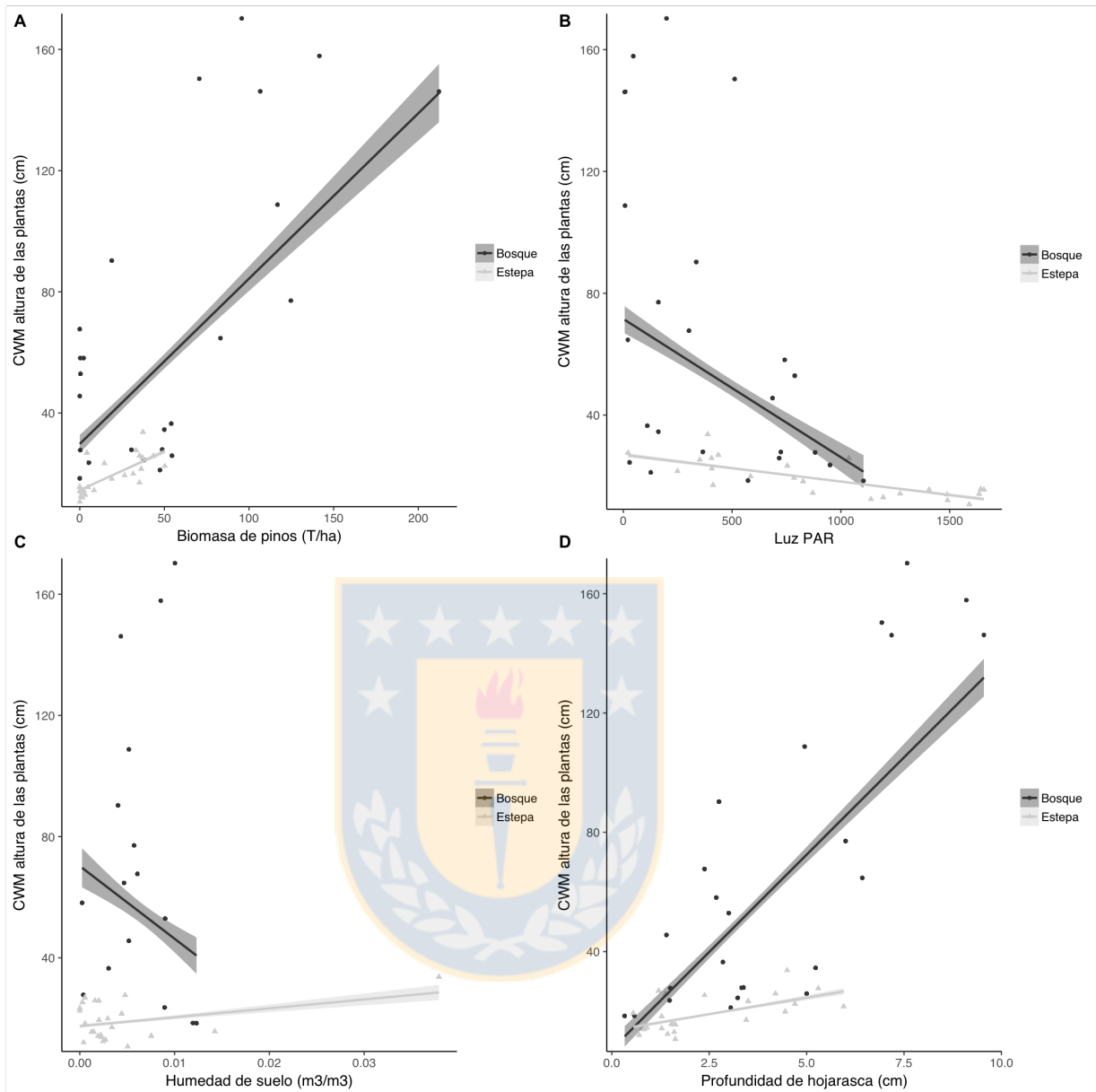


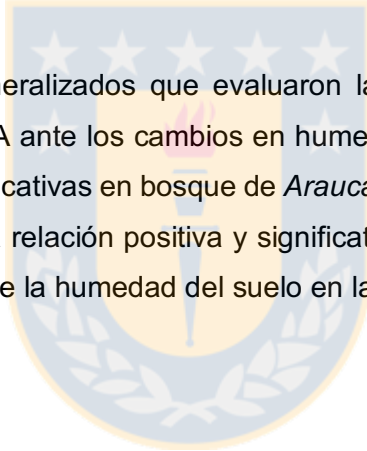
Figura 8. Respuesta de CWM altura de las plantas, ante cambios ambientales relacionados con la invasión. Fuente: Elaboración propia.

CWM Área Foliar Específica (SLA)

La media ponderada comunitaria (CWM) para el atributo SLA se correlacionó positivamente con el aumento de la biomasa de la especie invasora (Fig. 9A) y el aumento en la profundidad de la hojarasca en ambos sitios (Fig. 9D). Los efectos más pronunciados se observaron en bosque de *Araucaria* ($r= 0.6850$) con respecto a estepa patagónica ($r=0.1615$), aunque ambos sitios presentaron diferencias significativas.

En relación a la intensidad de luz PAR, los valores comunitarios de SLA se correlacionan negativamente con el aumento de la luz disponible con diferencias significativas en ambos sitios (Fig. 9B). Así, en sitios con mayor grado de invasión y menor disponibilidad de luz fotosintéticamente activa, se encontraron valores comunitarios más altos para el atributo SLA, y en parcelas no invadidas, los valores comunitarios de SLA fueron menores.

Los Modelos Lineales Generalizados que evaluaron la respuesta de la media ponderada comunitaria del atributo SLA ante los cambios en humedad del suelo en la estación seca no mostraron diferencias significativas en bosque de *Araucaria* (Tabla 5), mientras que en estepa patagónica, se observó una relación positiva y significativa entre los valores comunitarios de este atributo y el aumento de la humedad del suelo en la estación seca (Fig. 9C).



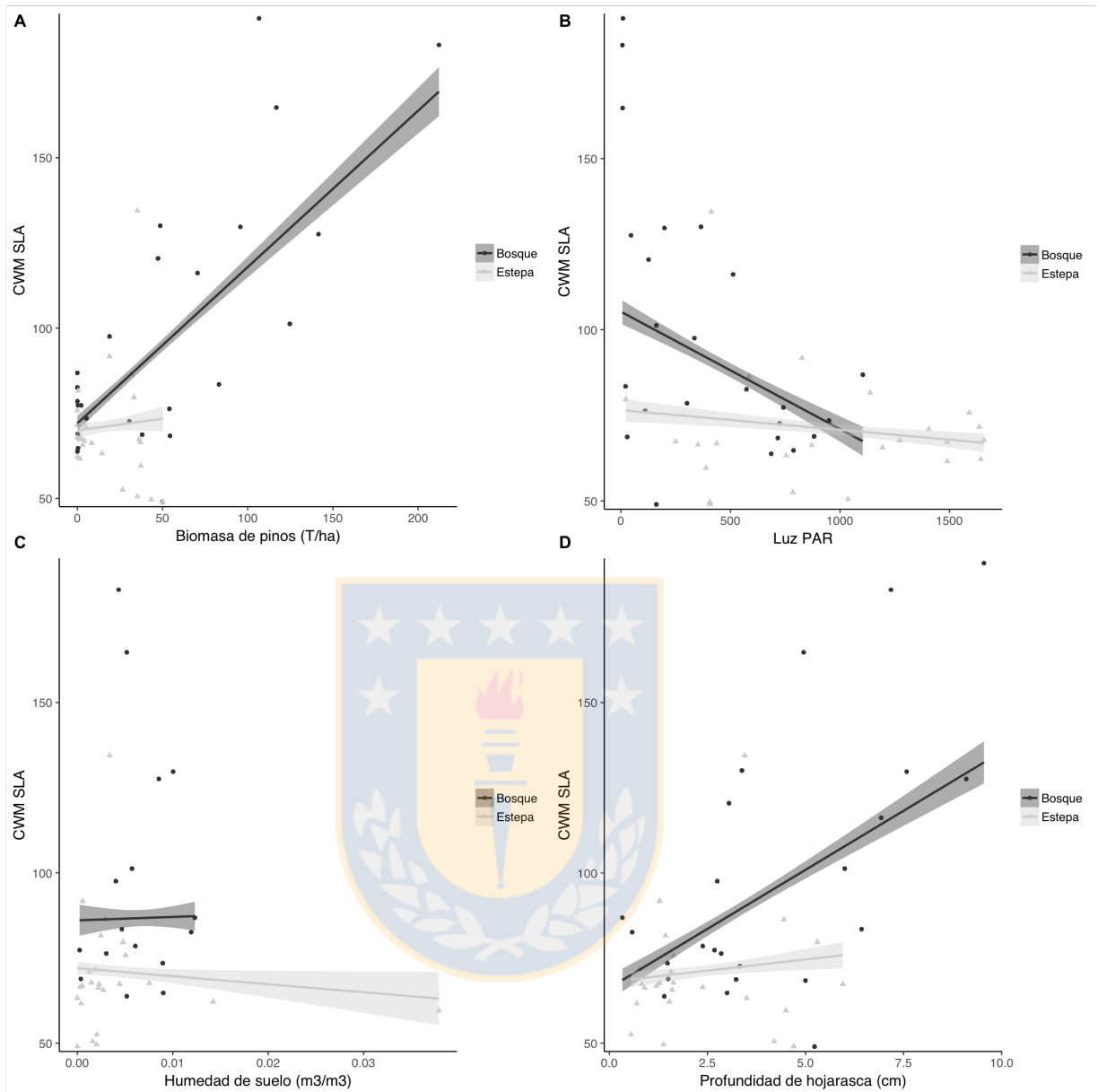


Figura 9. Respuesta de CWM del atributo Área Foliar Específica (SLA), ante cambios ambientales relacionados con la invasión. Fuente: Elaboración propia.

CWM Contenido relativo de clorofila foliar (Chlr)

El atributo Contenido relativo de clorofila foliar a nivel comunitario cambió significativamente como respuesta a las variaciones en las métricas ambientales asociadas a la invasión de *P. contorta* en los dos sitios de estudio (Fig. 10).

Las medias ponderadas comunitarias del atributo Chlr se correlacionaron positivamente con el aumento de biomasa invasora (Fig. 10A) y con la profundidad de hojarasca (Fig. 10D) (a mayor biomasa y profundidad de hojarasca, o mayor intensidad de invasión, mayor cantidad de clorofila foliar a nivel comunitario). Por otra parte, en ambos sitios se observó una correlación negativa entre el valor de este atributo y la intensidad de luz PAR, lo que indica que en sitios con mayor de intensidad de luz disponible (menor grado de invasión) son menores los valores comunitarios de contenido relativo de clorofila foliar.

En estepa patagónica el valor de CWM Chlr se correlacionó positivamente con el aumento de la humedad del suelo asociado a la invasión, observándose efectos opuestos en bosque de *Araucaria*.



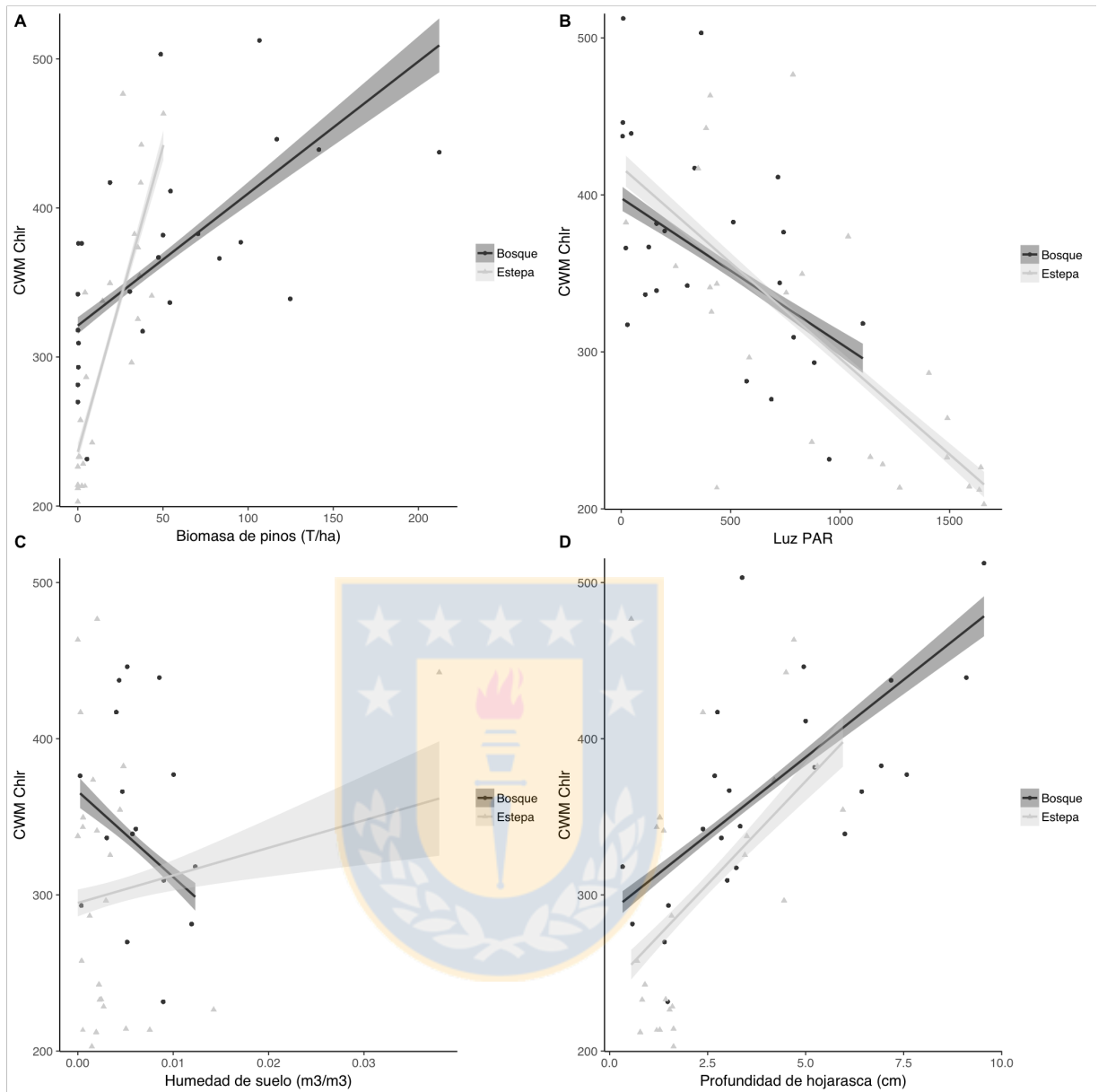


Figura 10. Respuesta de CWM del atributo Contenido relativo de clorofila foliar (Chlr), ante cambios ambientales relacionados con la invasión. Fuente: Elaboración propia.

Los resultados de los Modelos Lineales Generalizados y de los Análisis de Componentes Principales (Fig. 11, Tabla 5) confirmaron las tendencias observadas en los análisis de correlación entre las variables estudiadas. En este sentido, las comunidades vegetales invadidas por *P. contorta* en el sur de Chile presentaron respuestas ecológicas ante los cambios ambientales asociados a la invasión, mediante la modificación de las medias ponderadas comunitarias de la altura de las plantas, área foliar específica y contenido relativo de clorofila foliar, donde los ambientes con mayor intensidad de invasión, presentaron una menor riqueza y abundancia de especies, con mayores valores comunitarios de altura de las plantas, área foliar específica, y contenido relativo de clorofila foliar.

