UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA

MAGÍSTER EN ÁREAS SILVESTRES Y CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA

EVALUACIÓN DE LA DINÁMICA DE INVASIÓN DE *Aristotelia chilensis* (ELAEOCARPACEAE) Y *Rubus ulmifolius* (ROSACEAE) EN CLAROS DE DOSEL EN UN BOSQUE DE LA ISLA ROBINSON CRUSOE, ARCHIPIÉLAGO DE JUAN FERNÁNDEZ, CHILE

Tesis para optar al grado de Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

GISELLA SLAVIA ARELLANO CATALDO

Licenciada en Ciencias de los Recursos Naturales Renovables

SANTIAGO - CHILE

2012

Tesis para optar al grado de Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

Profesora Guía

Nombre: Cecilia Smith-Ramírez

Nota: 7,0

Firma:

Profesor consejero

Nombre: Horacio Bown Intveen

Nota: 7,0

Firma:

Profesor consejero

Nombre: Álvaro Promis Baeza

Nota: 6,7

Firma:

Agradecimientos

En primer lugar, quisiera agradecer profundamente el apoyo incondicional y el inmenso cariño de mis padres, Marcelo y Olinda, pilares fundamentales de mi formación profesional y humana. También agradezco a mi querida hermana Lisett, por su apoyo, cariño y amistad en todo momento, quien me apoyo en las mediciones de campo y estuvo a mi lado en momentos difíciles durante mi estadía en la isla. También agradezco a Andrés por su amor y compañía incondicional y a los grandes amigos que me regalo la vida universitaria.

Agradezco inmensamente la oportunidad dada por mi tutora, Cecilia Smith-Ramírez, al permitirme desarrollar esta investigación y por brindarme la oportunidad de conocer la maravillosa biodiversidad existente en la isla Robinson Crusoe. Estoy muy agradecida del gran apoyo y las múltiples enseñanzas obtenidas de Ceci durante todo el proceso de desarrollo de mi tesis, de la confianza que depositó en mi y sobretodo de la amistad que logramos forjar en este año de arduo trabajo y de gratos momentos de dispersión.

Quisiera agradecer a los funcionarios de CONAF del Parque Nacional Archipiélago de Juan Fernández, al administrador Iván Leiva y a todos los guarda parques por la grata acogida, por todo el apoyo otorgado en las excursiones de campo y por tantas conversaciones y recomendaciones de gran utilidad para los terrenos que desarrollé en la isla Robinson Crusoe.

Agradezco al fondo UNESCO y al IEB (Instituto de Ecología y Biodiversidad) por el apoyo financiero para el desarrollo de esta investigación y la confianza dada para llevar a cabo su desarrollo.

Agradezco profundamente al profesor Rodolfo Gajardo (QEPD), por haberme brindado su amistad, por tantas enseñanzas transmitidas en las gratas conversaciones que alcanzamos a compartir, por haber sido una de las más importantes fuentes de inspiración y motivación en mi vida profesional, y por transmitirme la inquietud por conocer y apreciar la naturaleza y no dejar nunca de extrañarse y de maravillarse de tanta belleza que nos rodea.

Quisiera dedicar este trabajo en memoria
del "Puntito" y de Rodolfo Gajardo Michell

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS 1

LISTA DE TABLAS 2

SÍMBOLOS 3

RESUMEN 4

SUMMARY 6

INTRODUCCIÓN 7

HIPÓTESIS 12

OBJETIVOS 13
- Objetivo general 13
- Objetivos específicos 13

MATERIALES Y MÉTODOS 14
- Área de estudio 14
  - Vegetación boscosa en el sector de PEY 15
  - Condiciones de sitio 15
- Toma de datos 16
  - Identificación y selección de los claros de dosel 16
  - Medición de variables topográficas y estructurales de los claros de dosel 17
  - Registros biológicos en el transecto claro – borde – bosque 19
  - Registros biológicos en los micrositios del árbol generador del claro 20
- Análisis estadístico de los datos 21

RESULTADOS 24
- Caracterización de los claros 24
- Preferencias de establecimiento de las especies en un gradiente claro-borde-bosque 26

Preferencias de establecimiento de las especies en los micrositios del árbol generador del claro 32
Efectos de las variables predictoras en la densidad de las especies al interior de los claros y de los micrositios del árbol generador del claro 35

DISCUSIÓN 38

CONCLUSIÓN 47

BIBLIOGRAFÍA 49

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Área de estudio en el bosque de Plazoleta el Yunque (PEY), ubicado en las faldas del cerro El Yunque en la isla Robinson Crusoe, Archipiélago de Juan Fernández. En amarillo se señala la ubicación geográfica de los claros de dosel evaluados (N=37).

Figura 2: Metodología de transectos realizada en un gradiente claro – borde – bosque en el bosque de PEY.

Figura 3: Ubicación de las parcelas de 1 m^2 en los micrositios, tronco, montículo y plató, del árbol desraizado generador del claro.

Figura 4: Histograma de las frecuencias de los tamaños de los claros de dosel en el bosque de PEY. En el eje horizontal se muestran los limites superiores de las clases de tamaño de los claros, cada 50 m^2. Las flechas indican el área media de los claros para: a) un bosque templado en las islas Azores, Portugal (N=30) (Elias y Dias 2009), b) el bosque de la isla Robinson Crusoe, Chile (este estudio), c) un bosque neotropical en la isla Barro Colorado, Panamá (N=32) (Brokaw 1982) y d) un bosque montano en la isla de Chiloé, Chile (N=36) (Armesto y Fuentes 1988).

Figura 5: Densidades medias (número de individuos en 100 m^2 ± Error estándar (ES)) de: a) plántulas y b) juveniles, de acuerdo al tipo de especie, endémica o invasora y al sitio de establecimiento en el gradiente claro-borde-bosque.

Figura 6: Densidades medias (número de individuos en 100 m^2 ± Error estándar (ES)) de: a) plántulas y b) juveniles de *Aristotelia chilensis* y *Rubus ulmifolius* de acuerdo a sus preferencias de establecimiento en los sitios del gradiente claro-borde-bosque.

Figura 7: Densidades medias (número de individuos en 1 m^2) de plántulas de las especies invasoras, *Aristotelia chilensis* y *Rubus ulmifolius,* y de las especies endémicas (*M. fernandeziana, F. mayu* y *D. confertifolia,* en conjunto) de acuerdo al micrositio de establecimiento en el árbol generador del claro.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1: Modelos propuestos para explicar las densidades relativas de las especies (*Y*) al interior de los claros de dosel (modelo 1) y al interior de los micrositios del árbol generador del claro (modelo 2). Las variables predictoras evaluadas son: altitud (ALT); pendiente (PEN); tamaño del claro (TAM); profundidad de hojarasca (HOJ); distancia desde una fuente invasora de propágulos (DFP); diámetro a la altura de pecho del árbol generador del claro (DAP) y estado de descomposición del árbol generador del claro (ED). Para el modelo 1 se evaluó el efecto sobre las densidades de cada especie endémica e invasora, mientras que para el modelo 2 se evaluó el efecto sobre las densidades según el tipo de especie, agrupadas en endémicas o invasoras.

Tabla 2: Origen y mecanismo de formación de los claros de dosel estudiados en el bosque de PEY.

Tabla 3: Variables descriptoras de los claros en el bosque de PEY.

Tabla 4: Comparación de las densidades medias de las especies (número de individuos en 100 m^2 ± Error estándar (ES)) de acuerdo a la clase demográfica y sitio de establecimiento en el gradiente claro-borde-bosque (N=37). Distintas letras entre los tres sitios del gradiente indican diferencias con significancia estadística (*Kruskal-Wallis y Prueba de Dunn; P* < 0.05).

Tabla 5: Comparación de las densidades medias de las especies (número de individuos en 1 m^2 ± Error estándar (ES)) de acuerdo a la clase demográfica y al micrositio de establecimiento en el árbol generador del claro, tronco, montículo y plató (N=23). Distintas letras entre los tres micrositios indican diferencias con significancia estadística (*Kruskal-Wallis y Prueba de Dunn; P* < 0.05).

Tabla 6: Valor del ajuste de los modelos de regresión binomial negativa de: 1) la densidad relativa de las especies al interior de claros y, 2) la densidad relativa de las especies al interior de los micrositios del árbol generador del claro. Se muestran los términos significativos (*Pr* < 0.05) con el estadístico z de bondad de ajuste para las variables predictoras, el valor del criterio de información de Akaike (AIC) y la variabilidad explicada por los modelos seleccionados (D^2).

SÍMBOLOS

AJF: Archipiélago de Juan Fernández

IRC: Isla Robinson Crusoe

PEY: Plazoleta el Yunque

Ach: *Aristotelia chilensis*

Rul: *Rubus ulmifolius*

Mfe: *Myrceugenia fernandeziana*

Fma: *Fagara mayu*

Dco: *Drimys confertifolia*

Bex: *Boehmeria excelsa*

Rve: *Rhaphithamnus venustus*.