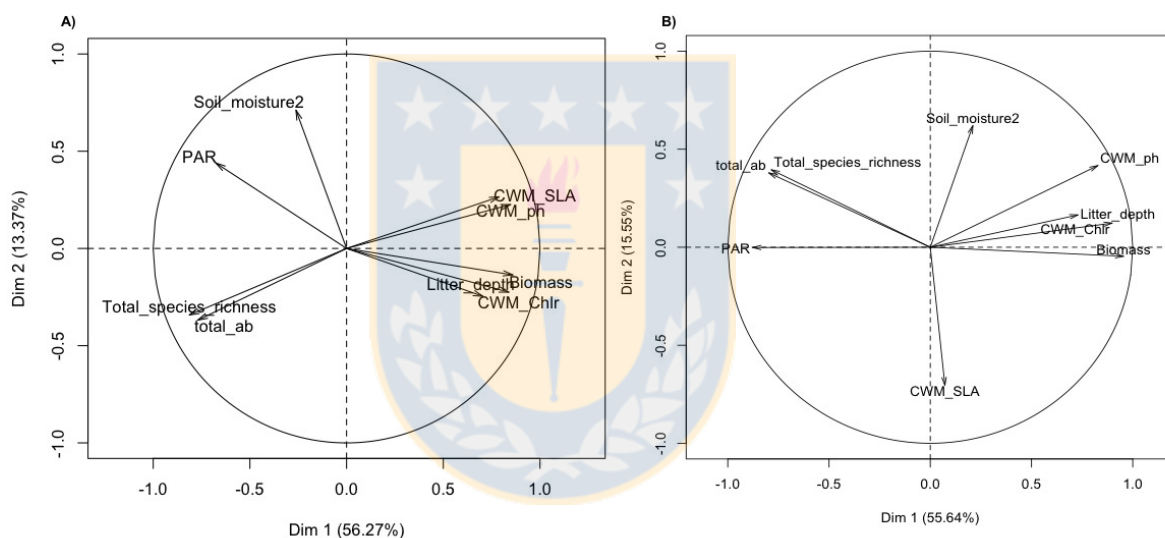
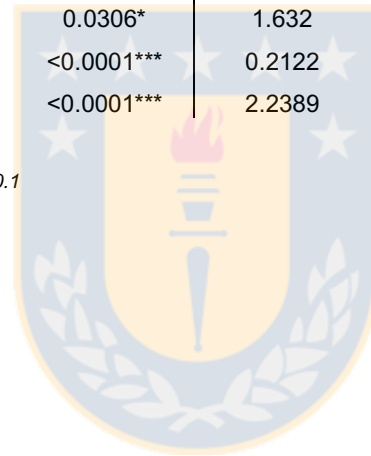


Figura 11. Componentes principales para las métricas ambientales, parámetros comunitarios y medias ponderadas comunitarias. A) Bosque de *Araucaria* y B) Estepa patagónica. Fuente: Elaboración propia.

Tabla 5. Modelos Lineales Generalizados entre aumento de biomasa invasora, métricas ambientales, parámetros comunitarios de riqueza y abundancia de especies, y CWM's en bosque de *Araucaria* y estepa patagónica. Fuente: Elaboración propia.

		Componente aleatoria									
Factor predictor	Sitio	Riqueza de especies		Abundancia		CWM Altura		CWM SLA		CWM Chlr	
		Estimate	P value	Estimate	P value	Estimate	P value	Estimate	P value	Estimate	P value
		Biomasa de <i>P. contorta</i>	Bosque	-0.0096	<0.0001***	-0.5877	<0.0001***	0.0078	<0.0001***	0.0043	<0.0001***
	Estepa	-0.0252	<0.0001***	-0.02769	<0.0001***	0.2694	<0.0001***	0.001	0.144 ns	4.3415	<0.0001***
Intensidad PAR	Bosque	4.50E-03	<0.0001***	3.04E-04	<0.0001***	-0.049	<0.0001***	-0.031	<0.0001***	-0.0925	<0.0001***
	Estepa	0.0005	<0.0001***	5.89E-04	<0.0001***	-0.0005	<0.0001***	-0.0057	0.0002***	-0.1245	<0.0001***
Humedad de suelo	Bosque	0.687	0.0113*	0.3272	<0.0001***	-168.242	<0.0001***	0.0003	0.906 ns	-0.0826	<0.0001***
	Estepa	-0.4094	0.231 ns	0.09429	0.0306*	1.632	0.682 ns	31.023	0.0063 **	0.0514	0.779 ns
Profundidad de hojarasca	Bosque	-1.155	<0.0001***	-12.9585	<0.0001***	0.2122	<0.0001***	0.0661	<0.0001***	19.8476	<0.0001***
	Estepa	-0.1118	<0.0001***	-0.1373	<0.0001***	2.2389	<0.0001***	0.0192	0.0059 **	25.359	<0.0001***

Nivel de significancia estadística: *** $P \leq 0.001$; ** $0.01 \geq P > 0.001$; * $0.05 \geq P > 0.01$; ns $P > 0.1$



Relación entre el gradiente de invasión y atributos funcionales a nivel intraespecífico

Al observar las relaciones entre la invasión de *P. contorta* y los cambios en abundancia relativa de las especies y valores de atributos funcionales a nivel intraespecífico, encontramos que las distintas especies que componen las comunidades responden de manera diferenciada al aumento de biomasa de pinos (tabla 6). En términos de abundancia relativa a nivel de especies, la mayoría de los taxa estudiados disminuyó en su abundancia a lo largo de los gradientes de invasión en ambos sitios ($P < 0.0001$). Por otro lado, dentro de los atributos funcionales medidos, se observó que el contenido relativo de clorofila foliar fue el rasgo que presentó diferencias significativas en un mayor número de especies a lo largo de los gradientes de invasión, seguido por el área foliar específica y la altura de las plantas. Este último rasgo cambió significativamente como respuesta al aumento de biomasa invasora en todas las especies estudiadas en estepa patagónica con aumentos en sus valores intraespecíficos, sin embargo, en bosque de *Araucaria*, se observaron diferencias significativas sólo en cuatro de las 11 especies medidas, tres de las cuales presentaron tendencias negativas, decreciendo los valores de altura de las plantas como respuesta al aumento de la biomasa invasora, y solo la altura de *Chusquea quila* presentó una tendencia positiva y significativa frente al aumento de la biomasa de *P. contorta*.

Abundancia relativa

Al observar la abundancia relativa a nivel intraespecífico a escala de sitio, en bosque de *Araucaria* cinco especies, tres arbustos perennes y dos hierbas perennes, mostraron diferencias significativas en términos de abundancia relativa dentro del gradiente de invasión. Específicamente, la abundancia relativa de *Adesmia emarginata*, *Empetrum rubrum*, *Festuca scabriuscula*, *Gaultheria poeppigii*, y *Quinchamalium chilense* se correlacionó negativamente con el aumento de biomasa invasora con diferencias significativas (Fig. 12, 13; tabla 6). Por otro lado, otras especies como *Araucaria araucana*, *Berberis microphylla*, *Chusquea quila* o *Discaria chacaye* mostraron una correlación positiva y no significativa entre su abundancia relativa y el aumento de biomasa invasora.

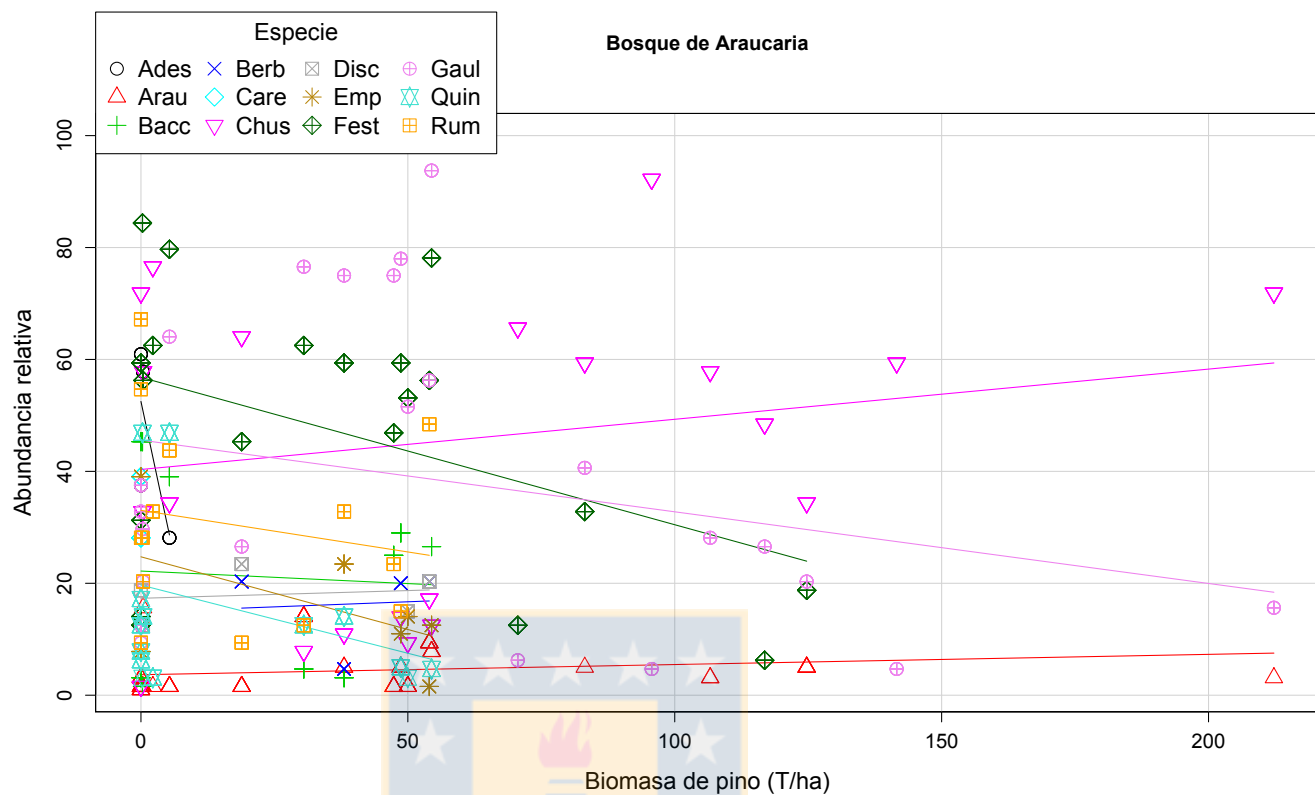


Figura 12. Gráfico de dispersión de valores de abundancia relativa por especie en respuesta al aumento de biomasa invasora en bosque de araucaria. Resultados de correlaciones y significancia estadística en tabla 6. Fuente: Elaboración propia.

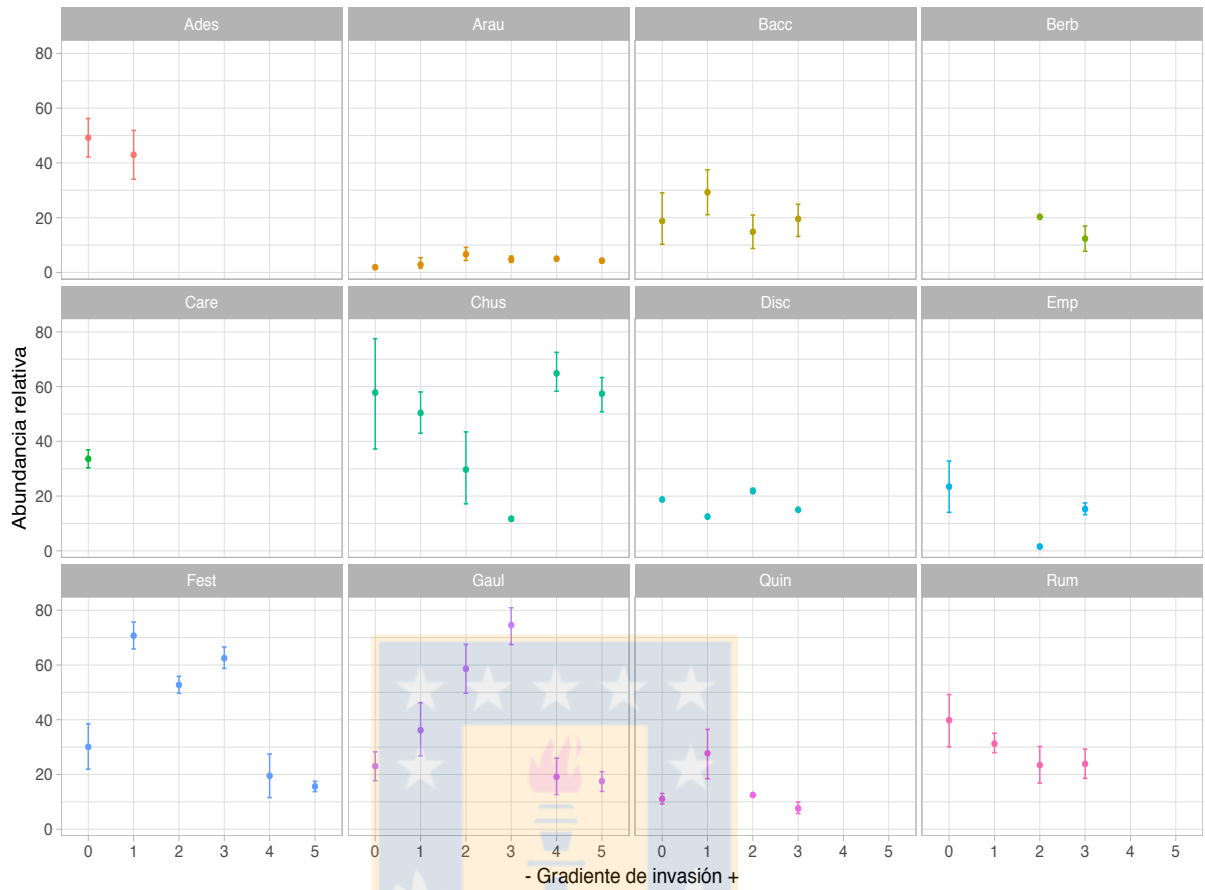


Figura 13. Valores de abundancia relativa por especie a lo largo del gradiente de invasión en bosque de araucaria. Aedes, *Adesmia emarginata*; Arau, *Araucaria araucana*; Bacc, *Bacharis neaei*; Berb, *Berberis microphylla*; Care, *Carex decidua*; Chus, *Chusquea quila*; Disc, *Discaria chacaye*; Emp, *Empetrum rubrum*; Fest, *Festuca scabriuscula*; Gaul, *Gaultheria poeppigii*, Quin, *Quinchamalium chilense*; Rum, *Rumex acetosella*. Fuente: Elaboración propia.

Para estepa patagónica, la abundancia relativa de todas las especies medidas cambió significativamente como respuesta al aumento de biomasa invasora ($P < 0.0001$, tabla 6). En particular, *Acaena integerrima* (Rosaceae), hierba perenne pulvinada, aumentó significativamente su abundancia relativa dentro del gradiente de invasión ($r = 0.71$, $P = < 0.0001$), y por otro lado, la abundancia relativa de *Baccharis magellanica*, *Festuca pallescens* y la introducida *Rumex acetosella*, se correlacionó negativamente con el aumento de biomasa invasora (Fig. 14, 15).

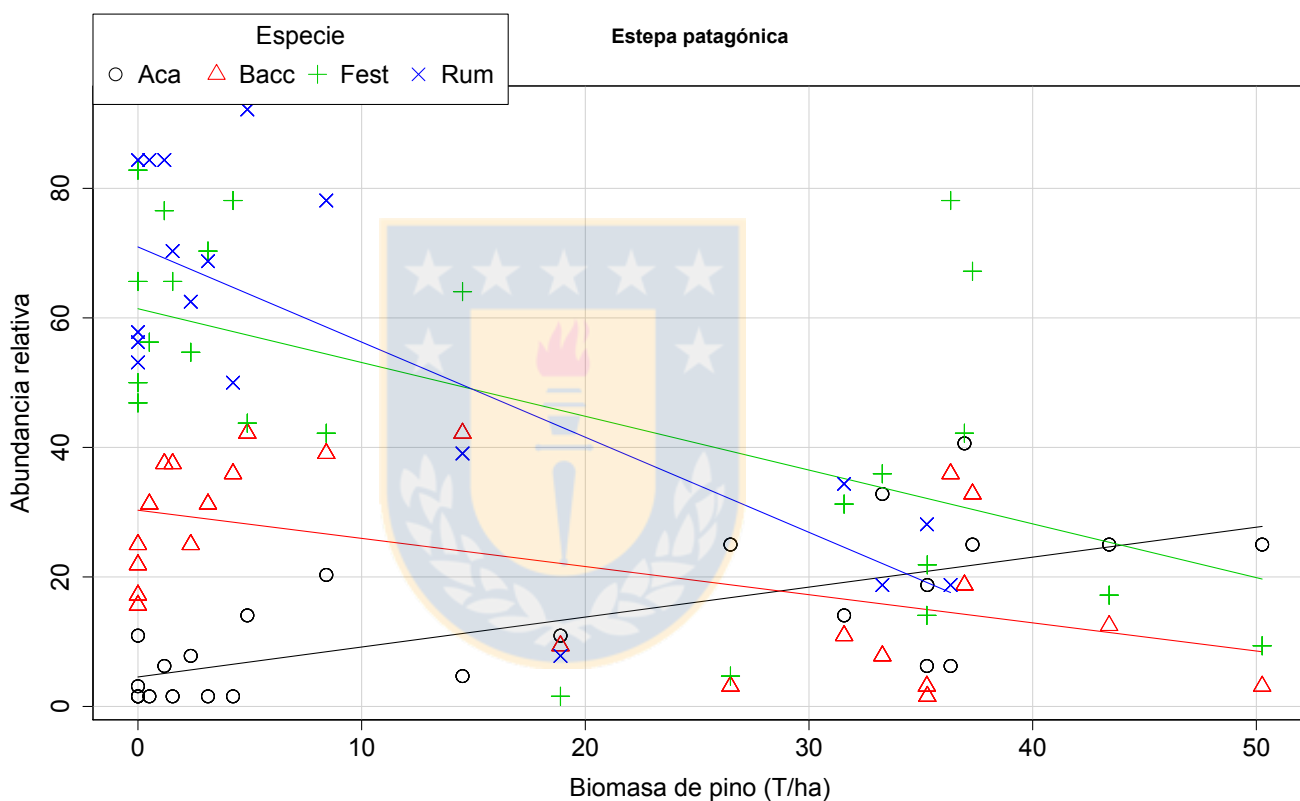


Figura 14. Gráfico de dispersión de valores de abundancia relativa por especie en respuesta al aumento de biomasa invasora en estepa patagónica. Resultados de correlaciones y significancia estadística en tabla 6. Fuente: Elaboración propia.

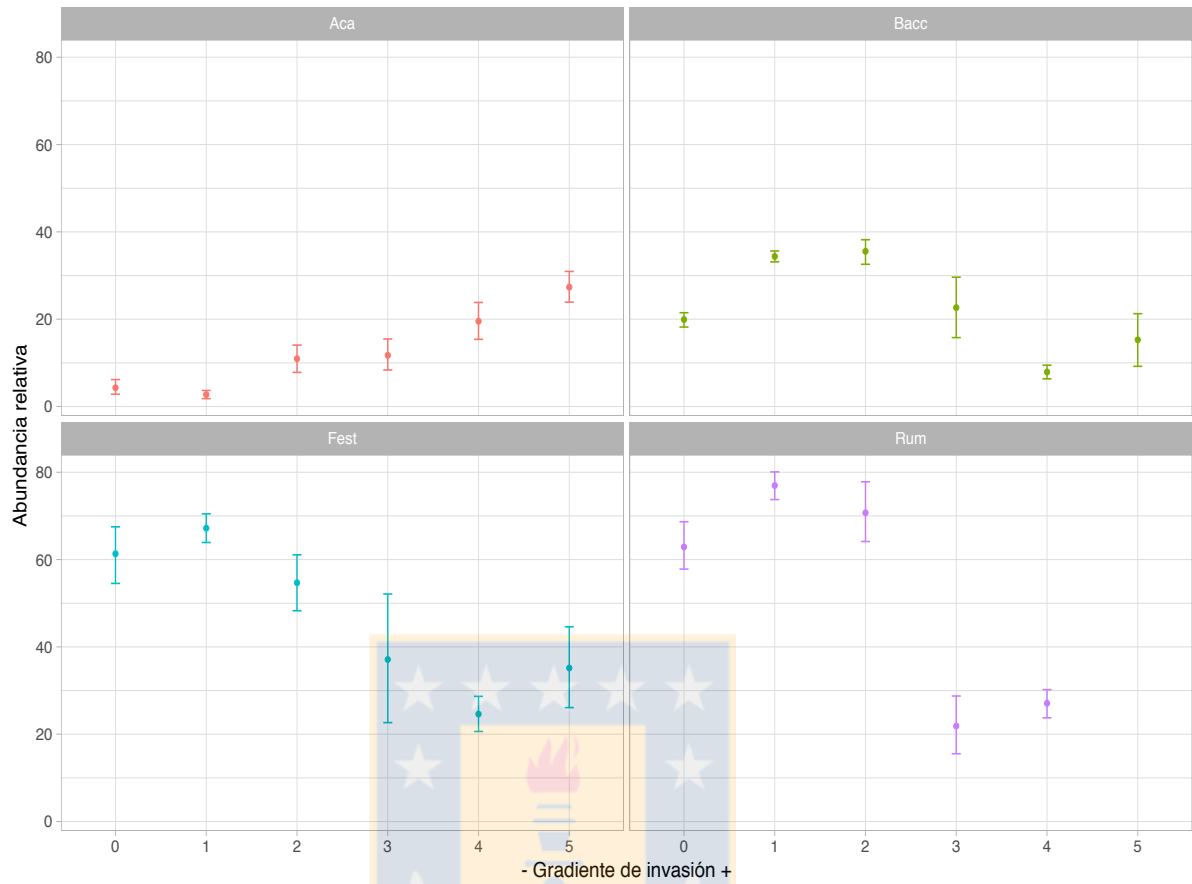


Figura 15. Valores de abundancia relativa por especie a lo largo del gradiente de invasión en estepa patagónica. Aca, *Acaena integerrima*; Bacc, *Baccharis magellanica*; Fest, *Festuca pallescens*; Rum, *Rumex acetosella*. Fuente: Elaboración propia.

Altura de las plantas

A nivel intraespecífico, este atributo cambió como respuesta al aumento de la biomasa invasora, con diferencias significativas sólo para cuatro especies en bosque de *Araucaria*, y para las cuatro especies que se midieron en estepa patagónica (Tabla 6).

En bosque de *Araucaria*, sólo *Chusquea quila* (Hierba subleñosa perenne) presentó una correlación positiva y significativa entre los valores de altura y el aumento de biomasa invasora ($r = 0.47$, $P = <0.0001$). Por otro lado, la altura de las plantas en *Adesmia emarginata*, *Discaria chacaye* y *Gaultheria poeppigii* (arbustos perennes) se correlacionó negativamente y con diferencias significativas con el aumento de la biomasa de pinos (Fig. 16).

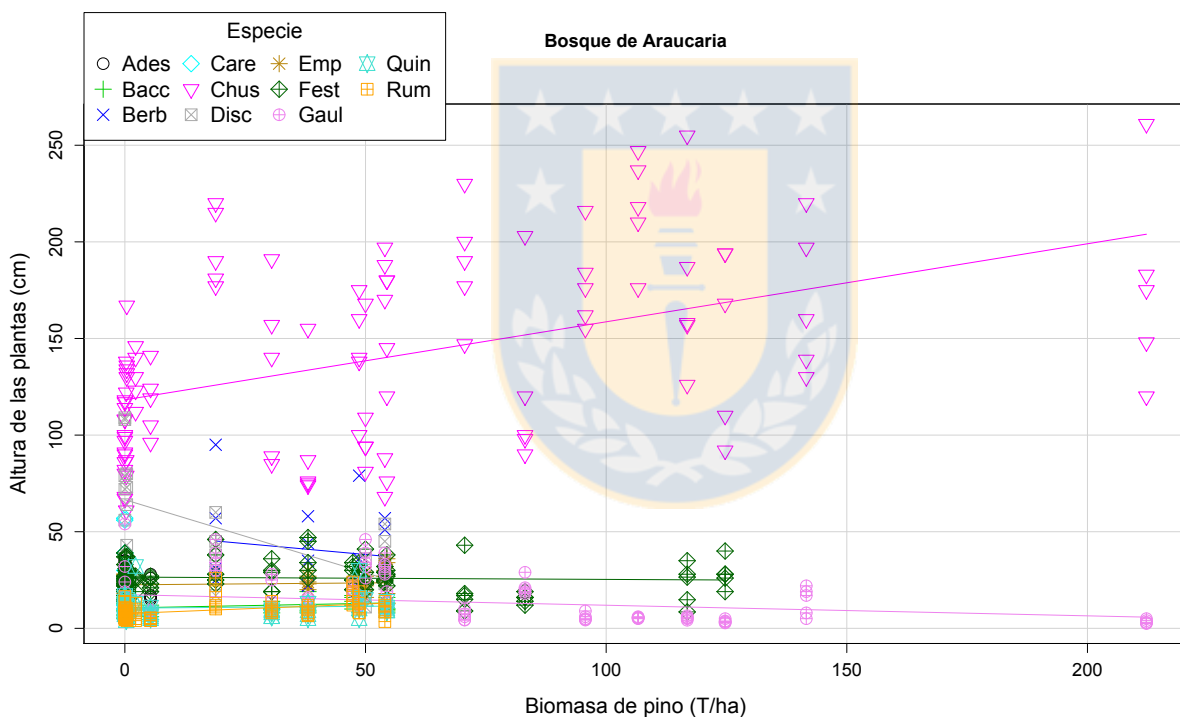


Figura 16. Gráfico de dispersión de valores de altura de las plantas por especie en respuesta al aumento de biomasa invasora en bosque de araucaria. Resultados de correlaciones y significancia estadística en tabla 6. Fuente: Elaboración propia.

En estepa patagónica, los valores de altura de las plantas a nivel intraespecífico se correlacionó positivamente con el aumento de la biomasa de pinos, con diferencias significativas (Fig. 17, tabla 6). La especie que exhibió mayores cambios fue la planta en cojín *Acaena integerrima* ($r = 0.58$, $P = <0.0001$), seguida por la especie exótica *Rumex acetosella* ($r = 0.47$, $P = <0.0001$).

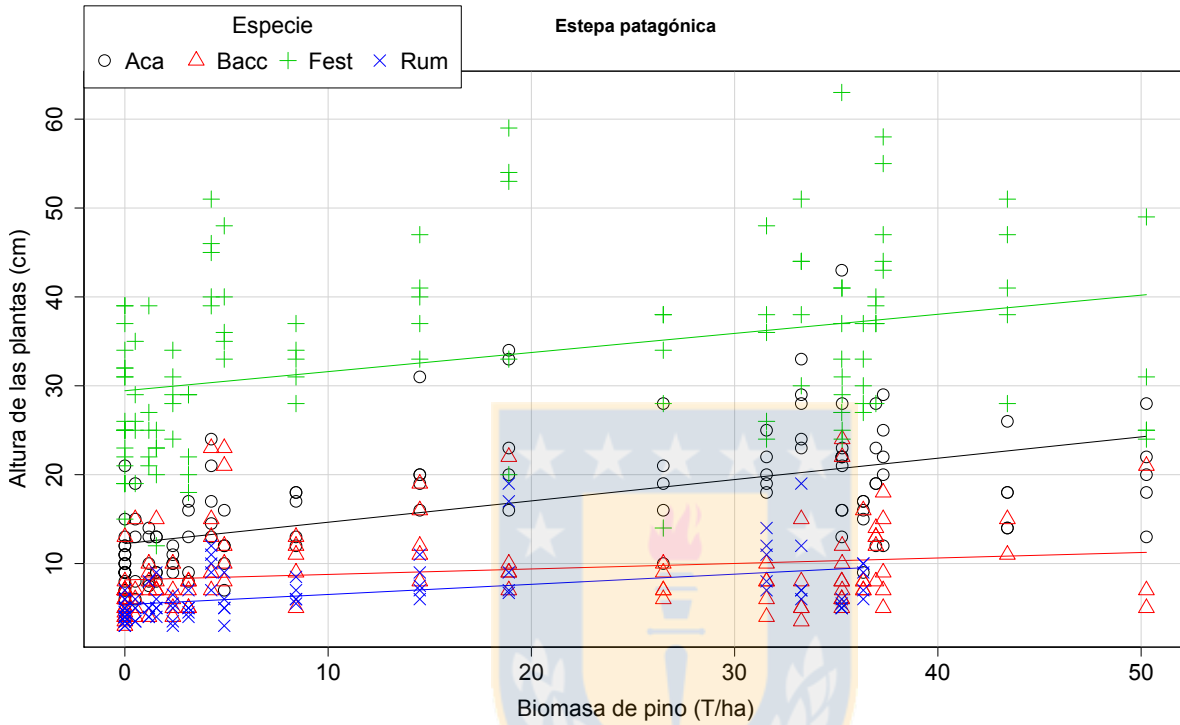


Figura 17. Gráfico de dispersión de valores de altura de las plantas por especie en respuesta al aumento de biomasa invasora en estepa patagónica. Resultados de correlaciones y significancia estadística en tabla 6. Fuente: Elaboración propia.

Área Foliar Específica (SLA)

En ambos sitios, se observó que el atributo SLA a nivel intraespecífico cambió como respuesta al aumento de biomasa invasora, con diferencias significativas en la mayoría de los taxa estudiados (tabla 6). En bosque de *Araucaria*, los valores intraespecíficos de SLA se correlacionaron positivamente con el aumento de la biomasa de pinos, con diferencias significativas ($P < 0.0001$) para las especies *Araucaria araucana* ($r = 0.30$), *Baccharis neaei* ($r = 0.70$), *Festuca scabriuscula* ($r = 0.25$), *Gaultheria poeppigii* ($r = 0.49$), *Quinchamalium chilense* ($r = 0.58$), y *Rumex acetosella* ($r = 0.58$) (Fig. 18, tabla 6).

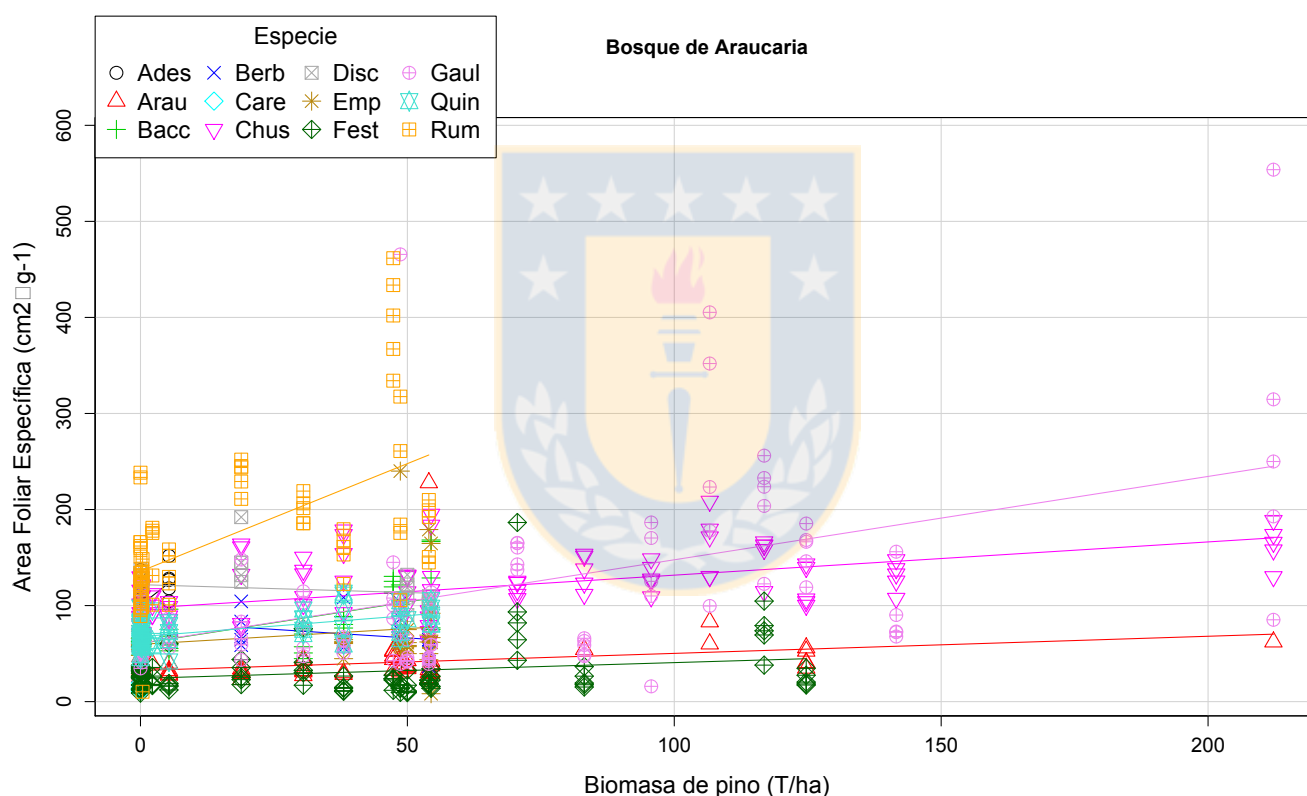


Figura 18. Gráfico de dispersión de valores intraespecíficos de Área Foliar Específica en respuesta al aumento de biomasa invasora en bosque de *Araucaria*. Resultados de correlaciones y significancia estadística en tabla 6. Fuente: Elaboración propia.