AIC: Índice de información de Akaike

ALT: Altitud

PEN: Pendiente

TAM: Tamaño de los claros

HOJ: Profundidad de hojarasca

DFP: Distancia a una fuente invasora de propágulos

DAP: Diámetro de altura al pecho del árbol generador del claro

ED: Estado de descomposición del árbol generador del claro

RESUMEN

La identificación de los mecanismos que promueven una invasión biológica es crucial para el entendimiento del proceso invasivo y el diseño de medidas preventivas y de manejo. En esta investigación se evaluó como las perturbaciones naturales a micro y pequeña escala en el dosel de un bosque de la isla Robinson Crusoe afectan el éxito de establecimiento de los arbustos exóticos *Aristotelia chilensis* y *Rubus ulmifolius*. Se estudió en un gradiente claro-borde-bosque y en los micrositios del árbol generador del claro (tronco, montículo y plató) la distribución y las preferencias de establecimiento de las especies endémicas e invasoras. También se evaluó el efecto que ejercen variables topográficas y estructurales de los claros (altitud, pendiente, tamaño, profundidad de hojarasca, distancia a una fuente invasora de propágulos, DAP y estado de descomposición del árbol generador del claro), sobre el establecimiento de las especies endémicas e invasoras. Los resultados obtenidos muestran que la capacidad de colonización de las especies invasoras está fuertemente influenciada por los atributos descriptores de los claros, situación evidenciada a través de una predominancia en la regeneración de las especies invasoras al interior y en los bordes de los claros, y también al interior de los tres micrositios de regeneración evaluados, especialmente en montículo y plató. Esto indica que el proceso de invasión es promovido a través de la generación de perturbaciones naturales a micro y pequeña escala. En condiciones bajo dosel también se registraron altas densidades de regeneración de las especies invasoras, aunque éstas no lograron prosperar a estados de desarrollo superiores, permaneciendo en un estado suprimido. Las especies invasoras generaron un efecto negativo sobre las especies endémicas, mientras que se detectó una relación positiva y significativa entre ambas especies invasoras. El tamaño de los claros fue la variable más significativa en la explicación del éxito de establecimiento de las especies invasoras ($Z = 2,02$; $P = 0,001$). Otras variables que presentaron efectos significativos sobre el establecimiento de ambas especies invasoras en los claros fueron pendiente ($Z = 3,0$; $P = 0,003$), altitud ($Z = 2,85$; $P = 0,024$) y la profundidad de hojarasca ($Z = 2,99$; $P = 0,005$). En los micrositios las densidades de las especies invasoras estuvieron influenciadas en forma significativa por la distancia a una fuente invasora de propágulos ($Z = 2,85$; $P = 0,004$), por el DAP ($Z = 5,31$; $P = 0,0002$) y por el estado de descomposición ($Z = 3,06$; $P = 0,002$) del árbol generador del claro. En estos micrositios no se detectaron efectos significativos de las variables evaluadas sobre las densidades de las especies endémicas, ni tampoco al interior de los claros. Se recomiendan lineamientos de manejo relacionados a una priorización de los sitios, en función a las condiciones ambientales evaluadas, en donde debería

enfocarse la aplicación de medidas de control de las especies invasoras. Este es el primer estudio que evalúa en forma conjunta el éxito de establecimiento de especies invasoras bajo un régimen de perturbación natural a micro y pequeña escala dentro de un bosque. También corresponde a la primera evaluación respecto al comportamiento de *Aristotelia chilensis* como una especie invasora al interior de un bosque.

Palabras clave: invasión de plantas, claros de bosque, perturbaciones naturales, micrositios, *Aristotelia chilensis*, *Rubus ulmifolius*, Isla Robinson Crusoe.

SUMMARY

To identifying the mechanisms that facilitate invasion is crucial for understanding the invasion processes and to design preventative and management measures. In this study was evaluated how micro and small-scale canopy disturbances in one forest of Robinson Crusoe island, Chile, affect invasion establishment success of alien shrubs: *Aristotelia chilensis* and *Rubus ulmifolius*. We studied a gap-forest gradient and three specific regeneration microsites in the gap-maker tree (stem, mound and pit) as recruitment sites for endemic and invasive species. We also evaluated the effects of gaps' topographic and structural variables, altitude, slope, gap size, litter depth, distance from propagule invasion source, and dbh and decomposition state of the uprooting tree, for both invasive and endemic species' establishment. Our results proved that colonization capacity of invasive species is strongly influenced by the prevailing gap attributes, showed by a predominance of invasive species' regeneration within gaps and gaps edges, and into the three gap-maker tree regeneration microsites. This indicates that the invasion process is promoted through the generation of natural disturbances at micro and small scales. Sites below the canopy also had higher regeneration densities of invasive plants, although they remained in suppressed state. Gap size was the most significant variable (Z = 2,02; P = 0,001) explaining invasive species' establishment success, but also determining the invasion density within microsites. Slope (Z = 3,0; P = 0,003), altitude (Z = 2,85; P = 0,024) and litter depth (Z = 2,99; P = 0,005) also generated significant effects on both invasion species establishment within gaps. Regardless to the gap-maker tree microsites, invasive species densities were significantly and negatively affected by the distance to a propagule source (Z = 2,85; P = 0,004), and by the dbh (Z = 5,31; P = 0,0002) and the decomposition state (Z = 3,06; P = 0,002) of the gap-maker tree. For endemic species, it was difficult to recognize significant variables related to density. Management guidelines are recommended related to prioritization of sites and environmental conditions in which the application of measures to control invasive species should focus. This is the first study that jointly evaluates the invasion establishment success at micro and small-scale disturbances and is also the first evaluation above *Aristotelia chilensis* behavior as an invasive species into a forest.

Key words: plant invasions, canopy gaps, natural disturbances, microsites, *Aristotelia chilensis*, *Rubus ulmifolius*, Robinson Crusoe Island.

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas pueden ser definidas como un fenómeno en el cual las especies expanden sus rangos de distribución, ocupando regiones en donde previamente no se encontraban (Kolar y Logde, 2001). En la actualidad, la invasión de hábitats por especies exóticas es reconocida como uno de los más importantes motores del cambio biótico global (Mooney y Hobbs, 2000; Davis, 2003; Joshi *et al*., 2004), la segunda mayor amenaza para el funcionamiento ecosistémico (Sala *et al*., 2000) y uno de los más grandes desafíos en temáticas de conservación biológica.

Se ha establecido que la principal consecuencia de la transgresión de barreras geográficas por biotas foráneas es la pérdida de biodiversidad (Leung *et al*., 2004; Von Holle y Simberloff, 2005; Lockwood *et al*., 2005), asociada a cambios ambientales considerables debido a la alteración en la composición y funcionamiento de los ecosistemas receptores. La invasión de plantas desencadena la modificación florística del entorno receptor; lo que resulta en una disminución de la singularidad composicional y un incremento en la homogenización de la biota original (Gaston *et al.,* 2003; Castro y Jaksic, 2008) producto de los progresivos desplazamientos y reemplazos que sufre la vegetación nativa.

Las invasiones biológicas son de particular preocupación en ecosistemas insulares (Fritts y Rodda, 1998; Bergstrom y Chown, 1999; Sax *et al*., 2002; Denslow, 2003; Kueffer *et al*., 2010). Las islas son ambientes espacialmente restringidos (Davis, 2003) y representan áreas biogeográficas de gran singularidad biológica por albergar biotas que han evolucionado en forma aislada (Greimler *et al*., 2002; Cuevas *et al.,* 2004). Por esto, han sido señaladas como zonas que presentan mayor vulnerabilidad a padecer invasiones biológicas (Denslow, 2003; Pyšek y Richardson, 2006). Esto se ha evidenciado mediante el progresivo reemplazo que ha sufrido la biota nativa de islas a nivel mundial, producto de la introducción de especies exóticas (Knapp y Canham, 2000; Gaston *et al.,* 2003; Daehler *et al.,* 2004; Castro *et al*., 2007; Baret *et al.,* 2008; Castro y Jaksic, 2008; Kueffer *et al*., 2010).

Uno de los grandes desafíos de la biología de invasiones es dilucidar los mecanismos que permiten a las especies exóticas tornarse invasivas en un determinado lugar (Kolar y Lodge, 2001). En cada lugar el proceso invasivo está regulado por los atributos biológicos de las especies invasoras y las condiciones ambientales del ecosistema receptor (Hobbs y Humphries,

1995; King y Grace, 2000). Entre los rasgos vegetacionales que caracterizan la capacidad invasiva de una especie se encuentran atributos de persistencia, reproducción y dispersión (Rejmánek, 2000), asociados a rápidos períodos reproductivos y altas tasas de crecimiento demográfico, pronunciada plasticidad fenotípica y presencia de agentes dispersores bióticos y abióticos (Kolar y Lodge, 2001; Cuevas *et al*., 2004). Respecto a las condiciones ambientales que influencian favorablemente a la invasibilidad de un ecosistema han sido propuestas variables descriptoras del régimen climático (especialmente luz, temperatura, humedad y precipitación) que condicionan los niveles de estrés ambiental, disponibilidad de nichos de regeneración (Busing y White, 1997) y el régimen de perturbaciones (Hobbs, 1991; Hobbs y Huenneke, 1992; Davis *et al*., 2005, Baret *et al*., 2008).

Los regímenes de perturbación natural son una propiedad fundamental de todos los bosques (Hubbell y Foster, 1986; Kellner *et al.,* 2009), jugando un rol crucial en la determinación de la composición y estructura de las comunidades (White, 1979) debido a que promueven cambios considerables en la distribución y disponibilidad de los recursos en el ambiente (Pickett y White, 1985). Las perturbaciones de bosques son generadas por factores alogénicos (como el régimen de vientos) y/o por factores autogénicos (como la edad de los árboles). A escala local, la perturbación natural más común que ocurre en un bosque es la creación de claros (Yamamoto, 2000), correspondiente a aperturas del dosel asociadas con un área de suelo sin cobertura arbórea y con directa incidencia de luz solar (Yamamoto, 1992). El origen de los claros puede ser endógeno (asociado con la caída de árboles) o exógeno (relacionado al desmoronamiento de laderas), siendo el primero de éstos el mecanismo de apertura que predomina en bosques templados y tropicales de tierras bajas (Hubbell y Foster, 1986; Sanford *et al.,* 1986).

El estudio de los claros conforma un paradigma clásico en las evaluaciones de las dinámicas boscosas (Whitmore, 1989). La captura de espacio en el dosel depende de la apropiación de recursos que queden disponibles a partir de la ocurrencia de claros (Brokaw, 1985; Lawton y Putz, 1988). El espacio y los recursos que son liberados permiten la germinación, el establecimiento, reclutamiento y desarrollo de las especies arbóreas (Brokaw y Busing, 2000; Kenderes *et al.,* 2008), además promueven la renovación del bosque a través de las dinámicas de regeneración natural (Dalling y Hubbell, 2002; Numata *et al.,* 2006). La dinámica de claros posibilita que los bosques primarios mantengan una combinación estable de especies y edades en el tiempo (Gutiérrez *et al*., 2004; Elias y Dias, 2009).

Entre los mecanismos de formación endógena de los claros, la caída de árboles de dosel, producida por un desraizamiento, promueve una reorganización del suelo que da como resultado la creación de las microtopografías, tronco, montículo y plató (Carlton y Bazzaz, 1998; Christie y Armesto, 2003). En general, las aperturas de dosel generan un gradiente de recursos para la germinación, establecimiento, reclutamiento y crecimiento de las especies, desde el dosel cerrado, pasando por sus bordes hasta el interior de los claros (Denslow, 1987).

Al generarse un claro se crean nuevos nichos de regeneración que posibilitan la coexistencia de especies con diferentes estrategias de historia de vida (Busing y White, 1997). Los nuevos nichos de regeneración se estudian bajo la hipótesis de particionamiento de claros (Ricklefs, 1977; Denslow, 1980; Davis *et al*., 2000). En esta hipótesis se plantea que el principal mecanismo que promueve la diversidad de especies al interior de un bosque son los diferentes nichos generados en un claro (Denslow, 1995; Beckage y Clark, 2003).

A través de este mecanismo, que permite la co-existencia de especies con distintos atributos biológicos, es también posible que se vea facilitado el comienzo de un proceso de invasión de plantas (Asner *et al*., 2008; Pauchard *et al*., 2008). Las perturbaciones, al remover a las especies competitivamente dominantes e incrementar la tasa de establecimiento de nuevos individuos (White y Jentsch, 2001), permiten que especies invasoras, especialmente aquellas intolerantes a la sombra, se establezcan y desplacen a las especies nativas. Como resultado se genera una competencia directa por los recursos y el espacio asociado a estos nuevos nichos de regeneración (Busing y White, 1997), en donde las especies invasoras colonizan primero al ser competidoras más efectivas producto de sus rasgos biológicos (Tilman, 1994; Suding y Goldberg, 2001; Davis, 2003).

Las especies invasoras raramente son encontradas en bosques no perturbados debido a que la gran mayoría carece de los atributos biológicos necesarios para invadir ecosistemas boscosos, particularmente de niveles adecuados de tolerancia a la sombra (Schnitzer y Carson, 2001). Sin embargo, al existir un mínimo grado de perturbación al interior de un bosque, algunas especies pueden rápidamente invadir y, en algunos casos incluso, dominar y cambiar irreparablemente los ecosistemas silvestres (Baret *et al*., 2008).

La heterogeneidad ambiental que prevalece al interior de los claros provee las condiciones necesarias para que las especies invasoras puedan establecerse exitosamente (Beckage y

Clark, 2003). Entre las condiciones que pueden promover el establecimiento de especies invasoras se incluyen: un incremento en la cantidad de luz, la que está positivamente correlacionada con el tamaño de los claros (Canham *et al*., 1990; McCarthy, 2001; Dalling y Hubbell, 2002; Montgomery y Chazdon, 2002; Milbau *et al*., 2005; Gálhidy *et al.,* 2006), y también una desorganización del suelo producto del desraizamiento de árboles, lo cual conlleva a la creación de las micro-topografías (Christie y Armesto, 2003) tronco, montículo, plató, helechos y suelo desnudo (Carlton y Bazzaz, 1998). Además, la invasibilidad al interior de los claros puede verse influenciada por otras variables, tales como: la modificación de la profundidad de la hojarasca, lo cual genera un dramático impacto sobre la germinación de las semillas y el reclutamiento de las plántulas (Clark y Clark, 1992; Molofsky y Augspurger, 1992; Dalling y Hubbell, 2002), la pendiente del terreno (Yamamoto, 2000), la distancia entre un claro y una fuente generadora de propágulos de especies invasoras (Lockwood *et al*., 2005; Von Holle y Simberloff, 2005), y la composición de especies (Numata *et al*., 2006; Kenderes *et al*., 2008).

La isla Robinson Crusoe (IRC), perteneciente al Archipiélago de Juan Fernández, es reconocida mundialmente por los inusuales niveles de endemismo que alberga por unidad de superficie (63,4%) (Arroyo, 1999). El bosque que presenta es sub-tropical húmedo con dos tipos de ensamblaje, bosque montano bajo y alto (Skottsberg, 1953). La principal diferencia entre ambos tipos de bosque viene dada por la altitud a la que se encuentran, quedando distribuidos por bajo o por sobre 400 m de altitud (Greimler *et al*., 2002). Además, un componente que caracteriza al bosque montano alto es la alta frecuencia y abundancia de diversas especies de helechos producto del aporte hídrico de una constante cobertura de nubes. Danton (2006), propuso un nombre genérico para las comunidades boscosas presentes en la IRC, la "*Myrtiselva*", basado en sus características únicas de endemismos y por estar fuertemente determinadas por la presencia de *Myrceugenia fernandeziana*, el árbol más abundante y dominante del dosel.

Los bosques de la IRC enfrentan actualmente un grave problema de invasión biológica (Cuevas y Van Leersum, 2001; Greimler *et al*., 2002; Dirnböck *et al*., 2003; Cuevas *et al*., 2004), motivo por el cual su biota endémica es una de las más amenazadas a nivel mundial (Swenson *et al*., 1997; Ricci, 2006). En específico, son dos los arbustos introducidos que han afectado más severamente los bosques montanos y matorrales nativos (Hulm y Thorsell, 1995; Greimler *et al*., 2002; CONAF, 2009; Vargas y Reif, 2009), estas especies son: *Aristotelia chilensis* (maqui, introducida en 1864) y *Rubus ulmifolius* (zarzamora, introducida en 1927). Esta situación se

evidencia en la actual configuración del paisaje de la isla que muestra una vasta cobertura de matorrales, de *A. chilensis* y *R. ulmifolius*, monoespecíficos y mixtos mezclados con los remanentes de bosque nativo. Se estima que 807,7 ha (17,8 %) de la superficie de la isla Robinson Crusoe se encuentran actualmente cubiertas por ambos matorrales invasivos, mientras que 1014,79 ha, un 22,4 % de la superficie de la IRC quedaría cubierta con bosque nativo, en un buen estado de conservación (Smith-Ramírez *et al.,* Sometido).

Ambas especies invasoras presentan rápidas y agresivas tasas de expansión, motivos por los que han logrado expandir sus tamaños poblacionales y sus áreas de ocupación dentro de la superficie de la isla (Dirnböck *et al*., 2003). Además, son especies intolerantes a la sombra (Baret *et al*., 2003; Ramírez y San Martín, 2005), por lo cual requieren la existencia de espacios con directa incidencia de luz solar para poder establecerse y desarrollarse en forma exitosa. Estas condiciones las encuentran en deslizamientos de laderas y en claros de dosel, sitios específicos a partir de los cuales se ha observado que prolifera el fenómeno invasivo (Vargas, 2004). Estas especies invasoras presentan un carácter biológico en común: producen matorrales o parches muy densos, casi impenetrables, lo que hace imposible la germinación y el establecimiento de especies de árboles, arbustos y helechos nativos (Greimler *et al.,* 2002). Con esto, afectan por competencia u opresión directa la dinámica natural de regeneración del bosque (Cuevas y Van Leersum, 2001; Castro *et al.,* 2007), comenzando en muchos casos un peligroso proceso de fragmentación.

En la actualidad existe vasta literatura que da cuenta del problema de especies invasoras en la IRC. No obstante, las investigaciones llevadas a cabo se han centrado en identificar y describir a las especies invasoras como una de las principales amenazas para la biota insular, y no en dilucidar los patrones y mecanismos que han promovido el establecimiento exitoso y la rápida expansión de especies como *A. chilensis* y *R. ulmifolius.* Es por esto que resulta prioritario evaluar la influencia que ejercen las perturbaciones a micro y pequeña escala sobre el establecimiento de ambas especies invasoras, determinar sus patrones de establecimiento y sus preferencias de hábitat. Con la información generada por esta investigación se pretende contribuir al conocimiento y entendimiento ecológico del proceso de invasión de plantas en los bosques de la IRC con la perspectiva de utilizar los resultados obtenidos en el desarrollo de lineamientos y propuestas de control y manejo de la invasión y de restauración ecológica de los bosques, direccionadas a la recuperación de las condiciones originales de este ecosistema.