En estepa patagónica, el atributo SLA a nivel intraespecífico mostró diferencias significativas en 3 de las 4 especies estudiadas, con correlaciones positivas entre SLA y aumento de la biomasa invasora para *Acaena integerrima* ($r = 0.57$), *Baccharis magellanica* ($r = 0.62$), y *Rumex acetosella* ($r = 0.61$). Valores intraespecíficos de SLA en la hierba perenne *Festuca pallescens* se correlacionaron negativamente con el aumento de la biomasa invasora, sin significancia estadística ($r = -0.09$, $P = 0.3390$) (Fig. 19, tabla 6).

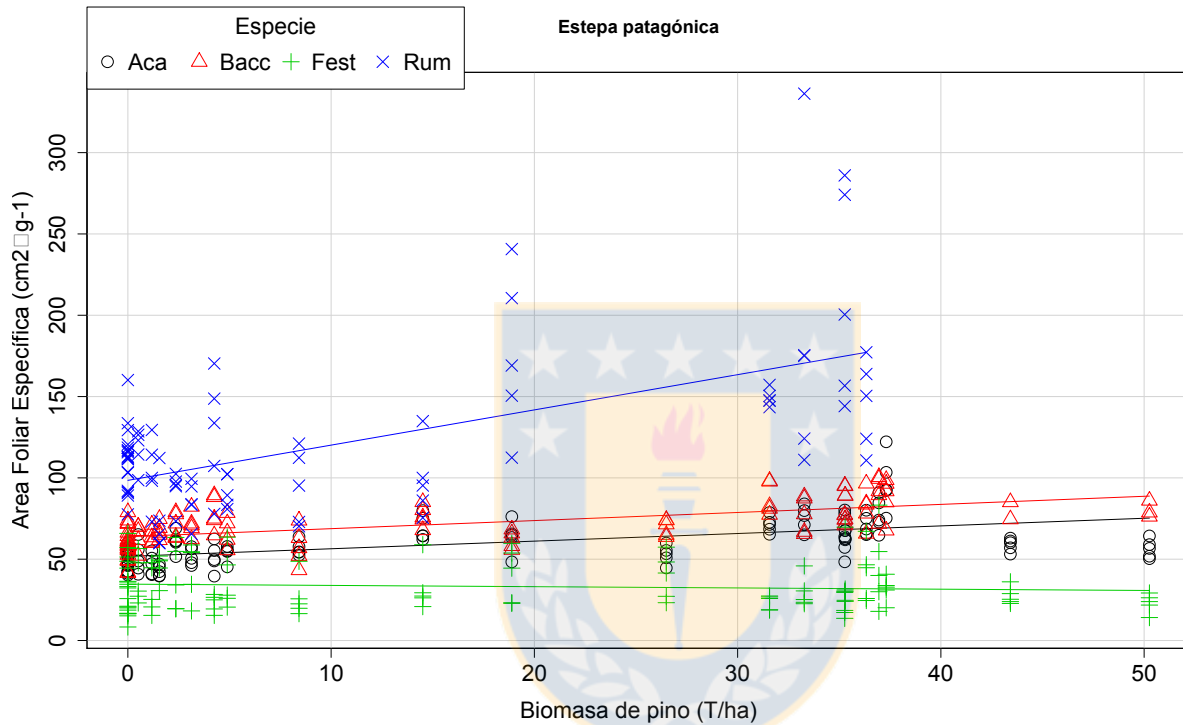


Figura 19. Gráfico de dispersión de valores intraespecíficos de Área Foliar Específica en respuesta al aumento de biomasa invasora en estepa patagónica. Resultados de correlaciones y significancia estadística en tabla 6. Fuente: Elaboración propia.

Contenido relativo de clorofila foliar

El atributo ecofisiológico de contenido relativo de clorofila foliar cambió significativamente a nivel intraespecífico en relación a los gradientes de invasión (tabla 6). En 7 de las 12 especies estudiadas en bosque de *Araucaria* se observó un aumento significativo del contenido de clorofila foliar (Fig. 20, tabla 6), en este sitio, *Baccharis neaei* fue la especie que presentó mayores cambios ($r = 0.69$, $P = <0.0001$).

En el caso de la estepa patagónica, todas las especies estudiadas aumentaron sus valores de clorofila foliar, con diferencias significativas sólo en *Acaena integerrima* ($r = 0.20$), *Festuca pallescens* ($r = 0.35$), y *Rumex acetosella* ($r = 0.45$) (Fig. 21).

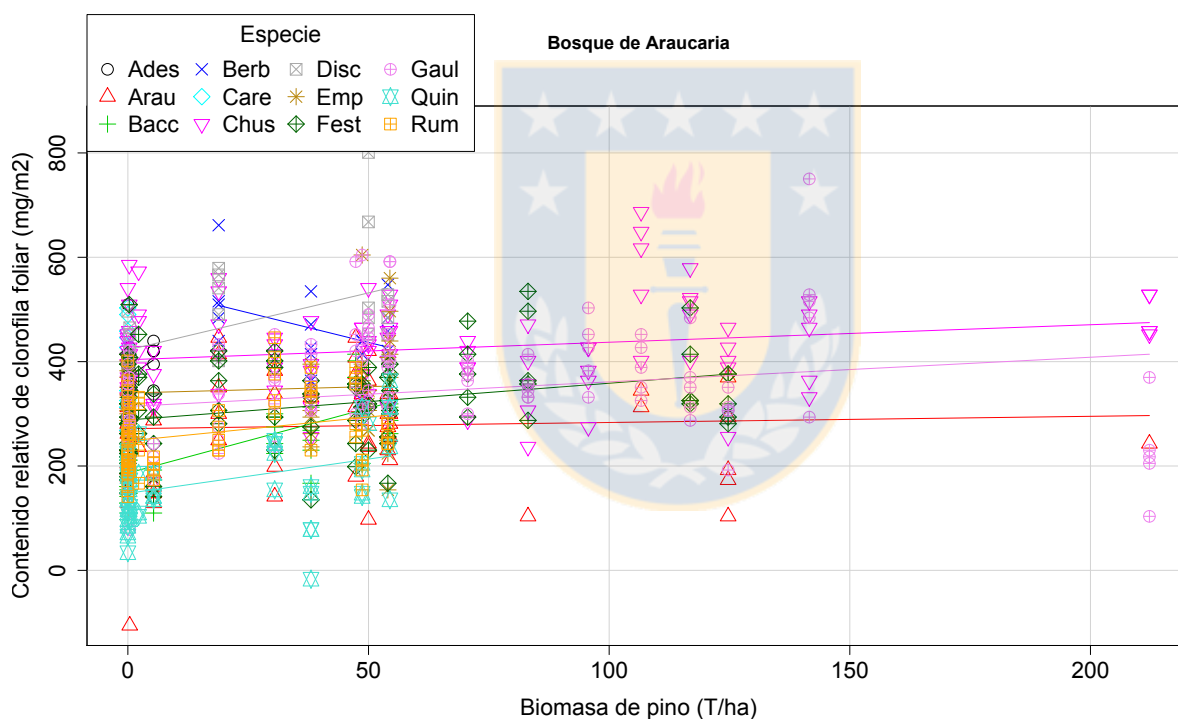


Figura 20. Gráfico de dispersión de valores intraespecíficos de Contenido Relativo de Clorofila Foliar en respuesta al aumento de biomasa invasora en bosque de *Araucaria*. Resultados de correlaciones y significancia estadística en tabla 6. Fuente: Elaboración propia.

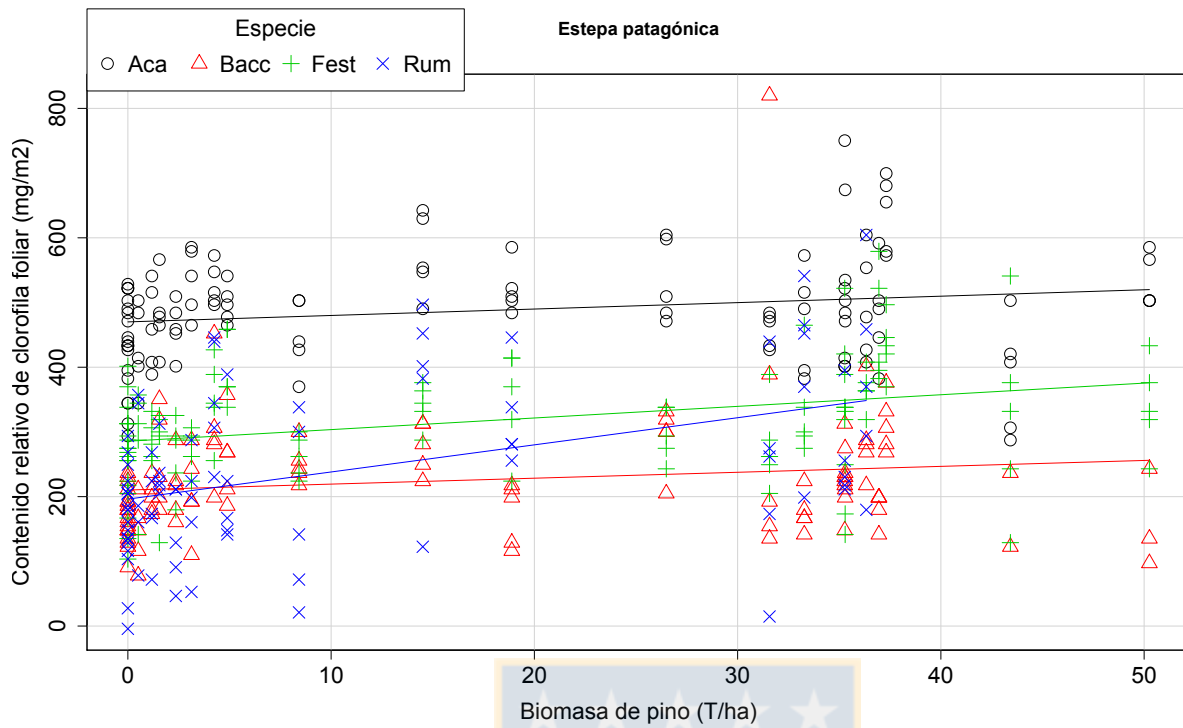


Figura 21. Gráfico de dispersión de valores intraespecíficos de Contenido Relativo de Clorofila Foliar en respuesta al aumento de biomasa invasora en estepa patagónica. Resultados de correlaciones y significancia estadística en tabla 6. Fuente: Elaboración propia.

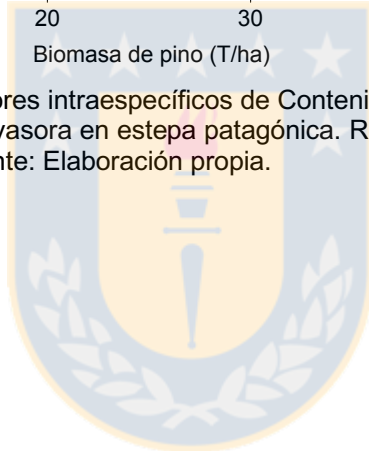
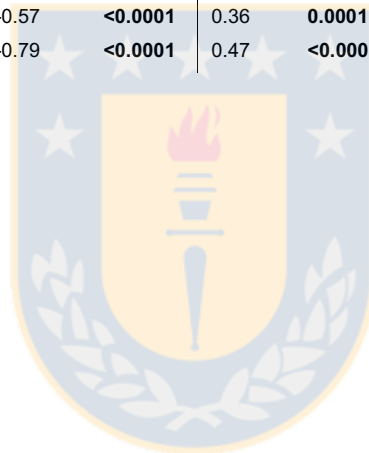


Tabla 6. Análisis de correlación. Variable independiente: Biomasa de *P. contorta*. SLA, Área Foliar Específica; Chlr, Contenido relativo de clorofila foliar. *r*, coeficiente de correlación de Pearson; P, valor P de significancia estadística. En negrita valores significativos (P < 0.05). Fuente: Elaboración propia.

Sitio	Especie	Abundancia relativa		Altura		SLA		Chlr	
		<i>r</i>	P	<i>r</i>	P	<i>r</i>	P	<i>r</i>	P-value
Bosque de <i>Araucaria</i> <i>araucana</i>	<i>Adesmia emarginata</i>	-0.74	0.0002	-0.62	0.0033	0.38	0.1023	0.27	0.2481
	<i>Araucaria araucana</i>	0.19	0.1065	-	-	0.30	0.0115	0.04	0.7289
	<i>Baccharis neaei</i>	-0.006	0.6664	0.26	0.0507	0.70	<0.0001	0.69	<0.0001
	<i>Berberis microphylla</i>	0.07	0.7609	-0.15	0.5168	-0.26	0.2598	-0.43	0.0559
	<i>Carex decidua</i>	0.00	>0.9999	0.00	>0.9999	0.00	>0.9999	0.00	>0.9999
	<i>Chusquea quila</i>	0.17	0.0678	0.47	<0.0001	0.57	<0.0001	0.22	0.0187
	<i>Discaria chacaye</i>	0.17	0.4254	-0.66	0.0003	-0.17	0.4162	0.49	0.0125
	<i>Empetrum rubrum</i>	-0.52	0.0014	0.07	0.6764	0.18	0.2972	0.06	0.7203
	<i>Festuca scabriuscula</i>	-0.43	<0.0001	-0.06	0.5721	0.25	0.0113	0.33	0.0010
	<i>Gaultheria poeppigii</i>	-0.26	0.0047	-0.27	0.0032	0.49	<0.0001	0.23	0.0144
	<i>Quinchamalium chilense</i>	-0.35	0.0060	0.08	0.5385	0.58	<0.0001	0.39	0.0024
	<i>Rumex acetosella</i>	-0.18	0.1348	0.44	0.0002	0.58	<0.0001	0.27	0.0214
	Estepa patagónica	<i>Acaena integerrima</i>	0.71	<0.0001	0.58	<0.0001	0.57	<0.0001	0.20
<i>Baccharis magellanica</i>		-0.52	<0.0001	0.21	0.0234	0.62	<0.0001	0.17	0.0764
<i>Festuca pallescens</i>		-0.57	<0.0001	0.36	0.0001	-0.09	0.3390	0.35	0.0001
<i>Rumex acetosella</i>		-0.79	<0.0001	0.47	<0.0001	0.61	<0.0001	0.45	<0.0001



DISCUSIÓN

Si bien existen varios estudios que exploran los impactos de las invasiones biológicas sobre las comunidades vegetales (Vilà et al. 2011, Thomsen et al. 2016) hay pocos estudios que aborden la temática desde un enfoque de mayor complejidad, profundizando en las interacciones existentes entre diferentes conductores ambientales que inducen respuestas comunitarias en términos de estructura y rasgos funcionales de respuesta a lo largo de gradientes ambientales producidos por las invasiones (Fontana et al., 2017; Suding et al., 2008; Terwei et al., 2016). En este sentido la presente investigación aporta antecedentes novedosos sobre los impactos producidos por *P. contorta* en el centro-sur y sur de Chile.

En resumen, se observó que, tanto a nivel comunitario ponderado (CWM) comunitario no ponderado (NoCWM) e intraespecífico, la altura de las plantas, área foliar específica, y contenido relativo de clorofila foliar cambian como respuesta a la invasión de *P. contorta*. Los resultados de los Modelos Lineales Generalizados (GLM) permiten aceptar las hipótesis de la presente tesis, ya que muestran que la invasión cambia drásticamente el ambiente (hipótesis 1), y estos cambios ambientales asociados a la invasión tienen efectos negativos sobre las comunidades vegetales (hipótesis 2). Los impactos son conducidos principalmente por cambios en el ambiente lumínico, mediante la disminución de la intensidad y disponibilidad del recurso luz (luz fotosintéticamente activa, PAR) para las especies residentes, lo que sugiere la existencia de una fuerte competencia por interferencia de dicho recurso; y por otro lado, la acumulación de hojarasca en el horizonte superficial del suelo. Frente a estos cambios ambientales, las comunidades se ven alteradas a lo largo de los gradientes de invasión, tendiendo a presentar mayores valores comunitarios (CWM) de altura de las plantas, Área Foliar Específica (SLA), y Contenido relativo de clorofila foliar (Chlr), rasgos fuertemente asociados a la tolerancia a la sombra y utilización de recursos para persistir en los ambientes modificados por *P. contorta* (Díaz et al., 2015).

Los impactos que la invasión de *P. contorta* está ejerciendo sobre las comunidades vegetales se caracterizan por cambios en la estructura comunitaria y sus atributos funcionales de respuesta frente a las alteraciones ambientales asociadas a la invasión. En términos generales, la invasión de *P. contorta* produce gradientes de cambio ambiental asociados a la acumulación de biomasa aérea de la especie invasora, lo que genera impactos negativos en la estructura de las comunidades vegetales invadidas, con reducciones significativas en parámetros comunitarios de riqueza y abundancia de especies, dos componentes

fundamentales de la biodiversidad (Feld et al., 2009). Por otro lado, a lo largo de los gradientes ambientales asociados a la invasión, se observan cambios en los atributos funcionales estudiados, tanto a nivel comunitario como a nivel intraespecífico. Lo anterior es consistente con lo publicado recientemente por (Kumordzi et al., 2015), quienes estudiaron las respuestas de ciertos atributos funcionales frente a cambios ambientales (no asociados a invasiones) en 30 sitios de estudio en el norte de Suecia. También, los patrones de respuesta en términos de atributos funcionales, observados a nivel intraespecífico y comunitario, coinciden con Kumordzi *et al.* (2015), quienes encontraron que las respuestas frente a los cambios ambientales no son homogéneas dentro de las comunidades, y las especies que componen las comunidades responden de manera diferenciada. Además, Kumordzi *et al.* (2015) sugieren que estas variaciones intraespecíficas de atributos funcionales tienen un rol importante en la conducción de las respuestas a nivel comunitario. Por ejemplo, en la presente investigación, la observación de las variaciones a nivel intraespecífico fue importante para explicar las respuestas observadas a nivel comunitario de SLA y contenido relativo de clorofila foliar en estepa patagónica. Por otro lado, si bien las respuestas fueron relativamente consistentes en las especies estudiadas, en ciertos casos, al observar el mismo atributo contrastado con la misma métrica ambiental, algunas especies respondieron de manera contrastante (e.g. *Chusquea quila* y *Discaria chacaye* en altura de las plantas como respuesta al aumento de biomasa invasora, Fig. 16). Considerando lo anterior, y tomando en cuenta la abundancia de las especies, es posible sugerir que los cambios a nivel comunitario son conducidos principalmente por las respuestas de las especies dominantes (de mayor abundancia dentro de la comunidad).

Gradientes ambientales

En los últimos años, una parte de la ecología comunitaria ha avanzado en la consideración de que las comunidades se desarrollan dentro de gradientes ambientales, lo que facilita el estudio y la comprensión acerca de la forma en que las comunidades se ven afectadas por el ambiente y no sólo por las interacciones entre las especies (McGill et al. 2006, Dwyer and Laughlin 2017). Además, la comprensión de las respuestas de las plantas ante los cambios en el ambiente y en la disponibilidad de recursos requiere una aproximación multidisciplinaria, con herramientas de la ecología de comunidades, ecología de ecosistemas, micro meteorología y ciencias del suelo (Chapin et al. 1987). En este contexto, en esta tesis fue fundamental estudiar en primer lugar los gradientes ambientales generados por la invasión, para luego abordar las preguntas sobre las respuestas comunitarias frente a los cambios ambientales, especialmente

en este tipo de estudios a escalas espaciales reducidas, donde naturalmente no existen gradientes ambientales distinguibles, y estos son exclusivamente atribuibles a la presencia y abundancia de una especie exótica invasora (Barney et al. 2015).

Nuestros resultados coinciden con lo sugerido por Fontana et al. (2017), quienes indican que los gradientes ambientales usualmente se observan como múltiples factores que co-varían simultáneamente. El aumento de la cantidad de biomasa de pinos en ambos sitios de estudio, generan gradientes ambientales caracterizados por cambios progresivos en las variables ambientales, con variaciones simultáneas de las distintas métricas estudiadas. Estos cambios ambientales varían de forma ordenada y simultánea en respuesta al aumento de biomasa invasora, y se podrían denominar gradientes directos relacionados con los recursos, ya que estos influyen directamente sobre el desempeño de las plantas en el ambiente, mediante cambios en la disponibilidad de los recursos para las especies que componen las comunidades residentes (Terwei et al., 2016).

Los cambios ambientales atribuibles a las invasiones tienen potenciales efectos en las propiedades y procesos a nivel ecosistémico, ya que como se observó en esta investigación, mediante la acumulación de biomasa en el ambiente, las invasiones de pinos reducen significativamente la luz fotosintéticamente activa bajo el dosel, aumentan la cantidad y profundidad de hojarasca y generan variaciones en la humedad, pH y contenido de nutrientes en el suelo. Estos antecedentes proporcionan una base útil para investigaciones futuras que cuantifiquen los impactos sobre procesos ecosistémicos relacionados con estos cambios en los ambientes. En particular, se sabe que la disminución de la disponibilidad lumínica es uno de los principales filtros ambientales para las especies vegetales, viéndose desplazadas las especies intolerantes a la sombra (Bravo-Monasterio et al. 2016) y de esta manera, homogeneizando la comunidad de sotobosque mediante el filtrado de especies que presentan rasgos tolerantes a las características de los ambientes invadidos.

El aumento encontrado en la cantidad y profundidad de hojarasca es consistente con lo publicado en otros estudios similares (Nilsson et al. 2008). Además, otros estudios sugieren que el aumento de hojarasca en los horizontes superficiales del suelo genera una barrera mecánica que tiene consecuencias negativas en la germinación y establecimiento de nuevas plántulas, lo que impacta en los procesos de regeneración natural de la vegetación facilitando la dominancia de la especie invasora (Holdredge and Bertness 2011), por otro lado, generalmente las pináceas producen hojarasca persistente, y con bajo contenido de calcio, lo

que resulta en una reducción del pH del suelo y acumulación de materia orgánica de lenta descomposición (Reich et al. 2005, Castro-Díez et al. 2009). Lo anterior merece especial atención, considerando que las especies siempreverdes y leñosas como *P. contorta* producen hojarasca que presenta tasas de descomposición más lentas que las especies que componen naturalmente las comunidades invadidas con potenciales impactos en los nutrientes del suelo y los organismos edáficos, sin embargo, es necesaria más investigación que explore estos impactos a nivel ecosistémico. Estudios previos han demostrado que los pinos, debido a las características de su hojarasca, reducen el pH del suelo y contribuyen a una mayor acumulación de materia orgánica en los horizontes superficiales del suelo (Dickie et al. 2014). Por otro lado, árboles ectomicorrízicos como *P. contorta* se han asociado a incrementos en minerales del suelo como P y N, y disminuciones de carbono en estratos más profundos de suelo. Otro aspecto importante de considerar, es que al incrementar la abundancia de hongos micorrízicos en el suelo, el ciclaje de nutrientes se ralentiza, y éstos son utilizados en la producción de biomasa fúngica por lo que disminuye su disponibilidad para las plantas. Estudios han demostrado que las diferencias en ciclos biogeoquímicos asociados a invasiones de pinos tienen relación con el incremento en la abundancia de hongos ectomicorrízicos (Dickie et al. 2014). En cuanto a los nutrientes del suelo, nuestros resultados coinciden con lo encontrado por Dickie et al. (2014), con un aumento del P disponible relacionado con el aumento de *P. contorta*. Esto se observa sólo en bosque de *Araucaria*, patrón que puede ser explicado por las diferencias intrínsecas entre los sitios, y la edad entre ambas invasiones (Dickie et al., 2014).

Por otro lado, es importante destacar los cambios en la humedad del suelo entre los sitios. Si bien en bosque se observó una disminución de la humedad del suelo en la estación seca, en estepa patagónica la variable tuvo una tendencia al aumento. Lo anterior puede explicarse por la formación del dosel de la especie invasora, que además de impedir la penetración de luz, permite que la humedad se mantenga en el suelo, en ambientes que naturalmente no presentan cobertura arbórea, como la estepa patagónica. Los impactos en las condiciones ambientales (aumento de biomasa y cantidad de hojarasca, disminución de luz, cambios en humedad de suelo y nutrientes disponibles), pueden significar cambios significativos en los ciclos de nutrientes, y estos impactos pueden persistir luego de la remoción de la especie invasora (Dickie et al. 2014). Además, los aumentos de biomasa pueden resultar en cambios en los regímenes de fuego, con eventos de mayor intensidad y magnitud, de acuerdo a lo publicado por Cobar-Carranza et al. (2014).

Hulme et al. (2013) sugieren considerar ciertos aspectos clave para estudiar los impactos de las plantas invasoras. Dentro de ellos, mencionan la importancia de que las respuestas ecológicas de las comunidades invadidas sean cuantificadas dentro de gradientes de abundancia de la especie invasora, los que pueden ser concebidos en términos de su cobertura o biomasa. En la presente investigación, la mayoría de las métricas ambientales y parámetros comunitarios evaluados fueron alterados por la invasión de *Pinus contorta* dentro de un gradiente de biomasa, a diferencia de otros estudios similares que consideraron la cobertura de copas de *P. contorta* (Urrutia et al. 2013, Bravo-Monasterio et al. 2016, Franzese et al. 2017) .

Sugerimos que en futuras investigaciones relacionadas con conocer los impactos de las invasiones biológicas, se estudien las comunidades vegetales dentro de los gradientes ambientales, ya que este es un enfoque adecuado para mejorar el conocimiento de las respuestas comunitarias ante las condiciones ambientales predominantes, y cómo éstas estarían afectando el funcionamiento comunitario (Fontana et al. 2017). Por otra parte, es importante estudiar los gradientes ambientales porque estos dan forma a la distribución de las especies en el espacio, mediante las relaciones entre los requerimientos de las especies y las diferencias ambientales dadas por la heterogeneidad en el paisaje (Warren and Lake 2013). De esta forma, las condiciones ambientales afectan la variabilidad de los rasgos de las plantas dentro de las comunidades, lo que a su vez conforman las propiedades de los ecosistemas. Por otro lado, dada la habilidad vegetal para adaptarse morfológica y fisiológicamente a los cambios en las condiciones abióticas causadas por la invasión de *P. contorta*, los análisis dentro de gradientes ambientales constituyen una herramienta aplicable para identificar los conductores que determinan los valores de los rasgos y estudiar los mecanismos mediante los cuales las invasiones generan los impactos (Levine et al. 2003, Fontana et al. 2017). Además, el uso de gradientes ambientales para estudiar los impactos comunitarios de las invasiones biológicas, puede ser útil para detectar y diferenciar los impactos tempranos y tardíos, predecir trayectorias de cambio comunitario y prevenir los impactos a nivel ecosistémico.

Estructura comunitaria

En ambos sitios, la invasión de de *P. contorta* cambia la estructura comunitaria, con impactos negativos sobre la riqueza y abundancia de especies, dos componentes claves de la diversidad vegetal. Si bien estos hallazgos no son novedosos, son consistentes y pueden reafirmar lo publicado en varios estudios similares, que han explorado las relaciones entre invasiones de

P. contorta y la diversidad vegetal en términos de composición de especies y formas de vida (Urrutia et al. 2013) y riqueza de especies, abundancia relativa y grupos funcionales tanto en Chile (Bravo-Monasterio et al. 2016, Howell and McAlpine 2016, Franzese et al. 2017) como en Nueva Zelanda (Howell and McAlpine 2016) y otros sitios en una gran variedad de ambientes (Nuñez et al. 2017). Algunos de los estudios anteriores describen resultados similares a los de esta tesis, estudiando los impactos en distintos componentes de la diversidad sólo en función de gradientes de invasión basados en la cobertura de copas del árbol invasor, o mediante comparaciones a escala de micrositio tomando en cuenta el tamaño individual de los pinos (Franzese, Urrutia, García, Taylor, & Pauchard, 2017; Urrutia, Pauchard, & Garcia, 2013). En este sentido, en el presente trabajo se consideró que los cambios comunitarios están en función de gradientes ambientales multifactoriales y que las plantas invasoras generan impactos mediante múltiples mecanismos (Chapin et al. 1987, Levine et al. 2003, Terwei et al. 2016), los que principalmente son conducidos por el aumento en biomasa. Por otro lado, es importante destacar los efectos de la escala de trabajo al analizar parámetros comunitarios de riqueza y abundancia de especies. Por ejemplo, en este estudio se encontraron un total de 49 especies en bosque de araucaria, y 71 especies en estepa patagónica, en cambio, en los mismos ambientes pero a escala de micrositio, Franzese et al. (2017) registraron 26 especies en bosque y 40 en estepa patagónica.

En Nueva Zelanda, estudios similares indican que donde los pinos invasores alteran las comunidades de microorganismos, ciclos de nutrientes, pH y el contenido de carbono del suelo, estos cambios se encuentran asociados a incrementos en la abundancia de hongos micorrízicos, y posteriormente se presentan como legados biológicos para las comunidades vegetales residentes, resultando en cambios importantes en la estructura comunitaria post-invasión, en términos de abundancia y dominancia de ciertas formas de vida de las plantas luego de que el invasor es removido (Dickie et al. 2014). En este contexto, es necesaria investigación futura para conocer y poder predecir este tipo de legados sobre la estructura de las comunidades en los sitios invadidos por *P. contorta*.

A partir de nuestros resultados, es posible inferir que cuando existe una mayor cantidad de biomasa de la especie invasora, es probable encontrar una menor cantidad de especies en las comunidades, y que estas sean menos abundantes. Esto es consistente con lo encontrado por Howell and McAlpine (2016) quienes en Nueva Zelanda, observaron una relación positiva entre la apertura de copas y la riqueza de especies en dos sitios de estudio donde *P. contorta* invade bosques de *Fuscopora* spp, género cercanamente emparentado con *Nothofagus*.

En su rango nativo, *P. contorta* se comporta como una especie pionera, que es gradualmente reemplazada por especies tolerantes a la sombra (Lotan and Critchfield 1990). Por otro lado de acuerdo a los resultados de la presente tesis y lo revisado en la literatura, en el rango invasor de *P. contorta*, ciertas especies nativas pueden persistir bajo las condiciones ambientales generadas por la invasión, sin embargo, no está claro si eventualmente algunas de ellas puedan desplazar al invasor (Howell and McAlpine 2016). Lo anterior es poco probable, especialmente en nuestros sitios de estudio, dadas los rasgos de historia de vida de las especies residentes en términos de su nichos de regeneración, hábito y tasas de crecimiento (e.g. *Araucaria araucana*), particularmente en estepa patagónica, donde naturalmente no existe cobertura arbórea y *P. contorta* invade sin encontrarse con barreras bióticas para su establecimiento y reproducción (Pauchard et al. 2016).

Otro aspecto a considerar, es que en varios estudios se ha planteado que la riqueza de especies puede ser un buen indicador de diversidad funcional, esto basado en que el aumento de la riqueza conduce a una mayor variación de las posibles respuestas funcionales de las especies (Díaz and Cabido 2001). Sin embargo, se ha planteado que esta relación podría no ser universal, por lo que no se justifica una generalización en el uso de la riqueza de especies como un sustituto confiable de la diversidad funcional (Saldaña 2013). En este sentido, es necesaria más investigación que explore los impactos de las invasiones sobre la riqueza de especies en relación con diversidad funcional, considerando la inclusión de otros grupos de organismos (e.g. microorganismos, fauna edáfica, micromamíferos), desde una perspectiva de multifuncionalidad a nivel ecosistémico, ya que de acuerdo con Lefcheck et al. (2015) la biodiversidad promueve la multifuncionalidad ecosistémica (variedad de funciones ecosistémicas presentes en la naturaleza). Lo anterior podría sugerir que, *P. contorta* al disminuir la biodiversidad, también estaría causando impactos sobre la multifuncionalidad a nivel ecosistémico amenazando su productividad y estabilidad.

En ecología existe un patrón universal que indica que las especies varían en su abundancia, con comunidades muy diversas que presentan sólo unas pocas especies comunes y más dominantes, y muchas otras especies raras o poco frecuentes, en este sentido y basado en nuestros resultados, la estepa patagónica es un claro ejemplo de este patrón ecológico. El sustento teórico detrás de estas hipótesis indica que este patrón tiene importantes implicancias para el funcionamiento y servicios que proporcionan los ecosistemas, considerando que las especies dominantes tendrían grandes impactos en las funciones y servicios debido a su alta

abundancia, lo que también indica que dada la alta abundancia de *P. contorta*, esta puede ejercer cambios significativos en el funcionamiento y servicios ecosistémicos de los bosques de *Araucaria* y la estepa patagónica. Finalmente, varios estudios recientes han enfatizado en la importancia de estudiar los conductores de cambio que son responsables de las variaciones de los rasgos funcionales sin ignorar la estructura comunitaria, destacando que la diversidad tiene múltiples componentes correlacionados, entre los que se encuentran la riqueza de especies, la abundancia relativa, y la diversidad funcional (Violle et al. 2012, Saldaña 2013).