HIPÓTESIS

La hipótesis central de esta investigación es que el establecimiento de las especies invasoras *A. chilensis* y *R. ulmifolius* está positivamente afectado por la ocurrencia de perturbaciones a micro y pequeña escala debido a que éstas propician la existencia de un gradiente de recursos que genera una disminución de sus densidades poblacionales desde el interior de claros, pasando por sus bordes, hasta un perímetro bajo dosel.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la dinámica de invasión de A*ristotelia chilensis* (Elaeocarpaceae) y *Rubus ulmifolius* (Rosaceae) en claros de dosel en un bosque de la Isla Robinson Crusoe, Archipiélago de Juan Fernández, Chile.

Objetivos específicos

Caracterizar los claros de dosel presentes en el bosque de estudio.

Determinar las preferencias de establecimiento de las especies endémicas e invasoras en un gradiente claro-borde-bosque y en micrositios de regeneración en el árbol generador del claro.

Determinar el efecto que ejercen las variables topográficas (altitud y pendiente) y estructurales (tamaño, profundidad media de la hojarasca, distancia a una fuente invasora de propágulos, dap y estado de descomposición del árbol generador de los claros de dosel) sobre la densidad de individuos de las especies endémicas e invasoras al interior de los claros y en los micrositios específicos del árbol generador del claro.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza en la Isla Robinson Crusoe (Archipiélago de Juan Fernández), ubicada en el Océano Pacífico a 674 km de Chile continental (33º37' S, 78º51' W). Esta isla presenta una superficie de 4,794 ha, de las cuales un 96% se encuentra protegido bajo la categoría de Parque Nacional (CONAF, 2009).

El estudio fue desarrollado en el sector boscoso de Plazoleta el Yunque (PEY) ubicado en los faldeos del cerro El Yunque (Figura 1), cota de máxima altura en la IRC con 915 m.s.n.m.

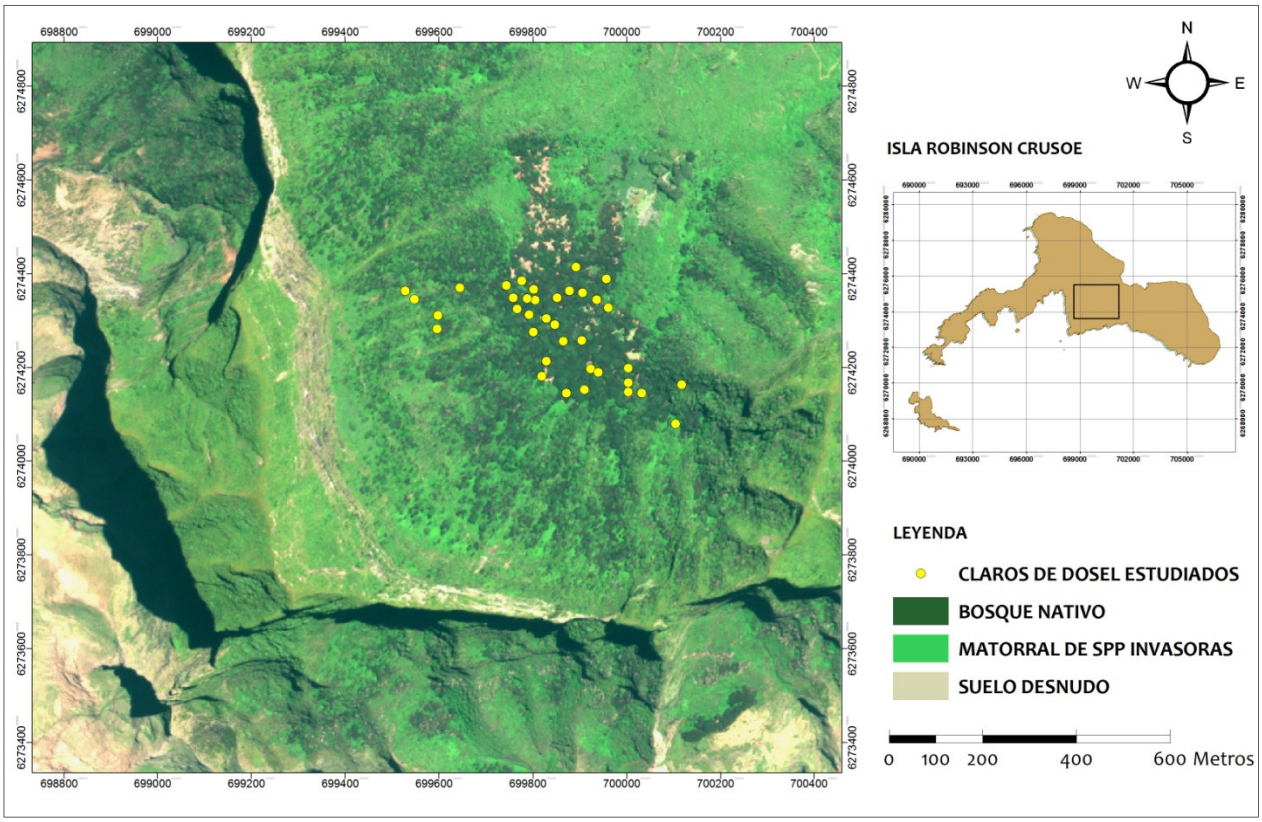

Figura 1: Área de estudio en el bosque de Plazoleta el Yunque (PEY), ubicado en las faldas del cerro El Yunque en la isla Robinson Crusoe, Archipiélago de Juan Fernández. En amarillo se señala la ubicación geográfica de los claros de dosel evaluados (n=37).

Vegetación boscosa en el sector de PEY

El sector de Plazoleta el Yunque es un remanente de bosque primario y maduro con una estructura multietánea (Vargas y Bannister, 2006). Este sector forma parte del bosque subtropical montano bajo. Presenta una extensión aproximada de 38 ha y está ubicado en un rango altitudinal de 253-500 m.s.n.m, con una pendiente media de 15º (Vargas *et al*., 2010). En comparación al bosque montano alto, en estos bosques hay menor cantidad de materia orgánica en los suelos producto de menores precipitaciones y mayores niveles de radiación solar. La presencia de especies invasoras es usualmente alta en los sectores de bosque bajo 400 m de altitud, por lo cual es posible encontrar una composición mixta entre remanentes prístinos, sin inclusión de especies invasoras, y remanentes con una alta proporción invadida por densos matorrales de *A. chilensis* y *R. ulmifolius* (Greimler *et al.,* 2002).

En el bosque de Plazoleta el Yunque, *M. fernandeziana* es el árbol dominante de la cobertura arbórea del dosel, frecuentemente acompañado por *Fagara mayu* y *Drimys confertifolia.* Entre los componentes arbóreos infrecuentes del dosel se encuentran *Rhaphithamnus venustus* y *Boehmeria excelsa. M. fernandeziana* es tolerante a la sombra y presenta plasticidad en su comportamiento de regeneración, adaptándose a diferentes condiciones ambientales. Es por esto que es capaz de regenerar bajo dosel, pero también aprovecha los claros para establecerse (Vargas, 2004). *F. mayu* y *D. confertifolia* presentan una menor densidad poblacional al interior del bosque debido a que requieren preferentemente condiciones de luminosidad para establecerse, las cuales encuentran a partir de la creación de aperturas del dosel (Bannister *et al.,* 2006; Cuevas y Vargas, 2006).

Condiciones de sitio

El clima de la IRC se clasifica como mediterráneo con fuerte influencia oceánica. La temperatura y precipitación media anual es de 15,2º y 957 mm, respectivamente (Hajek y Espinosa, 1987). La isla presenta dos grandes unidades morfológicas que se disponen perpendicularmente en ejes relativamente simétricos. El primer eje, o principal, tiene un relieve accidentado y de gran altitud, caracterizado por la presencia de profundos y agudos filos, escarpadas laderas y acantilados, mientras que el segundo eje presenta un relieve planiforme de escasa pendiente. Esta condición determina dos unidades climáticas distintas: una lluviosa

húmeda y otra semiárida y ventosa, respectivamente (Castro *et al.,* 1995). El sitio de estudio, en el bosque de Plazoleta el Yunque, se emplaza en el segundo eje descrito anteriormente.

Los suelos que presenta la IRC son de origen volcánico con sedimentos de origen coluvial. Su textura es franca en superficie, pudiendo variar a franco arenosa con aportes de arcilla. En profundidad mantiene una tendencia de texturas finas debido al aporte de cenizas volcánicas (Castro *et al*., 1995). Debido a que la isla se encuentra en el borde suroriental del anticiclón del Pacífico sur, los vientos predominantes y frecuentes tienen una componente sur en verano con intensidades promedio de 10 km/h, y una componente oeste en invierno con una intensidad promedio de 16 km/h. Las características orográficas alteran la dirección e intensidad del viento superficial, actuando como barrera y conductor del viento (Castro *et al.,* 1995).