Atributos funcionales

Los rasgos funcionales son atributos medibles en plantas individuales que determinan como éstas adquieren y compiten por recursos, y toleran condiciones ambientales estresantes (Violle et al. 2007), por lo que estudiarlos cuantitativamente en relación a gradientes de invasión permite describir la distribución de las estrategias de desarrollo de las plantas dentro de las comunidades invadidas, y observar como las invasiones cambian dicha distribución. Además, este enfoque puede revelar los procesos de ensamble comunitario que operan a lo largo de gradientes ambientales (Lavorel and Garnier 2002, Dwyer and Laughlin 2017), con lo que surgen nuevas preguntas de investigación relacionadas con conocer los cambios que generan las invasiones de pinos en los procesos de ensamble comunitario. Por otro lado, los atributos y funciones comunitarias son configuradas por las condiciones ambientales, que a su vez determinan la presencia y abundancia relativa de las especies. Además, las condiciones bióticas y abióticas afectan la distribución y frecuencia de los distintos fenotipos, optimizando los valores de los rasgos de las plantas presentes en el ecosistema (Chapin et al. 1987, Violle et al. 2012, Fontana et al. 2017). Considerando lo anterior, la modificación de las condiciones bióticas y abióticas causadas por la invasión, estarían afectando la distribución y frecuencia fenotípica, seleccionando plantas más altas, con mayor SLA y con mayor contenido de clorofila foliar.

Urrutia et al. (2013) indican que la reducción en la diversidad vegetal (riqueza de especies) se relaciona con cambios en el funcionamiento del ecosistema, y que estos cambios estarían relacionados con los atributos novedosos de la especie invasora. Frente a esta aseveración, es posible agregar que los cambios ecosistémicos también pueden relacionarse con la abundancia de la especie invasora y sus impactos sobre los atributos funcionales de las especies residentes, los que también pueden afectar a ciertos procesos y propiedades de los ecosistemas. Por otra parte, analizando la relación entre la invasión y los rasgos de las

especies se pueden detectar respuestas tempranas de la vegetación, o ciertos cambios en las propiedades ecosistémicas que no son mostrados por las variaciones en la diversidad y composición de especies (Castro-Díez et al. 2016).

Por otra parte los resultados observados coinciden con lo publicado por Bravo-Monasterio et al. (2016), ya que si bien algunas especies son más sensibles a los cambios ambientales y son desplazadas, otras, en cambio, logran persistir en el ambiente, cambiando su abundancia y respondiendo mediante modificaciones en sus atributos funcionales, con mayor altura, mayor SLA y mayores concentraciones de clorofila foliar, para poder persistir en ambientes con menos disponibilidad lumínica producidos por la invasión de pinos. Asimismo, se ha demostrado en varios trabajos que los rasgos funcionales varían dentro de gradientes ambientales y entre especies que comparten un mismo hábitat (Ackerly and Cornwell 2007). Si bien la medición de los atributos funcionales como método para estudiar las respuestas comunitarias ante cambios ambientales ha ido en aumento, poco se ha estudiado en contextos de impactos de plantas invasoras (Castro-Díez et al. 2016) por lo que en ese sentido, la presente investigación podría ser considerada un aporte al conocimiento empírico de los impactos de las plantas invasoras.

Recientemente se ha discutido que estudios ecológicos a pequeñas escalas espaciales que toman rasgos funcionales de bases de datos presentan altas probabilidades de mostrar impresiones e inexactitudes que pueden llevar a conclusiones erróneas (Cordlandwehr et al. 2013). Lo anterior se debe a que la exactitud revelada por los rasgos es contexto dependiente, en términos de las características del hábitat, nivel de organización biológica, y rasgos estudiados. Por lo anterior, ciertos autores sugieren que en investigaciones a escalas pequeñas los rasgos deben medirse *in situ*, (especialmente cuando se estudian atributos funcionales de respuesta), contribuyendo con estos datos a estudios a mayor escala, que toman bases de datos para análisis globales, respondiendo a otras preguntas de investigación. Por ejemplo, en varios estudios se ha demostrado que el rasgo SLA ha sido pronosticado con precisión por valores de bases de datos filtrados para un hábitat en particular, pero se han realizado varias predicciones erróneas para otros ambientes (Albert et al. 2010, Lepš et al. 2011, Cordlandwehr et al. 2013).

Los atributos funcionales medidos en la presente investigación corresponden a rasgos ampliamente utilizados en estudios de ecología comunitaria y ecología funcional (Lavorel et al. 2008). Asimismo, el presente estudio confirma mediante la medición *in situ* de rasgos

funcionales, lo encontrado por Bravo-Monasterio et al. (2016), quienes mediante la revisión de rasgos funcionales tomados de literatura, observaron cambios significativos en la comunidad vegetal de la estepa patagónica, dados por reducciones en la diversidad y cambios en grupos funcionales. En dicho estudio los autores sugieren que la invasión de *P. contorta* promueve la abundancia de especies con mayor SLA y mayor altura de las plantas, rasgos altamente correlacionados con la tolerancia a la sombra.

Área foliar específica (SLA)

SLA es un importante rasgo funcional e indicador ecofisiológico, estrechamente correlacionado con la concentración de Nitrógeno foliar y capacidad fotosintética, longevidad foliar, y tasa de crecimiento de las plantas (Reich et al. 1998, Wright et al. 2004, Scheepens et al. 2010, Cordlandwehr et al. 2013, Niinemets 2016). Los patrones observados en esta investigación coinciden con lo encontrado en varios estudios (Lambers and Poorter 1992), entre ellos el de Ackerly et al. (2002), quienes, a nivel comunitario, encontraron una disminución de SLA como respuesta al aumento de la intensidad lumínica.

En general, los rasgos foliares tienen un rol particularmente importante en la asimilación de Carbono, relaciones hídricas y balance energético (Wright et al. 2004). En particular, el rasgo SLA ha demostrado tener una fuerte plasticidad fenotípica, cambiando a nivel intra e interespecífico dentro de gradientes ambientales (Ackerly et al. 2002, Scheepens et al. 2010). En este estudio se observó que el aumento de SLA a nivel comunitario se correlacionó positivamente con la cantidad de biomasa y hojarasca invasora, y consecuentemente, mostró una correlación negativa con el aumento de la luz PAR característica de sitios menos invadidos tanto en bosque como en estepa patagónica.

Por otro lado, SLA se correlaciona negativamente con la longevidad foliar (tiempo de vida de la hoja en la planta), en este contexto, la invasión promueve mayores valores comunitarios de SLA, los que a su vez se relacionan con un menor tiempo de vida de las hojas en las plantas. La mayor longevidad foliar en las comunidades no invadidas, favorece la retención de nutrientes en las plantas, lo que mejora la eficiencia en el uso del Nitrógeno en la fotosíntesis, lo que a su vez es un factor que contribuye al éxito de las especies en hábitats pobres en nutrientes (Lambers and Poorter 1992), como sería el caso de los bosques de *Araucaria* que se desarrollan en suelos volcánicos arenosos, y la estepa patagónica, con suelos pedregosos y arenosos pobres en materia orgánica. Además, valores bajos de SLA se relacionan con

cutículas foliares más gruesas, lo que permite disminuir la pérdida de agua y hace a las plantas menos susceptibles a la desecación. Por otro lado, SLA se correlaciona positivamente con las tasas de asimilación de Carbono, por lo tanto, valores bajos de SLA a nivel comunitario (hojas más gruesas y densas) observados en sitios no invadidos, se relacionan con menores tasas de asimilación por unidad de masa foliar, mayor tiempo permanencia de la hoja en las plantas, y mayor retención de nutrientes y protección frente a la sequía, mediante la reducción de la pérdida de agua en ambientes relativamente pobres en recursos y con alta radiación (Reich et al. 1997, Ackerly et al. 2002, Violle et al. 2007).

En síntesis, los impactos de la invasión de pinos podrían generar cambios en el ciclaje de nutrientes y el uso de los recursos por parte de las plantas, debido a que la invasión promueve mayores valores de SLA a nivel comunitario, lo que se relaciona con mayores concentraciones de Nitrógeno foliar, mayores tasas de asimilación y mayor capacidad fotosintética neta por unidad de Nitrógeno foliar, mayores tasas de crecimiento, menor tiempo de vida de las hojas en la planta (menor longevidad foliar), y mayor vulnerabilidad ante eventos de sequía (mayor susceptibilidad a la desecación). Lo anterior sugiere que la invasión de pinos tiene impactos en procesos ecosistémicos, al modificar el uso del agua y el balance energético foliar de las comunidades vegetales invadidas, sin embargo, es necesaria más investigación que cuantifique estos impactos a nivel ecosistémico.

Por otro lado, investigación previa sugiere que existe una baja eficiencia en el uso del Nitrógeno en plantas que se desarrollan en ambientes severos como la estepa y el bosque de araucarias, lo que puede ser consecuencia de una mayor inversión de Nitrógeno en paredes celulares, tejidos de protección ante la radiación y pérdida de agua y compuestos o células especializadas que no están asociadas directamente a la fotosíntesis (Lambers and Poorter 1992). Lo anterior es de interés en contextos de manejo y control de la especie invasora, ya que las comunidades sometidas a la invasión están acondicionadas a los ambientes más sombríos mediante mayores valores de SLA, y la remoción de la biomasa de *P. contorta* y el aumento en la radiación solar, puede tener consecuencias negativas para las comunidades residentes, debido a que éstas son más susceptibles a la desecación producto que destinan mayor cantidad de recursos a la fotosíntesis que a la protección por radiación y pérdida de agua. Lo anterior constituye información importante de considerar en el manejo y restauración ecológica de los ecosistemas invadidos, ya que al remover la biomasa invasora, es altamente probable que aumente la radiación solar. En este sentido, las comunidades con mayores valores de SLA son más vulnerables y menos resilientes frente a los cambios ambientales, y

estrategias de manejo aplicadas sin sustento científico podrían resultar en la pérdida de especies, y disminución de biomasa nativa con la consecuente liberación de recursos para otras especies invasoras de rápido crecimiento y dispersión.

Asimismo, mayores valores de SLA se relacionan con mayores tasas de crecimiento y mayores tasas fotosintéticas, relacionadas a la mayor concentración de Nitrógeno (Lambers and Poorter 1992). Este patrón es consistente con nuestras observaciones de campo, donde encontramos la invasión correlacionada positivamente con SLA y Contenido relativo de clorofila foliar, ambos indicadores de la cantidad de Nitrógeno en las hojas. La combinación de N foliar y SLA permite hacer predicciones confiables sobre la capacidad fotosintética en diversas especies, grupos funcionales y biomas (Lambers and Poorter 1992). En general, la teoría indica que independientemente del ambiente o genotipo, para las hojas de una concentración de N dada, aquellas que son más gruesas y/o densas tendrán menor fotosíntesis por unidad N foliar y por lo tanto menor capacidad fotosintética, mientras que para las hojas de un SLA dado, aquellas con mayor N foliar tendrán también mayor fotosíntesis por hoja y por lo tanto mayor capacidad fotosintética (Reich et al. 1998). Puesto en contexto, lo anterior sugiere que bajo la invasión de *P. contorta*, las especies deben ser capaces de mantenerse en el ambiente mediante un aumento en su capacidad fotosintética, aumentando la concentración de N foliar y aumentando valores de SLA. Por otro lado, es útil recordar que la importancia del N foliar radica en su relación con la fotosíntesis, y su concentración está asociada a la cantidad de rubisco (ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa), enzima encargada de la fijación de Carbono y su conversión en moléculas energéticas como la glucosa.

Del mismo modo y para finalizar, SLA esta asociado a las respuestas frente a cambios ambientales y al vigor competitivo de las especies (Reich et al. 1998). Además, existe una relación muy estrecha entre el potencial de crecimiento de las especies y su SLA, y éste puede ser considerado el principal factor que determina la variación interespecífica en las tasas relativas de crecimiento (Reich et al. 1998). Por lo tanto, ambientes invadidos por *P. contorta* con altos valores comunitarios de SLA reflejan una alta intensidad de competencia por luz, esto debido a que las especies de crecimiento rápido a menudo se desarrollan en ambientes donde la competencia es intensa (Ackerly et al. 2002). Por otra parte, la optimización del uso del Nitrógeno para la fotosíntesis y la maximización de la producción en las comunidades invadidas requiere del desprendimiento de las hojas más viejas y sombreadas y la transferencia de una parte del Nitrógeno a las hojas más jóvenes y más expuestas, en consecuencia, en sitios invadidos, donde la captura de luz es esencial y la rotación de hojas

es alta, existiría una presión de selección para hojas con un alto SLA (Lambers and Poorter 1992).

Altura de las plantas

Este rasgo es fundamental en el estudio de las estrategias ecológicas de las plantas, entendidas como los mecanismos y respuestas que presentan las plantas para reproducirse, sobrevivir y competir en su hábitat (Westoby 1998). Está fuertemente correlacionado con la longevidad de las plantas, masa y número de semillas producidas por año, el tamaño reproductivo y la fecundidad (Moles et al. 2009). Además, es de importancia crucial para la captación y asimilación de Carbono, ya que es uno de los principales factores que determinan la habilidad de las especies para competir por luz, debido a que este atributo confiere ventajas competitivas en el gradiente lumínico (Gaudet and Keddy 1988, Moles et al. 2009). Por consiguiente, la altura de las plantas tiene efectos sobre propiedades ecosistémicas como la capacidad de captar Carbono atmosférico (Moles et al. 2009). El aumento en el rasgo de altura de las plantas en las áreas de mayor invasión, sugieren que las especies residentes que son capaces de sobrevivir en estos ambientes, necesitan destinar mayor cantidad de recursos a la captura de la luz en ambientes con menor disponibilidad de este recurso, para así, optimizar su adquisición. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Bravo-Monasterio et al. (2016), quienes encontraron un patrón similar mediante el estudio de varios caracteres funcionales disponibles en bases de datos.

En términos de impactos, las especies más altas tienden a ser menos tolerantes ante cambios ambientales, debido a la asignación de recursos al crecimiento primario y captura de luz, sin mayor inversión de recursos en tejidos de protección, reserva u órganos relacionados con la resiliencia ante cambios ambientales (McGill et al. 2006, Moles et al. 2009). Además, en sitios de bajas temperaturas como la estepa y el bosque de *Araucaria*, el rasgo de mayor altura de plantas a nivel comunitario promovido por la invasión podría aumentar la vulnerabilidad de las plantas al embolismo luego de la remoción de la cobertura de *P. contorta* (Moles et al. 2009). Los resultados observados permiten sugerir que la invasión de pinos promueve cambios significativos en las estrategias ecológicas de las plantas en las comunidades invadidas, favoreciendo plantas de mayor altura. Con respecto a la relación entre la altura de las plantas y la masa de las semillas, sería interesante en futuros estudios cuantificar dichas relaciones dentro de los gradientes de invasión y estudiar los potenciales impactos en la dinámica reproductiva y la dispersión de las especies nativas.

Contenido relativo de clorofila foliar (Chlr)

Es un rasgo fisiológico que ha mostrado covariar con la asimilación de carbono, las propiedades hidráulicas y la disponibilidad de nutrientes (Díaz et al. 2007a). La medición de este atributo y el escalamiento de sus relaciones dentro de la comunidad, fué crucial para entender como responden las especies a los cambios ambientales, y es útil para predecir su influencia en procesos ecosistémicos como la productividad primaria, el uso de recursos y el ciclaje de nutrientes (Sandquist and Cordell 2007). La cantidad de radiación solar absorbida por las hojas está en función de la concentración foliar de pigmentos fotosintéticos, por lo que bajas concentraciones de clorofila pueden limitar directamente el potencial fotosintético y la productividad primaria (Filella et al. 1995). Además, la mayoría del nitrógeno foliar es incorporado en la clorofila, por lo que cuantificar el contenido de clorofila entrega una medida indirecta del estado nutricional de las plantas (Moran et al. 2000). Por otro lado, la pigmentación se encuentra directamente relacionada con el estrés fisiológico (Penuelas and Filella 1998) y las concentraciones relativas de pigmentos covarían con factores como la luz, por lo que su cuantificación provee información importante sobre las relaciones entre las plantas y su ambiente (Wright et al. 2004).

En el caso de el contenido relativo de clorofila foliar, los cambios de este atributo fisiológico a nivel comunitario pueden causar impactos en procesos ecosistémicos como la productividad primaria, que no pueden ser observados adecuadamente a través de estudios fisiológicos o morfológicos a nivel de especies o individuos aislados (Hobbie and Chapin 1998, Suding et al. 2008). Nuestras observaciones muestran que la invasión de *P. contorta* produce que las plantas que pueden tolerar las nuevas condiciones presenten mayores valores de contenido de clorofila foliar a nivel comunitario, lo que indicaría mayor concentración de pigmentos fotosintéticos.

En síntesis, la invasión de *P. contorta* genera impactos comunitarios, promoviendo mayores valores de SLA, altas concentraciones de clorofila foliar y mayores valores de altura de las plantas. Estos cambios pueden hacer que las comunidades invadidas sean más sensibles a los cambios ambientales que potencialmente generarían estrategias de manejo que remuevan la biomasa invasora, y por otro lado ejercen efectos en las propiedades ecosistémicas como el ciclaje de nutrientes, la productividad primaria y el uso de los recursos. Además, las observaciones sugieren que las especies más tolerantes a la invasión, podrían presentar limitaciones en su reproducción, explicadas por la alocaión de recursos al crecimiento

primario, y rotación y renuevo de la hojas para enfrentar la intensa competencia por luz. En este contexto, sería de interés estudiar los *trade-offs* implicados, y el costo reproductivo que tiene para las especies el sobrevivir en ambientes invadidos por *P. contorta*.

Consideraciones finales y proyecciones

Se ha hipotetizado en varios estudios, que los árboles invasores pueden establecer nuevos filtros ambientales para las comunidades residentes que conforman el sotobosque (Bravo-Monasterio et al. 2016, Terwei et al. 2016), filtrando especies, y rasgos funcionales. Ackerly et al. (2002), sugieren que los análisis de rasgos funcionales de las plantas a lo largo de gradientes ambientales basadas en los promedios de la comunidad, pueden oscurecer aspectos importantes de la variación y distribución de los rasgos entre las especies que componen las comunidades, por lo que una de las proyecciones de la presente tesis es estudiar los cambios funcionales a nivel de especie, utilizando las bases de datos generadas en este estudio.

Investigaciones anteriores desarrolladas en los mismos sitios de estudio, han mostrado impactos negativos de mayor magnitud en comunidades sin cobertura arbórea natural (estepa patagónica), donde los pinos representan una forma de vida novedosa, a diferencia de ecosistemas con cobertura arbórea natural como el bosque de araucaria (Taylor et al. 2016a, Franzese et al. 2017). Los resultados obtenidos en la presente tesis muestran que en estepa patagónica hay menor cantidad de biomasa invasora en comparación con el bosque de *Araucaria*, sin embargo, los impactos de la invasión son similares en términos de la reducción de la riqueza y abundancia de especies, y en los atributos funcionales estudiados.

De acuerdo a Hulme et al. (2013), las evaluaciones cuantitativas de los impactos de las plantas invasoras son esenciales para priorizar el manejo y hacer un uso eficiente de los recursos, orientando los esfuerzos hacia las especies más problemáticas. En este sentido, la presente investigación entrega evidencias científicas claras sobre los impactos comunitarios de la invasión de pinos en el sur de Chile, con resultados más mecanicistas que la mirada composicional y taxonómica (Urrutia et al. 2013), y de grupos funcionales con el estudio de rasgos tomados de bases de datos globales y literatura (Bravo-Monasterio et al. 2016), con la medición *in situ* de los traits de respuesta relacionados con propiedades ecosistémicas (Cordlandwehr et al. 2013). Además de la inclusión de un número de variables respuesta

superior a la media (2.00 ± 0.06) (Hulme et al. 2013), respondiendo a los requerimientos de la comunidad científica de incluir nuevas variables respuesta en las evaluaciones cuantitativas de los impactos de las plantas invasoras (Drenovsky et al. 2012, Eviner et al. 2012). Al mismo tiempo, la presente tesis aporta al conocimiento de los impactos ecológicos y comunitarios que hasta ahora no habían sido explorados, ya que hasta la actualidad no habían sido realizados estudios cuantitativos que impliquen la medición *in situ* de caracteres funcionales de respuesta, que influyen en el desempeño de las especies en un hábitat, y en su persistencia ante los cambios ambientales generados por la invasión de *P. contorta*.

En términos de manejo y control de la especie invasora, generalmente el objetivo que se persigue luego de su remoción es recuperar la composición y estructura de la comunidad vegetal residente (Nuñez et al. 2017). En este contexto, los resultados de la presente investigación pueden servir como base para monitorear la trayectoria de las comunidades post remoción, y evaluar el éxito de la restauración de los sitios invadidos. Además, la efectividad de la restauración dependerá en gran parte de la capacidad de las especies nativas de colonizar el sitio, lo que a su vez, depende del reclutamiento desde el banco de semillas, y el crecimiento y persistencia de las especies que sobreviven bajo la cobertura de pinos. En este sentido, el conocimiento de los atributos funcionales relacionados con el crecimiento y supervivencia (altura, SLA, Chlr), pueden permitir predicciones viables sobre la dinámica comunitaria posterior a la remoción de *P. contorta* y evaluar estrategias de restauración basadas en la capacidad de la comunidad vegetal residente de persistir y reproducirse luego de la remoción. De esta manera, se podría avanzar en uno de los principales desafíos en conservación biológica, la restauración ecológica de áreas invadidas y el avance en el manejo para enriquecer la resiliencia de los ecosistemas.

Por otra parte, la predicción de las respuestas de los ecosistemas frente a los factores de cambio global es uno de los mayores desafíos en ecología, donde uno de los aspectos fundamentales es entender como los cambios en el ambiente ejercen influencia sobre los procesos ecológicos dentro los diferentes niveles de organización. En este contexto, Suding et al. (2008) sugieren la incorporación del estudio de los rasgos funcionales de efecto (rasgos que conducen cambios en el ambiente) y de respuesta (rasgos que indican las respuestas comunitarias a los cambios ambientales), como indicadores de la dinámica comunitaria, diferenciando el efecto de estos rasgos en los procesos ecosistémicos, marco útil y aplicable en el estudio de invasiones biológicas (Castro-Díez et al. 2016). En este contexto, el presente estudio puede ser considerado como un avance en el conocimiento de los efectos de la

invasión de *P. contorta* sobre el ambiente, y como las comunidades vegetales invadidas responden ante los cambios. Al mismo tiempo, se abren nuevas preguntas de investigación relacionadas con conocer cuantitativamente los impactos de los cambios comunitarios sobre los procesos y propiedades de los ecosistemas, y cómo las diferentes técnicas de manejo de las invasiones pueden contribuir a disminuir sus impactos.

En cuanto a la generación de conocimiento teórico novedoso relacionado con los impactos de las invasiones, fué interesante conocer cómo las invasiones generan gradientes ambientales, y explorar las relaciones entre los gradientes y la composición y estructura funcional de las comunidades. En este sentido, es necesaria mas investigación que avance en conocer en profundidad los gradientes ambientales generados por las invasiones y sus impactos en la diferenciación funcional de las comunidades vegetales en diferentes ecosistemas alrededor del mundo y con distintas especies invasoras (Barney et al. 2015, Fontana et al. 2017). Por otro lado, conocer las respuestas funcionales de las plantas frente a cambios ambientales, permiten un acercamiento al conocimiento empírico de los procesos que estructuran las comunidades vegetales, predecir sus respuestas frente a cambios ambientales futuros, y los impactos que las comunidades vegetales ejercen sobre procesos y funciones a nivel ecosistémico (S Díaz et al., 2004; Sandra Díaz et al., 2015; Kumordzi et al., 2015; Lambers & Poorter, 1992; Moles et al., 2009).

Para finalizar, existen varias maneras de avanzar en conservación de la biodiversidad y sus funciones, evitando los impactos de las invasiones y las pérdidas económicas y sociales asociadas. Por ejemplo, es posible avanzar en el mejoramiento del manejo de las plantaciones de pináceas en el centro y sur de Chile para evitar nuevas invasiones; realizar análisis de riesgos mediante colaboración público-privada basada en evidencia científica para prevenir las invasiones, evitando establecer plantaciones de especies con alto potencial invasor; y avanzar en el uso de herramientas biotecnológicas para producción de materias primas derivadas de las pináceas que al mismo tiempo reduzcan su potencial invasor, por ejemplo, desarrollando manejo genético para disminuir la producción de conos y semillas, o reducir la viabilidad de éstas. También, desde una perspectiva aplicada, controlar las invasiones de pinos desde sus etapas iniciales debiera ser una prioridad en el manejo, removiendo plántulas o individuos juveniles con el fin de reducir sus impactos sobre la diversidad vegetal y sus legados sobre las propiedades del suelo, evitando impactos a nivel ecosistémico (Dickie et al. 2014, Nuñez et al. 2017).

CONCLUSIONES

1.- La invasión de *P. contorta*, mediante su aumento en biomasa, genera cambios ambientales relacionados con la disponibilidad de recursos para las especies residentes, por lo que se acepta la hipótesis 1 de la presente tesis.

2.- La invasión de *P. contorta* genera gradientes de cambio ambiental a escala de sitio, dentro de los cuales se reducen significativamente parámetros comunitarios de riqueza y abundancia de especies y cambian los valores comunitarios e intraespecíficos de Altura de las plantas, Área foliar específica y contenido de clorofila foliar, lo que permite aceptar la hipótesis 2.

3.- Los cambios a nivel comunitario e intraespecífico de los atributos funcionales estudiados, permiten concluir que en sitios invadidos por *P. contorta*, las comunidades residentes están compuestas por las especies que toleran las nuevas condiciones, y presentan estrategias funcionales relacionadas con rápido crecimiento y mayores tasas de captación de recursos.

4.- La invasión de *P. contorta* en ambos sitios de estudio tiene impactos significativos sobre la estructura de las comunidades y atributos funcionales en términos de medias ponderadas comunitarias. En síntesis, la invasión de *P. contorta* genera impactos comunitarios promoviendo mayores valores de SLA, altas concentraciones de clorofila foliar y mayores valores de altura de las plantas. Estos impactos pueden generar mayor sensibilidad ante los cambios ambientales asociados a estrategias de manejo que remueven la biomasa invasora.

5.- Los impactos de la invasión de *P. contorta* sobre los atributos funcionales estudiados tienen potenciales efectos en propiedades ecosistémicas como el ciclaje de nutrientes, la productividad primaria y el uso de los recursos por parte de las plantas, sin embargo, es necesaria más investigación cuantitativa para explorar estos impactos y profundizar en su conocimiento.

BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly, D., C. Knight, S. Weiss, K. Barton, and K. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* **130**:449-457.
- Ackerly, D. D., and W. K. Cornwell. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* **10**:135-145.
- Akaike, H. 1998. A New Look at the Statistical Model Identification. Pages 215-222 in E. Parzen, K. Tanabe, and G. Kitagawa, editors. *Selected Papers of Hirotugu Akaike*. Springer New York, New York, NY.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, R. Douzet, S. Aubert, and S. Lavorel. 2010. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology* **24**:1192-1201.
- Barney, J. N., D. R. Tekiela, M. N. Barrios-García, R. D. Dimarco, R. A. Hufbauer, P. Leipzig-Scott, M. A. Nuñez, A. Pauchard, P. Pyšek, M. Vítková, and B. D. Maxwell. 2015. Global Invader Impact Network (GIIN): toward standardized evaluation of the ecological impacts of invasive plants. *Ecology and Evolution* **5**:2878-2889.
- Barney, J. N., D. R. Tekiela, E. S. J. Dollete, and B. J. Tomasek. 2013. What is the “real” impact of invasive plant species? *Frontiers in Ecology and the Environment* **11**:322-329.
- Becerra, P., and G. Cruz. 2000. Diversidad vegetal de la Reserva Nacional Malalcahuello, IX Región de Chile. *Bosque* **21**:21.
- Becerra, P., and L. Faúndez. 1999. Diversidad florística de la Reserva Nacional Malalcahuello, IX Región, Chile. *Chloris Chilensis* **2**.
- Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie-Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Viena, Austria.
- Bravo-Monasterio, P., A. Pauchard, and A. Fajardo. 2016. *Pinus contorta* invasion into treeless steppe reduces species richness and alters species traits of the local community. *Biological Invasions*:1-12.
- Casanoves, F., L. Pla, J. A. Di Rienzo, and S. Díaz. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* **2**:233-237.
- Castro-Díez, P., Á. Alonso Fernández, M. Gutiérrez López, P. de las Heras Puñal, S. Medina Villar, E. Pérez Corona, D. Trigo Aza, and B. Rodríguez Vázquez de Aldana. 2015. Integración de impactos ecológicos causados por plantas exóticas invasoras: propuesta metodológica.
- Castro-Díez, P., N. González-Muñoz, A. Alonso, A. Gallardo, and L. Poorter. 2009. Effects of exotic invasive trees on nitrogen cycling: a case study in Central Spain. *Biological Invasions* **11**:1973-1986.
- Castro-Díez, P., A. Pauchard, A. Traveset, and M. Vilà. 2016. Linking the impacts of plant invasion on community functional structure and ecosystem properties. *Journal of Vegetation Science*:n/a-n/a.
- Chabrierie, O., J. Loinard, S. Perrin, R. Saguez, and G. Decocq. 2010. Impact of *Prunus serotina* invasion on understory functional diversity in a European temperate forest. *Biological Invasions* **12**:1891-1907.
- Chapin, F. S., A. J. Bloom, C. B. Field, and R. H. Waring. 1987. Plant Responses to Multiple Environmental Factors. *BioScience* **37**:49-57.
- Cóbar-Carranza, A. J., R. A. García, A. Pauchard, and E. Peña. 2014. Effect of *Pinus contorta* invasion on forest fuel properties and its potential implications on the fire regime of *Araucaria araucana* and *Nothofagus antarctica* forests. *Biological Invasions* **16**:2273-2291.

- Cordlandwehr, V., R. L. Meredith, W. A. Ozinga, R. M. Bekker, J. M. van Groenendael, and J. P. Bakker. 2013. Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? *Journal of Ecology* **101**:662-670.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, #237, S. az, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. t. Steege, H. D. Morgan, M. G. A. v. d. Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Cuevas, Y. A., and S. M. Zalba. 2010. Recovery of Native Grasslands after Removing Invasive Pines. *Restoration Ecology* **18**:711-719.
- de Abreu, R. C. R., and G. Durigan. 2011. Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology & Diversity* **4**:269-278.
- Díaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:646-655.
- Díaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador, and M. R. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**:295-304.
- Díaz, S., S. Lavorel, F. S. Chapin, III, P. A. Tecco, D. E. Gurvich, and K. Grigulis. 2007a. Functional Diversity - at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. Page 10 *in* J. G. Canadell, D. Pataki, and L. Pitelka, editors. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World* Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Díaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quétier, K. Grigulis, and T. M. Robson. 2007b. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:20684-20689.
- Dickie, I. A., M. G. St John, G. W. Yeates, C. W. Morse, K. I. Bonner, K. Orwin, and D. A. Peltzer. 2014. Belowground legacies of *Pinus contorta* invasion and removal result in multiple mechanisms of invasional meltdown. *Aob Plants* **6**:plu056-plu056.
- Drenovsky, R. E., B. J. Grewell, C. M. D'Antonio, J. L. Funk, J. J. James, N. Molinari, I. M. Parker, and C. L. Richards. 2012. A functional trait perspective on plant invasion. *Annals of Botany* **110**:141-153.
- Dwyer, J. M., and D. C. Laughlin. 2017. Selection on trait combinations along environmental gradients. *Journal of Vegetation Science* **28**:672-673.
- Ehrenfeld, J. G. 2010. Ecosystem Consequences of Biological Invasions. Pages 59-80 *in* D. J. Futuyma, H. B. Shafer, and D. Simberloff, editors. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 41. Annual Reviews, Palo Alto.
- Eviner, V. T., K. Garbach, J. H. Baty, and S. A. Hoskinson. 2012. Measuring the Effects of Invasive Plants on Ecosystem Services: Challenges and Prospects. *Invasive Plant Science and Management* **5**:125-136.
- Filella, I., L. Serrano, J. Serra, and J. Penuelas. 1995. EVALUATING WHEAT NITROGEN STATUS WITH CANOPY REFLECTANCE INDEXES AND DISCRIMINANT-ANALYSIS. *Crop Science* **35**:1400-1405.
- Fontana, V., M. Kohler, G. Niedrist, M. Bahn, U. Tappeiner, and G. Frenck. 2017. Decomposing the land-use specific response of plant functional traits along environmental gradients. *Science of The Total Environment* **599**:750-759.
- Fox, J. 2017. *Using the R Commander: A Point-and-Click Interface for R*. Chapman and Hall/CRC Press.