Toma de datos

La toma de datos fue desarrollada en una campaña de terreno durante los meses de enero y febrero del año 2010. En este período se realizó un reconocimiento general de las distintas zonas boscosas de la Isla Robinson Crusoe y se procedió a identificar el área de estudio. El requisito fundamental para la selección de ésta fue que presentara bosques cercanos a la estructura original, con perturbaciones naturales en el dosel arbóreo y que evidenciara la presencia de las especies invasoras de interés, *A. chilensis* y *R. ulmifolius*. Bajo estos criterios, se decidió trabajar en el sector boscoso de Plazoleta el Yunque.

Identificación y selección de los claros de dosel

Se realizó un recorrido general del sector de Plazoleta el Yunque y se procedió a identificar los claros de dosel presentes en este bosque. Esta identificación se basó en la definición propuesta por Yamamoto (1992), la que considera un claro como una apertura natural de la cobertura continua del dosel asociada a un área de suelo con directa incidencia de luz solar. Se seleccionaron todos los claros encontrados en PEY que cumplieran con los siguientes requisitos: a) no presentaran evidencia de intervención antrópica (control de las especies invasoras) y b) que presentaran un estado temprano de invasión (que presentaran una ocupación de plantas con un estado demográfico juvenil o inferior). Claros con un estado avanzado de invasión se encontraron densamente cubiertos por las especies invasoras *A. chilensis y/o R. ulmifolius*. Esta situación impuso dificultades en las labores de muestreo en su

interior, considerando la impenetrabilidad de los matorrales formados por estas especies. Por este motivo, claros que presentaran estas condiciones fueron marginados de esta evaluación. En consideración a esto, un total de 37 claros de dosel fueron seleccionados para desarrollar este estudio.

Medición de variables topográficas y estructurales de los claros de dosel

Para caracterizar los claros de dosel se realizaron mediciones de variables topográficas y estructurales. Al centro del claro se registraron su posición geográfica y las variables topográficas de *altitud* y *pendiente*. También, se tomaron mediciones cualitativas del origen de creación y del mecanismo de formación de los claros, explicadas a continuación.

- *Origen de creación de los claros:* se caracterizó de dos formas, siguiendo la definición de Hubbell y Foster (1986): a) origen endógeno: generado por la caída de árboles, principalmente, y b) origen exógeno: generado por el desmoronamiento de laderas.

- *Mecanismo de formación de los claros*: su reconocimiento fue aplicado solamente en claros que presentaran un origen de creación endógeno, y fue caracterizado de tres formas, siguiendo la definición de Yamamoto (1992): a) desraizamiento de uno o múltiples árboles, b) tronco quebrado, y c) ruptura de copa del árbol.

Las variables estructurales utilizadas para describir los claros de dosel estudiados fueron: tamaño, profundidad media de la hojarasca, y distancia a una fuente invasora de propágulos. A continuación se describe la metodología empleada en la medición de cada una de ellas.

- *Tamaño del claro:* el tamaño de un claro fue estimado mediante una aproximación elíptica, siguiendo la definición propuesta por Runkle (1982). Se midieron los dos ejes principales (ancho y largo) del elipsoide que fue usado para describir el área del claro. El borde del área del claro se definió en relación al límite marcado por la proyección vertical, a 2 m del suelo, del borde de la copa del primer árbol de contacto que presentara un DAP > 10 cm. Para el cálculo del área, o tamaño, del claro se utilizó la fórmula [$\pi \times$ (largo/2) $\times$ (ancho/2)]. Se decidió trabajar con esta metodología porque estima el área estricta de un claro, excluyendo la intercepción de la luz solar que es generada por la copa del primer árbol borde. De esta forma, se respeta la definición de claro empleada en este estudio (Yamamoto, 1992), siendo

descrito como una apertura de dosel asociada a un área de suelo con directa incidencia de luz solar.

- *Profundidad media de la hojarasca:* al interior del área de cada claro se dispusieron en forma aleatoria cinco parcelas de 1 m^2. En cada una se tomaron mediciones de la profundidad de la hojarasca y posteriormente se realizó una ponderación total de las cinco mediciones para obtener un valor promedio de esta variable al interior del claro.

- *Distancia a una fuente invasora de propágulos:* esta variable fue estimada a partir de una imagen satelital Worldview del año 2010, con una alta resolución espacial (2.0 m tamaño pixel). Utilizando técnicas de fotointerpretación de las cubiertas vegetacionales, en la imagen se identificaron el bosque de Plazoleta el Yunque y los matorrales invasores de *A.chilensis* y *R.ulmifolius* presentes el área de estudio. Esta fotointerpretación estuvo corroborada por puntos de control que se tomaron al momento del reconocimiento del sitio de estudio. Debido al carácter espacial de la metodología empleada, se consideró como una fuente invasora de propágulos a todos los parches mixtos de *A. chilensis* y *R. ulmifolius* identificados en la imagen, que presentaran una cobertura mínima de 10 m^2 y que se encontraran en un rango de distancia de 0 a 100 m con respecto a la ubicación de los claros de dosel evaluados. En terreno pudo constatarse de que matorrales de las especies invasoras con estas dimensiones estaban conformados por individuos adultos con madurez reproductiva, constituyéndose en fuentes invasoras productivas. El rango de distancia se estableció en consideración a los vectores de dispersión que presentan ambas especies invasoras, correspondientes al viento y al ave *Turdus falcklandii.* Para el cálculo de esta variable se desplegaron las coordenadas geográficas de los 37 claros estudiados en la imagen satelital y mediante la aplicación de un algoritmo de medición espacial de distancias del programa ArcGis 9.2 se procedió a calcular la distancia lineal desde cada claro hasta el matorral invasivo más cercano.

En claros que presentaran un origen endógeno y que estuvieran creados por el mecanismo de desraizamiento, y posterior caída, de uno o varios árboles del dosel, se registraron las variables: especie, diámetro a la altura del pecho (DAP) y el estado de descomposición del árbol generador del claro. En el caso de que estuviera formado por la caída de múltiples árboles, se consideró como el árbol responsable de generar el claro al de mayor dap (Veblen, 1985).

- *Estado de descomposición del árbol generador del claro:* esta variable se registró en forma cualitativa, siguiendo la metodología empleada por Carmona *et al.,* (2002), que considera un reconocimiento visual de tres posibles estados de descomposición del árbol desraizado que generó el claro: a) sin descomposición aparente; b) con un estado medio de descomposición y c) con un estado avanzado de descomposición, evidenciado por la dificultad en el reconocimiento de la especie arbórea. Esta medida fue utilizada como un sustituto razonable de la edad de creación del claro, considerando que un mayor estado de descomposición del árbol generador del claro es testigo de un mayor tiempo de creación del mismo.

Registros biológicos en el transecto claro – borde – bosque

Para registrar las preferencias de establecimiento de las especies endémicas e invasoras en los sitios claro, borde de claro y bosque, se aplicó un sistema de transectos, siguiendo un gradiente desde el interior del claro, pasando por sus bordes, hasta un perímetro de 5 m bajo dosel (Figura 2). Esta metodología fue replicada del trabajo realizado por Pauchard *et al.,* (2008).

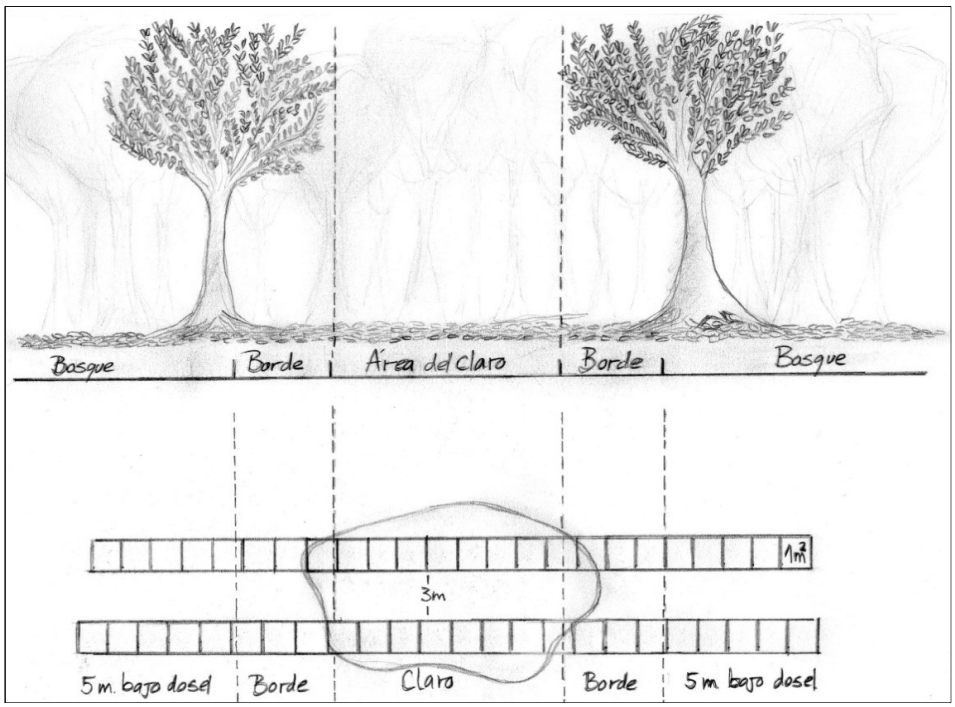

Figura 2: Metodología de transectos realizada en un gradiente claro – borde – bosque, en el bosque de PEY.

Los transectos se realizaron en forma sistemática, con una separación de 3 m entre cada uno y con dimensiones de 1 m de ancho y largo dependiente del tamaño del claro. El número de transectos también quedó sujeto al tamaño del claro. Cada transecto fue subdividido internamente en parcelas contiguas de 1 m^2. Para diferenciar los tres sitios del gradiente claro-borde y bosque, la separación de estas parcelas se realizó en forma visual, de acuerdo a los niveles de radiación solar percibidos en cada sitio (Figura 2). En cada parcela se registraron las densidades de de todas las especies arbóreas y arbustivas presentes, diferenciándolas en tres clases demográficas: a) plántulas (individuos < 50 cm de alto), juveniles (50 cm < individuos < 200 cm), y adultos (individuos > 200 cm de alto).

Registros biológicos en los micrositios del árbol generador del claro

En claros que presentaran un origen endógeno y que estuvieran creados por el mecanismo de desraizamiento y caída de un árbol de dosel, se realizó un muestreo dirigido en los micrositios generados por el árbol caído: tronco, montículo y plató. Para registrar las preferencias de establecimiento de las especies endémicas e invasoras se registraron sus densidades en parcelas de 1 m^2 dispuestas en cada micrositio (Figura 3).

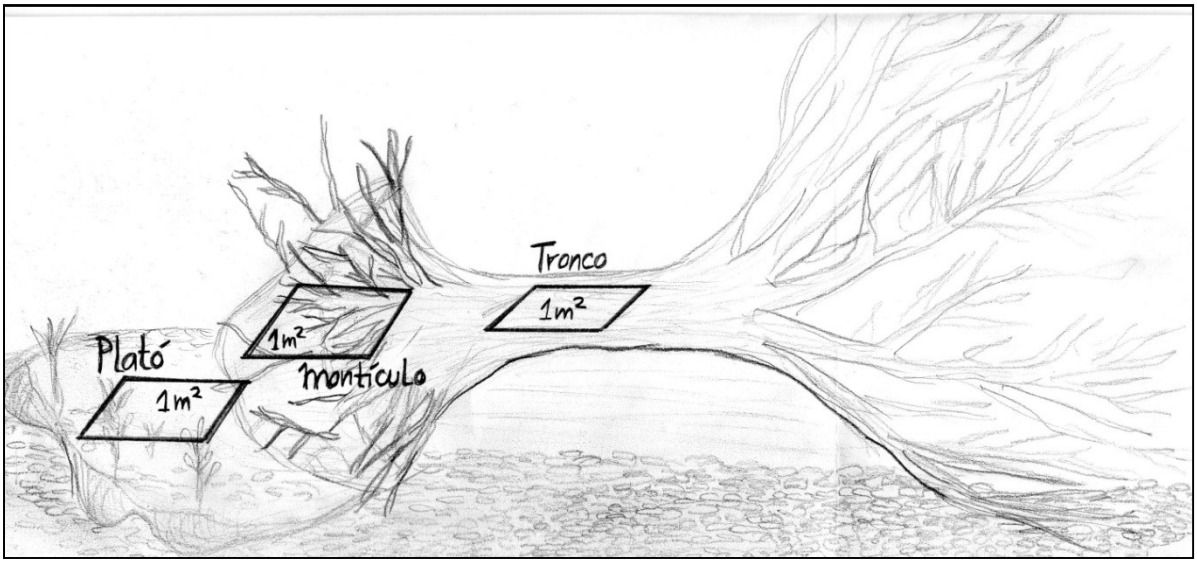

Figura 3: Ubicación de las parcelas de 1 m^2 en los micrositios, tronco, montículo y plató, del árbol desraizado generador del claro.

Análisis estadístico de los datos

Todos los análisis estadísticos se desarrollaron con el software *R-project* (Versión 2.13.0). La superficie muestreada en los sitios del gradiente, claro, borde de claro y bosque, resultó desigual debido a que la cantidad de parcelas evaluadas en cada uno de ellos fue diferente. Para poder realizar análisis estadísticos comparativos entre los tres sitios y entre claros, fue necesario que los datos estuvieran asociados a una misma área de muestreo. Por esto, se aplicó un protocolo de estandarización de los datos. En vez de trabajar con las abundancias absolutas, se trabajó con las densidades relativas de los individuos de las especies endémicas e invasoras en una superficie de 1 m^2, para los tres sitios. No obstante, debido a que la estandarización arrojó valores de densidad muy bajos (en algunos casos valores menores a 1 individuo por m^2), se decidió expandir esta área minima muestreada, y llevar los valores de individuos a un área de 100 m^2.

Se desarrollaron análisis por especie, agrupándolas en endémicas (*M. fernandeziana, F. mayu, D. confertifolia, B. excelsa* y *R. venustus*) e invasoras (*A. chilensis* y *R. ulmifolius*), para evaluar sus preferencias de establecimiento en el gradiente claro – borde - bosque y en los micrositios de regeneración, tronco, montículo y plató, del árbol generador del claro. También se desarrollaron análisis por cada especie en forma individual, a modo de evaluar sus preferencias de hábitat en relación a las variables descriptoras de los claros. Cuando existió una gran cantidad de ceros en las densidades registradas por especie y/o por clase demográfica, estos casos fueron marginados de los análisis estadísticos comparativos y de los modelos propuestos debido a los altos errores que esta situación generaba.

En una evaluación previa de los datos, se aplicó la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk para decidir el tipo de pruebas estadísticas con que se trabajaría a posterior. Dado que los datos no siguieron una distribución normal, se procedió a trabajar con pruebas estadísticas no paramétricas.

Para evaluar la existencia de diferencias significativas ($P < 0,05$) en las preferencias de establecimiento de las especies endémicas e invasoras en el gradiente claro – borde - bosque y en los micrositios del árbol generador del claro, tronco, montículo y plató, se aplicó el test de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis y el test de comparaciones múltiples por pares mediante el procedimiento de Dunn.

Se aplicaron dos modelos lineales generalizados (glm) con una distribución binomial negativa y una función logarítmica para evitar una sobreestimación de los niveles de significancia que pueden ser causados por la sobredispersión de los datos (Martin *et al*., 2005; Ver Hoef y Boveng, 2007; Richards, 2008; Zuur *et al*., 2009).

- *Modelo 1*: este modelo fue aplicado con el fin de evaluar el efecto que ejercen las variables topográficas y estructurales de los claros sobre la densidad de individuos de cada especie al interior de los claros. Las variables predictoras del modelo 1 se muestran en la Tabla 1. De éstas, se excluyeron las variables descriptoras del árbol generador del claro: diámetro a la altura del pecho (DAP) y estado de descomposición (ED), por no presentar relación directa con la densidad de individuos de las especies al interior de la superficie del claro.

Con el propósito de evaluar la existencia de relaciones significativas y el tipo de efecto (positivo o negativo) entre las especies endémicas e invasoras, éstas fueron incorporadas en el modelo 1 como variables predictoras. Se trabajó con las especies que mostraron las mayores densidades al interior de los claros, correspondientes a las dos especies invasoras: *A. chilensis* y *R. ulmifolius,* y dos especies endémicas: *M. fernandeziana* y *F. mayu* (ver Tabla 1). De este análisis quedaron excluidas las especies endémicas *D. confertifolia, B. excelsa y R. venustus* debido a que presentaron muy bajas, casi nulas, densidades al interior de los claros.

- *Modelo 2:* este modelo fue aplicado para evaluar el efecto que ejercen las variables topográficas y estructurales de los claros sobre la densidad de individuos de cada especie, agrupadas por tipo en endémicas e invasoras, al interior de los tres micrositios del árbol generador del claro, tronco, montículo y plató (Tabla 1). En este modelo se incluyeron como variables explicativas las descriptoras del árbol generador del claro: diámetro a la altura del pecho (DAP) y estado de descomposición (ED). En este modelo se excluyó la variable profundidad media de la hojarasca (HOJ) debido a que fue medida en el suelo del claro, no en los micrositios (ver Tabla 1).

Modelos similares fueron aplicados para examinar la existencia de interacciones o colinearidad entre las variables predictivas. Sin embargo, debido al alto número de combinatoria entre las variables evaluadas, y modelos resultantes asociados, estos no serán mostrados.

Tabla 1: Modelos propuestos para explicar las densidades relativas de las especies (*Y*) al interior de los claros de dosel (modelo 1) y al interior de los micrositios del árbol generador del claro (modelo 2). Las variables predictoras evaluadas son: altitud (ALT); pendiente (PEN); tamaño del claro (TAM); profundidad de hojarasca (HOJ); distancia desde una fuente invasora de propágulos (DFP); diámetro a la altura de pecho del árbol generador del claro (DAP) y estado de descomposición del árbol generador del claro (ED). Para el modelo 1 se evaluó el efecto sobre las densidades de cada especie, endémica e invasora, mientras que para el modelo 2 se evaluó el efecto sobre las densidades según el tipo de especie, agrupadas en endémicas o invasoras.