- Franzese, J., J. Urrutia, R. A. García, K. Taylor, and A. Pauchard. 2017. Pine invasion impacts on plant diversity in Patagonia: invader size and invaded habitat matter. *Biological Invasions* **19**:1015-1027.
- Fuentes, N., A. Pauchard, P. Sánchez, J. Esquivel, and A. Marticorena. 2013. A new comprehensive database of alien plant species in Chile based on herbarium records. *Biological Invasions* **15**.
- Fyllas, N. M., L. P. Bentley, A. Shenkin, G. P. Asner, O. K. Atkin, S. Díaz, B. J. Enquist, W. Farfan-Rios, E. Gloor, R. Guerrieri, W. H. Huasco, Y. Ishida, R. E. Martin, P. Meir, O. Phillips, N. Salinas, M. Silman, L. K. Weerasinghe, J. Zaragoza-Castells, and Y. Malhi. 2017. Solar radiation and functional traits explain the decline of forest primary productivity along a tropical elevation gradient. *Ecology Letters*:n/a-n/a.
- Gajardo, R. 1995. *La vegetación natural de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M.-L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill, and J.-P. Toussaint. 2004. PLANT FUNCTIONAL MARKERS CAPTURE ECOSYSTEM PROPERTIES DURING SECONDARY SUCCESSION. *Ecology* **85**:2630-2637.
- Gaudet, C. L., and P. A. Keddy. 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* **334**:242-243.
- Grime, J. P., K. Thompson, R. Hunt, J. G. Hodgson, J. H. C. Cornelissen, I. H. Rorison, G. A. F. Hendry, T. W. Ashenden, A. P. Askew, S. R. Band, R. E. Booth, C. C. Bossard, B. D. Campbell, J. E. L. Cooper, A. W. Davison, P. L. Gupta, W. Hall, D. W. Hand, M. A. Hannah, S. H. Hillier, D. J. Hodgkinson, A. Jalili, Z. Liu, J. M. L. Mackey, N. Matthews, M. A. Mowforth, A. M. Neal, R. J. Reader, K. Reiling, W. RossFraser, R. E. Spencer, F. Sutton, D. E. Tasker, P. C. Thorpe, and J. Whitehouse. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* **79**:259-281.
- Grotkopp, E., M. Rejmanek, and T. L. Rost. 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: Seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* **159**:396-419.
- Gundale, M. J., A. Pauchard, B. Langdon, D. A. Peltzer, B. D. Maxwell, and M. A. Nunez. 2014. Can model species be used to advance the field of invasion ecology? *Biological Invasions* **16**:591-607.
- Hobbie, S. E., and F. S. Chapin. 1998. THE RESPONSE OF TUNDRA PLANT BIOMASS, ABOVEGROUND PRODUCTION, NITROGEN, AND CO₂ FLUX TO EXPERIMENTAL WARMING. *Ecology* **79**:1526-1544.
- Holdredge, C., and M. D. Bertness. 2011. Litter legacy increases the competitive advantage of invasive *Phragmites australis* in New England wetlands. *Biological Invasions* **13**:423-433.
- Holmes, P. M., and R. M. Cowling. 1997. The effects of invasion by *Acacia saligna* on the guild structure and regeneration capabilities of South African fynbos shrublands. *Journal of Applied Ecology* **34**:317-332.
- Howell, C. J., and K. G. McAlpine. 2016. Native plant species richness in non-native *Pinus contorta* forest. *New Zealand Journal of Ecology* **40**.
- Hulme, P. E., P. Pysek, V. Jarosik, J. Pergl, U. Schaffner, and M. Vila. 2013. Bias and error in understanding plant invasion impacts. *Trends in Ecology & Evolution* **28**:212-218.
- Jaksic, F., and S. Castro. 2014. *Invasiones biológicas en Chile Causas globales e impactos locales*. 1 edition. Ediciones UC, Santiago de Chile.
- Jeschke, J. M., S. Bacher, T. M. Blackburn, J. T. A. Dick, F. Essl, T. Evans, M. Gaertner, P. E. Hulme, I. Kuehn, A. Mrugala, J. Pergl, P. Pysek, W. Rabitsch, A. Ricciardi, D. M. Richardson, A. Sendek, M. Vila, M. Winter, and S. Kumschick. 2014. Defining the Impact of Non-Native Species. *Conservation Biology* **28**:1188-1194.
- Kattge, J., S. Diaz, S. Lavorel, C. Prentice, P. Leadley, G. Boenisch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. van

- Bodegom, M. Reichstein, B. J. Enquist, N. A. Soudzilovskaia, D. D. Ackerly, M. Anand, O. Atkin, M. Bahn, T. R. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. C. Blanco, B. Blonder, W. J. Bond, R. Bradstock, D. E. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Q. Chambers, F. S. Chapin, III, J. Chave, D. Coomes, W. K. Cornwell, J. M. Craine, B. H. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. F. Fagan, J. Fang, F. Fernandez-Mendez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. T. Freschet, N. M. Fyllas, R. V. Gallagher, W. A. Green, A. G. Gutierrez, T. Hickler, S. I. Higgins, J. G. Hodgson, A. Jalili, S. Jansen, C. A. Joly, A. J. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer, S. Klotz, J. M. H. Knops, K. Kramer, I. Kuehn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. D. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lenz, S. L. Lewis, J. Lloyd, J. Llusia, F. Louault, S. Ma, M. D. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. E. Medlyn, J. Messier, A. T. Moles, S. C. Mueller, K. Nadrowski, S. Naeem, U. Niinemets, S. Noellert, A. Nueske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. G. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordonez, G. Overbeck, W. A. Ozinga, S. Patino, S. Paula, J. G. Pausas, J. Penuelas, O. L. Phillips, V. Pillar, H. Poorter, L. Poorter, P. Poschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Rammig, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. Salgado-Negre, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J. F. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. J. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. E. Zanne, and C. Wirth. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17**:2905-2935.
- Lambers, H., and H. Poorter. 1992. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research* **23**:187-261.
- Langdon, B., A. Pauchard, and M. Aguayo. 2010. *Pinus contorta* invasion in the Chilean Patagonia: local patterns in a global context. *Biological Invasions* **12**:3961-3971.
- Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545-556.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N. S. G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quétier, A. Thébault, and A. Bonis. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* **22**:134-147.
- Ledgard, N. 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand. *Forest Ecology and Management* **141**:43-57.
- Leege, L. M., and P. G. Murphy. 2001. Ecological effects of the non-native *Pinus nigra* on sand dune communities. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* **79**:429-437.
- Lefcheck, J. S., J. E. K. Byrnes, F. Isbell, L. Gamfeldt, J. N. Griffin, N. Eisenhauer, M. J. S. Hensel, A. Hector, B. J. Cardinale, and J. E. Duffy. 2015. Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. **6**:6936.
- Lepš, J., F. de Bello, P. Šmilauer, and J. Doležal. 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* **34**:856-863.
- Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis, and S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **270**:775-781.
- Löewe, V., and P. Murillo. 2001. Estudio de ensayos de introducción de especies. *in* I. Forestal, editor. Infor, Santiago, Chile.
- Lotan, J. E., and W. B. Critchfield. 1990. *Pinus contorta* Dougl. ex Loud., USDA, Washington, D.C.
- Luebert, F., and P. Pliscoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.

- Mark, A. F., and K. J. M. Dickinson. 2008. Maximizing water yield with indigenous non-forest vegetation: a New Zealand perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* **6**:25-34.
- Mason, T. J., and K. French. 2008. Impacts of a woody invader vary in different vegetation communities. *Diversity and Distributions* **14**:829-838.
- Mason, T. J., K. French, and W. M. Lonsdale. 2009. Do graminoid and woody invaders have different effects on native plant functional groups? *Journal of Applied Ecology* **46**:426-433.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:178-185.
- Menge, B. A., and J. P. Sutherland. 1987. Community Regulation: Variation in Disturbance, Competition, and Predation in Relation to Environmental Stress and Recruitment. *The American Naturalist* **130**:730-757.
- Moles, A. T., D. I. Warton, L. Warman, N. G. Swenson, S. W. Laffan, A. E. Zanne, A. Pitman, F. A. Hemmings, and M. R. Leishman. 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* **97**:923-932.
- Moran, J. A., A. K. Mitchell, G. Goodmanson, and K. A. Stockburger. 2000. Differentiation among effects of nitrogen fertilization treatments on conifer seedlings by foliar reflectance: a comparison of methods. *Tree Physiology* **20**:1113-1120.
- Niinemets, Ü. 2016. Leaf age dependent changes in within-canopy variation in leaf functional traits: a meta-analysis. *Journal of Plant Research* **129**:313-338.
- Nilsson, C., O. Engelmark, J. Cory, A. Forsslund, and E. Carlborg. 2008. Differences in litter cover and understorey flora between stands of introduced lodgepole pine and native Scots pine in Sweden. *Forest Ecology and Management* **255**:1900-1905.
- Núñez, M. A., M. C. Chiuffo, A. Torres, T. Paul, R. D. Dimarco, P. Raal, N. Policelli, J. Moyano, R. A. García, B. W. van Wilgen, A. Pauchard, and D. M. Richardson. 2017. Ecology and management of invasive Pinaceae around the world: progress and challenges. *Biological Invasions*.
- Pauchard, A., A. Escudero, R. A. García, M. de la Cruz, B. Langdon, L. A. Cavieres, and J. Esquivel. 2016. Pine invasions in treeless environments: dispersal overruns microsite heterogeneity. *Ecology and Evolution* **6**:447-459.
- Pauchard, A., B. Langdon, A. Jimenez, L. Cavieres, E. Peña, and M. A. Nuñez. 2014. PINÁCEAS INVASORAS EN EL SUR DE SUDAMÉRICA patrones, mecanismos e impactos potenciales. Pages 283-308 in F. Jaksic and S. Castro, editors. *Invasiones biológicas en Chile*. Ediciones UC.
- Pauchard, A., and K. Shea. 2006. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biological Invasions* **8**:399-413.
- Peña, E., M. Hidalgo, B. Langdon, and 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.
- Penuelas, J., and I. Filella. 1998. Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends in Plant Science* **3**:151-156.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurrich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**:167-234.

- Pescador, D. S., F. de Bello, F. Valladares, and A. Escudero. 2015. Plant Trait Variation along an Altitudinal Gradient in Mediterranean High Mountain Grasslands: Controlling the Species Turnover Effect. *Plos One* **10**:e0118876.
- Pysek, P., V. Jarosik, P. E. Hulme, J. Pergl, M. Hejda, U. Schaffner, and M. Vila. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology* **18**:1725-1737.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing <http://www.r-project.org/>. R Foundation for Statistical Computing.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, and M. B. Walters. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* **12**:948-958.
- Reich, P. B., J. Oleksyn, J. Modrzynski, P. Mrozinski, S. E. Hobbie, D. M. Eissenstat, J. Chorover, O. A. Chadwick, C. M. Hale, and M. G. Tjoelker. 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* **8**:811-818.
- Reich, P. B., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**:13730-13734.
- Richardson, A. D., D. S.P., and G. P. Berlyn. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist* **153**:185-194.
- Richardson, D. M., C. Hui, M. A. Nunez, and A. Pauchard. 2014. Tree invasions: patterns, processes, challenges and opportunities. *Biological Invasions* **16**:473-481.
- Richardson, D. M., and M. Rejmánek. 2004. Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions* **10**:321-331.
- Richardson, D. M., and M. Rejmánek. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Diversity and Distributions* **17**:788-809.
- Richardson, D. M., P. A. Williams, and R. J. Hobbs. 1994. PINE INVASIONS IN THE SOUTHERN-HEMISPHERE - DETERMINANTS OF SPREAD AND INVADABILITY. *Journal of Biogeography* **21**:511-527.
- Rodríguez, G., and R. Rodríguez. 1981. Las especies de Pinaceae cultivadas en Chile. *Bosque* **4**:18.
- Rolon, A. S., O. Rocha, and L. Maltchik. 2011. Does pine occurrence influence the macrophyte assemblage in Southern Brazil ponds? *Hydrobiologia* **675**:157-165.
- Sala, O. E., F. Stuart Chapin, III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. n. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* **287**:1770-1774.
- Saldaña, A. 2013. Relación entre riqueza de especies y diversidad funcional de atributos foliares en dos ensambles de especies siempreverdes de un bosque templado lluvioso. *Gayana. Botánica* **70**:177-187.
- Sandquist, D. R., and S. Cordell. 2007. Functional diversity of carbon-gain, water-use, and leaf-allocation traits in trees of a threatened lowland dry forest in Hawaii. *American Journal of Botany* **94**:1459-1469.
- Scheepens, J. F., E. S. Frei, and J. Stöcklin. 2010. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. *Oecologia* **164**:141-150.
- Scheu, R., M. Ahumada, J. Cerda, F. Silva, and P. Cruces. 2008. Guías de condición para los pastizales de la ecorregión esteparia fría de Aysén. Proyecto FNDR - SAG XI Región de Aysén: Levantamiento para el ordenamiento de los Ecosistemas de Aysén. Page 94 in S. A. y. G. (SAG), editor.

- Simberloff, D., J.-L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. Garcia-Berthou, M. Pascal, P. Pysek, R. Sousa, E. Tabacchi, and M. Vila. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* **28**:58-66.
- Simberloff, D., M. A. Nunez, N. J. Ledgard, A. Pauchard, D. M. Richardson, M. Sarasola, B. W. Van Wilgen, S. M. Zalba, R. D. Zenni, R. Bustamante, E. Pena, and S. R. Ziller. 2010. Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology* **35**:489-504.
- Simberloff, D., and J. R. S. Vitule. 2014. A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos* **123**:408-413.
- Stricker, K. B., D. Hagan, and S. L. Flory. 2015. Improving methods to evaluate the impacts of plant invasions: lessons from 40 years of research. *Aob Plants* **7**.
- Suding, K. N., S. Lavorel, F. S. Chapin, III, J. H. C. Cornelissen, S. Diaz, E. Garnier, D. Goldberg, D. U. Hooper, S. T. Jackson, and M.-L. Navas. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* **14**:1125-1140.
- Taylor, K. T., B. D. Maxwell, A. Pauchard, M. A. Nuñez, D. A. Peltzer, A. Terwei, and L. J. Rew. 2016a. Drivers of plant invasion vary globally: evidence from pine invasions within six ecoregions. *Global Ecology and Biogeography* **25**:96-106.
- Taylor, K. T., B. D. Maxwell, A. Pauchard, M. A. Nunez, and L. J. Rew. 2016b. Native versus non-native invasions: similarities and differences in the biodiversity impacts of *Pinus contorta* in introduced and native ranges. *Diversity and Distributions* **22**:578-588.
- Terwei, A., S. Zerbe, I. Mölder, P. Annighöfer, H. Kawaletz, and C. Ammer. 2016. Response of floodplain understorey species to environmental gradients and tree invasion: a functional trait perspective. *Biological Invasions* **18**:2951-2973.
- Thomsen, M. S., T. Wernberg, P. M. South, and D. R. Schiel. 2016. To include or not to include (the invader in community analyses)? That is the question. *Biological Invasions* **18**:1515-1521.
- Urrutia, J., A. Pauchard, and R. A. Garcia. 2013. 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. *Gayana Botanica* **70**:92-100.
- van Kleunen, M., W. Dawson, F. Essl, J. Pergl, M. Winter, E. Weber, H. Kreft, P. Weigelt, J. Kartesz, M. Nishino, L. A. Antonova, J. F. Barcelona, F. J. Cabezas, D. Cardenas, J. Cardenas-Toro, N. Castano, E. Chacon, C. Chatelain, A. L. Ebel, E. Figueiredo, N. Fuentes, Q. J. Groom, L. Henderson, Inderjit, A. Kupriyanov, S. Masciadri, J. Meerman, O. Morozova, D. Moser, D. L. Nickrent, A. Patzelt, P. B. Pelsler, M. P. Baptiste, M. Poopath, M. Schulze, H. Seebens, W.-s. Shu, J. Thomas, M. Velayos, J. J. Wieringa, and P. Pysek. 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* **525**:100-+.
- Vilà, M., J. L. Espinar, M. Hejda, P. E. Hulme, V. Jarosik, J. L. Maron, J. Pergl, U. Schaffner, Y. Sun, and P. Pysek. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* **14**:702-708.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **27**:244-252.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Wardle, P. 1985. New Zealand timberlines. 3. A synthesis. *New Zealand Journal of Botany* **23**:263-271.
- Warren, I. I. R. J., and J. K. Lake. 2013. Trait plasticity, not values, best corresponds with woodland plant success in novel and manipulated habitats. *Journal of Plant Ecology* **6**:201-210.

- Westoby, M. 1998. a leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**.
- Wickham, H. 2009. *ggplot2. Elegant Graphics for Data Analysis*. 1 edition. Springer-Verlag, New York.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**:821-827.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone, and M. J. Belgrano. 2008. *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*.