Modelo 1	$\log [Pr (Y)] = \beta_o + \beta_1 * ALT + \beta_2 * PEN + \beta_3 * TAM + \beta_4 * HOJ + \beta_5 * DFP + \beta_6 * Spp\ 1 * + \beta_7 * Spp\ 2 + \beta_8 * Spp\ 3$
Modelo 2	$\log [Pr (Y)] = \beta_o + \beta_1 * ALT + \beta_2 * PEN + \beta_3 * TAM + \beta_4 * DFP + \beta_5 * DAP + \beta_6 * ED + \beta_7 * Tipo\ Spp\ 1$

En orden a encontrar el modelo que presentara el mejor ajuste a las densidades de las especies, se obtuvo para cada variable predictiva los valores de probabilidad *(p)* a partir del estadístico Z con la finalidad de contrastar la significancia estadística de éstas. Luego se realizó un proceso iterativo de reajuste de los modelos hasta que todos los términos resultasen significativos a un nivel del 5%. Para escoger el mejor modelo se aplicó una selección gradual hacia atrás usando el criterio de información de Akaike (AIC) y la cantidad de variabilidad explicada de los datos (D^2) (Zuur *et al.,* 2009).

RESULTADOS

Caracterización de los claros

Los 37 claros estudiados presentaron un área total de 0,32 ha. Un 89,2% de éstos fue de origen endógeno, mientras que 10,8% fue de origen exógeno. El principal mecanismo de apertura de claros endógenos fue la caída de árboles, causada en un 90,9% por el desraizamiento y posterior caída de éstos. En la mayoría de los casos, el claro fue creado por el desraizamiento de un solo árbol, mientras que sólo un 16,2% fue creado por el desraizamiento de múltiples árboles, con un máximo de cinco árboles caídos al interior de un claro (Tabla 2). Se registró un total de 46 árboles caídos, en donde la especie del árbol generador del claro más frecuente correspondió a *M. fernandeziana* (63,0%, N=29). Las otras especies endémicas, *F. mayu, D. confertifolia* y *B. excelsa* fueron generadores muy poco frecuentes (< 10%), mientras que *R. venustus* no participó en la creación de claros.

Tabla 2: Origen y mecanismo de formación de los claros de dosel estudiados en el bosque de PEY.

Claros estudiados (N=37)	% (N)
Claros endógenos	89,0 (33)
Claros exógenos	11,0 (4)
Claros con micrositios en el árbol generador	81,0 (30)
Claros con regeneración en micrositios	76,7 (23)
Mecanismo de formación	
Desraizamiento de un árbol	64,9 (24)
Desraizamiento de múltiples árboles	16,2 (6)
Tronco quebrado	8,1 (3)
Desmoronamiento de ladera	10,8 (4)

El área promedio de los claros fue 88,7 m^2, mientras que el rango de superficies varió entre 13 a 368 m^2. No obstante, la gran mayoría (79,92%) presentó un tamaño menor a los 100 m^2 (Figura 4). La altitud promedio en que se encontraron ubicados los claros fue de 346 m.s.n.m, con un rango de altitud entre 270 a 490 m.s.n.m. La pendiente promedio fue de 29,4 grados,

con fluctuaciones de entre 12 a 46 grados. La profundidad media de la hojarasca al interior de los claros fue de 2 cm, con un rango de 0,4 a 4,0 de profundidad. La distancia promedio de los claros a una fuente invasora de propágulos fue de 38,0 m, con un rango de distancia que fluctuó entre 7,2 a 99,1 m. Respecto al árbol creador del claro, el DAP promedio fue de 67,4 cm, con un rango que fluctuó entre 28 a 133,7 cm (Tabla 3).

Tabla 3: Variables descriptoras de los claros de dosel en el bosque de PEY.

Variables	Unidad	Promedio ± ES	Rango
Descriptoras del claro (n=37)			
Altitud	*m.s.n.m*	346,1 ± 8,3	270 - 490
Pendiente	grados	29,4 ± 1,3	12 - 46
Tamaño del claro	m²	88,7 ± 13,8	13 - 368,1
Profundidad media de la hojarasca	cm	2,0 ± 0,2	0,4 - 4,0
Distancia a una fuente invasora de propágulos	m	38,0 ± 4,2	7,2 - 99,1
Descriptoras del árbol generador del claro (n=23)			
Diámetro de altura al pecho (DAP)	cm	67,4 ± 6	28 – 133,7

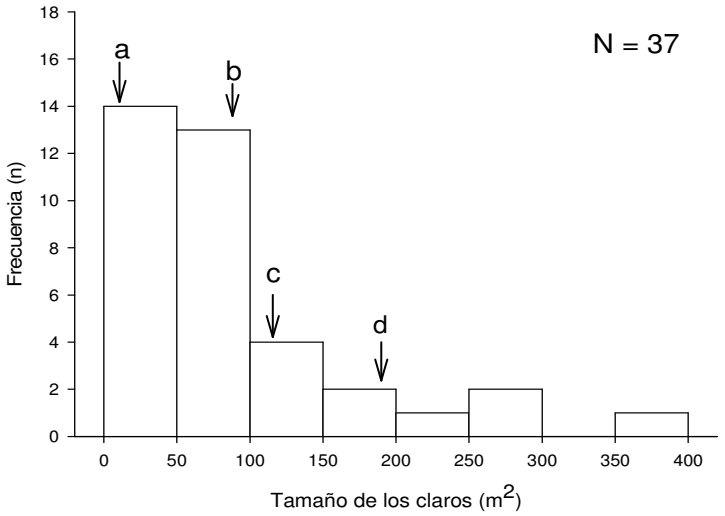

Figura 4: Histograma de las frecuencias de los tamaños de los claros de dosel en el bosque de PEY. En el eje horizontal se muestran los limites superiores de las clases de tamaño de los claros, cada 50 m^2. Las flechas indican el área media de los claros para: a) un bosque templado en las islas Azores, Portugal (N=30) (Elias y Dias, 2009), b) el bosque de la isla Robinson

Crusoe, Chile (este estudio), c) un bosque neotropical en la isla Barro Colorado, Panamá (N=32) (Brokaw, 1982) y d) un bosque montano en la isla de Chiloé, Chile (N=36) (Armesto y Fuentes, 1988).

Preferencias de establecimiento de las especies en un gradiente claro-borde-bosque

De los 37 claros estudiados, 86,5% (N=32) presentaron individuos de las especies invasoras *A. chilensis (Ach)* y *R. ulmifolius (Rul)*, para las clases demográficas de plántulas y juveniles. Cinco claros no presentaron individuos de las especies invasoras, los cuales se encontraron en el menor rango de tamaño de claros registrado (de 13 a 50 m^2). Las especies endémicas registradas en el gradiente fueron: *M. fernandeziana (Mfe), F. mayu (Fma), D. confertifolia (Dco), B. excelsa (Bex)* y *R. venustus (Rve).*

Individuos pertenecientes a la clase demográfica adultos presentaron una escasa densidad (< 10 individuos) en los tres sitios del gradiente y para todas las especies evaluadas. Por estos motivos, para todas las evaluaciones estadísticas realizadas se consideró solamente a los individuos de las clases demográficas de plántulas y juveniles.

Las densidades medias de plántulas de las especies invasoras al interior de los claros resultaron significativamente diferentes de aquellas registradas bajo dosel. En el borde de los claros no se detectaron diferencias significativas con las densidades registradas al interior de los claros y en el bosque. Las densidades medias de plántulas de las especies endémicas en los tres sitios del gradiente no mostraron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 4).

Tabla 4: Comparación de las densidades medias de las especies (número de individuos en 100 m^2 ± Error estándar (ES)) de acuerdo a la clase demográfica y al sitio de establecimiento en el gradiente claro-borde-bosque (N=37). Para cada especie, distintas letras entre los tres sitios del gradiente indican diferencias con significancia estadística (*Kruskal-Wallis y Prueba de Dunn; P* < 0.05).

	Plántulas						Juveniles					
Especies	Claros		Bordes		Bosque		Claros		Bordes		Bosques	
Invasoras	288,7 ± 77,2	B	296,6 ± 107,7	AB	94,1 ± 44,8	A	53,6 ± 16,9	B	43,2 ± 27,3	A	2,4 ± 1,7	A
Endemicas	172,2 ± 28	A	191,6 ± 49,8	A	155,5 ± 26,7	A	88,5 ± 15,1	A	119,6 ± 42,5	A	155,3 ± 22,3	B
Ach	145 ± 42,7	B	129,9 ± 46,9	A	35,9 ± 20,5	A	15,8 ± 6,5	B	18,9 ± 12,2	A	0,0	A
Rul	143,7 ± 34,5	B	166,8 ± 60,8	AB	58,2 ± 24,3	A	37,9 ± 10,4	B	24,3 ± 15,1	A	2,4 ± 1,7	A
Mfe	126,6 ± 14,5	A	135,4 ± 23,5	A	125,2 ± 11,6	A	82,4 ± 11,5	A	114,9 ± 38,3	A	148,3 ± 17,8	B
Fma	43,6 ± 12,0	B	56,2 ± 26,3	A	28,8 ± 14,1	A	2,3 ± 1,1	A	2,0 ± 1,5	A	5,6 ± 3,3	A
Dco	1,4 ± 1,0	A	0,0	A	1,3 ± 0,9	A	3,3 ± 2,1	A	2,7 ± 2,7	A	1,1 ± 0,8	A
Bex	0,1 ± 0,1	A	0,0	A	0.0	A	0,4 ± 0,4	A	0,0	A	0,0	A
Rve	0,4 ± 0,4	A	0,0	A	0,1 ± 0,1	A	0,0	A	0,0	A	0,4 ± 0,4	A

(*) Abreviaciones de especies: *1) Spp Invasoras: Ach (Aristotelia chilensis), Rul (Rubus ulmifolius). 2) Spp Endémicas: Mfe (Myrceugenia fernandeziana), Fma (Fagara mayu), Dco (Drimys confertifolia), Bex (Boehmeria excelsa), Rve (Rhaphithamnus venustus*).

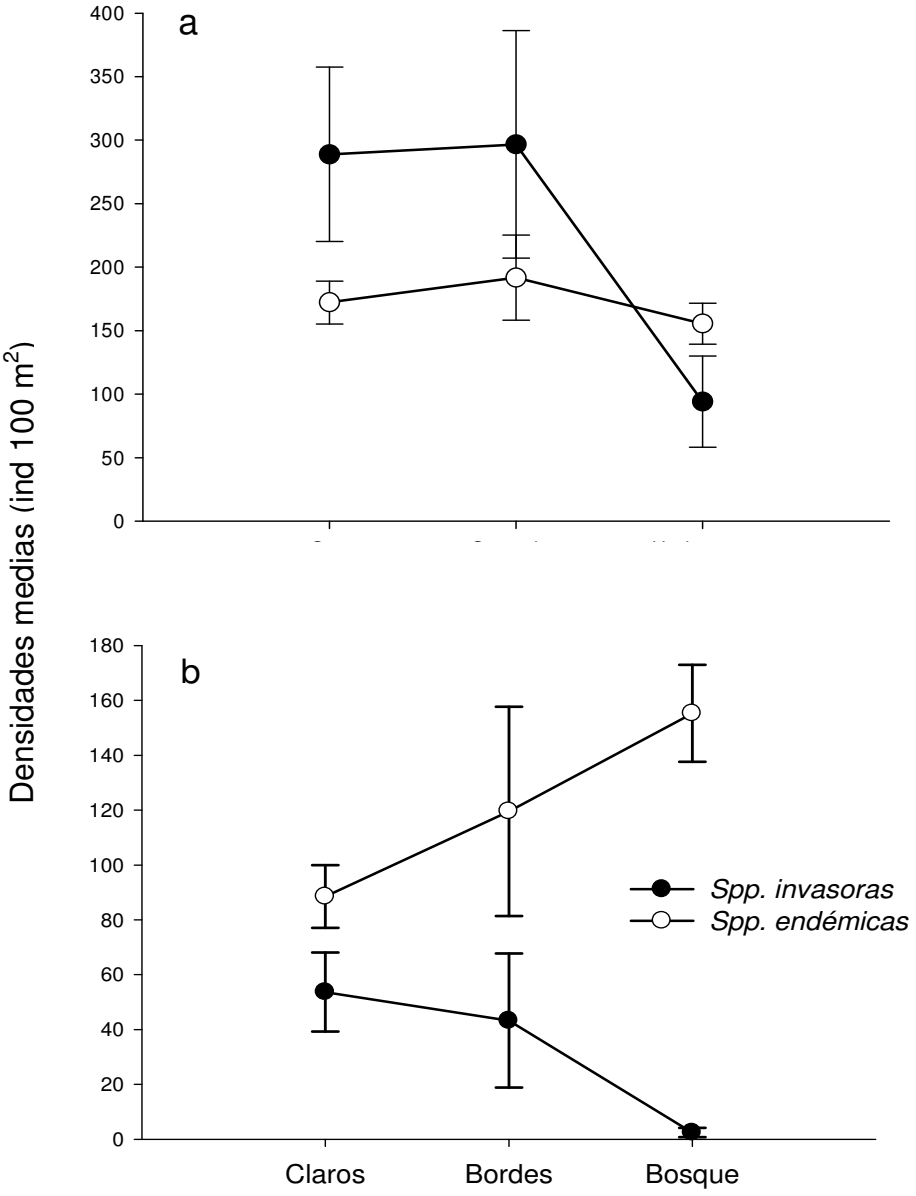

Figura 5: Densidades medias (número de individuos en 100 m^2 ± Error estándar (ES)) de: a) plántulas y b) juveniles, de acuerdo al tipo de especie, endémica o invasora y al sitio de establecimiento en el gradiente claro-borde-bosque.

Se observó una predominancia de la densidad de plántulas de especies invasoras al interior de los claros y en sus bordes, en donde su establecimiento excedió en casi el doble al de las plantas de regeneración de las especies endémica (Figura 5a). El único sitio en donde la densidad de plantas de regeneración de especies endémicas superó a la de las especies invasoras fue bajo dosel. Las densidades medias de plantas de regeneración de las especies invasoras mostraron un patrón decreciente a través del gradiente claro-borde-bosque, mientras que para las densidades de plantas de regeneración de las especies endémicas no se observó una preferencia de ocupación significativa.

Las densidades medias de plantas de regeneración de las especies invasoras mostraron diferencias signifcativas entre los sitios del gradiente claro-borde-bosque (Tabla 4). *A. chilensis* presentó diferencias significativas de sus densidades de plántulas en el claro respecto al borde de claros y el bosque. *R. ulmifolius* mostró diferencias signifcativas de sus densidades de plántulas entre el claro y el bosque. De las especies endémicas, solamente *F. mayu* presentó diferencias significativas de sus densidades de plántulas en el claro respecto al borde de claros y el bosque.

Al interior de los claros, *A. chilensis* fue la especie colonizadora más abundante, seguida de cerca por *R. ulmifolius* (Figura 6a). Por otro lado, la regeneración natural presentó las mayores densidades para *M. fernandeziana* y *F. mayu* (Tabla 4). Las otras especies endémicas, *D. confertifolia, R. venustus* y *B. excelsa*, presentaron en conjunto menos del 1% del total de la regeneración registrada (Tabla 4).

En los bordes de los claros más de la mitad del total de la regeneración registrada correspondió a individuos de especies invasoras. En este sitio, las plántulas de *R. ulmifolius* presentaron las mayores densidades poblacionales, mostrando un mayor éxito de establecimiento que *A. chilensis* (Figura 6a). La regeneración natural en este sitio sólo estuvo representada por individuos de *M. fernandeziana* y *F. mayu* ya que el resto de las especies endémicas no presentó regeneración. Bajo dosel se detectó predominancia de *M. fernandeziana*, seguida por las invasoras *R. ulmifolius* y *A. chilensis* (Tabla 4).

Todas las especies, con excepción de *B. excelsa*, fueron capaces de germinar bajo dosel. *M. fernandeziana* y *F. mayu* fueron las únicas especies endémicas que presentaron densidades de regeneración dentro de un rango similar en los tres sitios del gradiente estudiado (Tabla 4). D.

confertifolia y *R. venustus* tuvieron muy bajas densidades de plantas de regeneración en los sitios del gradiente. En el caso de las especies invasoras, a pesar de que ambas son intolerantes a la sombra, se observaron plantas de regeneración de *A. chilensis* y *R. ulmifolius* al interior del bosque, correspondiente a dos tercios del total registrado en este sitio. *A. chilensis* mostró una declinación en sus densidades poblacionales, desde los claros hasta el bosque, mientras que *R. ulmifolius* tuvo el máximo de sus densidades de regeneración en el borde de los claros y una declinación en las condiciones bajo dosel (Figura 6a).

En relación a las preferencias de establecimiento de plantas de juveniles, éstas difirieron ampliamente de lo detectado en plantas de regeneración, para ambos tipos de especies. En la clase demográfica de juveniles las densidades medias de las especies endémicas fueron siempre mayores que las de especies invasoras, en los tres sitios del gradiente (Figura 5b). Al interior de los claros las densidades medias de juveniles de las especies invasoras*, A. chilensis* y *R. ulmifolius*, mostraron diferencias significativas con respecto a las registradas en los bordes de los claros y en el bosque (Tabla 4). Las densidades de plantas de juveniles de las especies endémicas mostraron diferencias significativas entre el interior y los bordes del claro respecto al bosque. Estas diferencias estuvieron dadas solamente para *M. fernandeziana,* el resto de las especies endémicas no mostraron diferencias significativas entre los tres sitios del gradiente.

Se observaron patrones en el establecimiento de plantas de juveniles de las especies analizadas a través del gradiente. Las especies endémicas, principalmente las densidades medias de juveniles de *M. fernandeziana,* presentaron un patrón de establecimiento ascendente desde el claro hacia el bosque (Figura 5b). Este patrón no se detectó para las especies *F. mayu* y *D. confertifolia*, probablemente producto de las bajas densidades registradas. En las densidades de las plantas de juveniles de las especies invasoras se observó un patrón descendente, desde el interior de los claros hasta un perímetro bajo el dosel (Figura 5b). Al interior de claros, *R. ulmifolius* duplicó las densidades de juveniles registradas para *A. chilensis* (Figura 6b). En el borde, la densidad de *R. ulmifolius* también fue superior a la de *A. chilensis*. En condiciones bajo dosel *R. ulmifolius* fue capaz de persistir, aunque con muy bajas densidades poblacionales, mientras que para *A. chilensis* no se registraron individuos (Figura 6b).

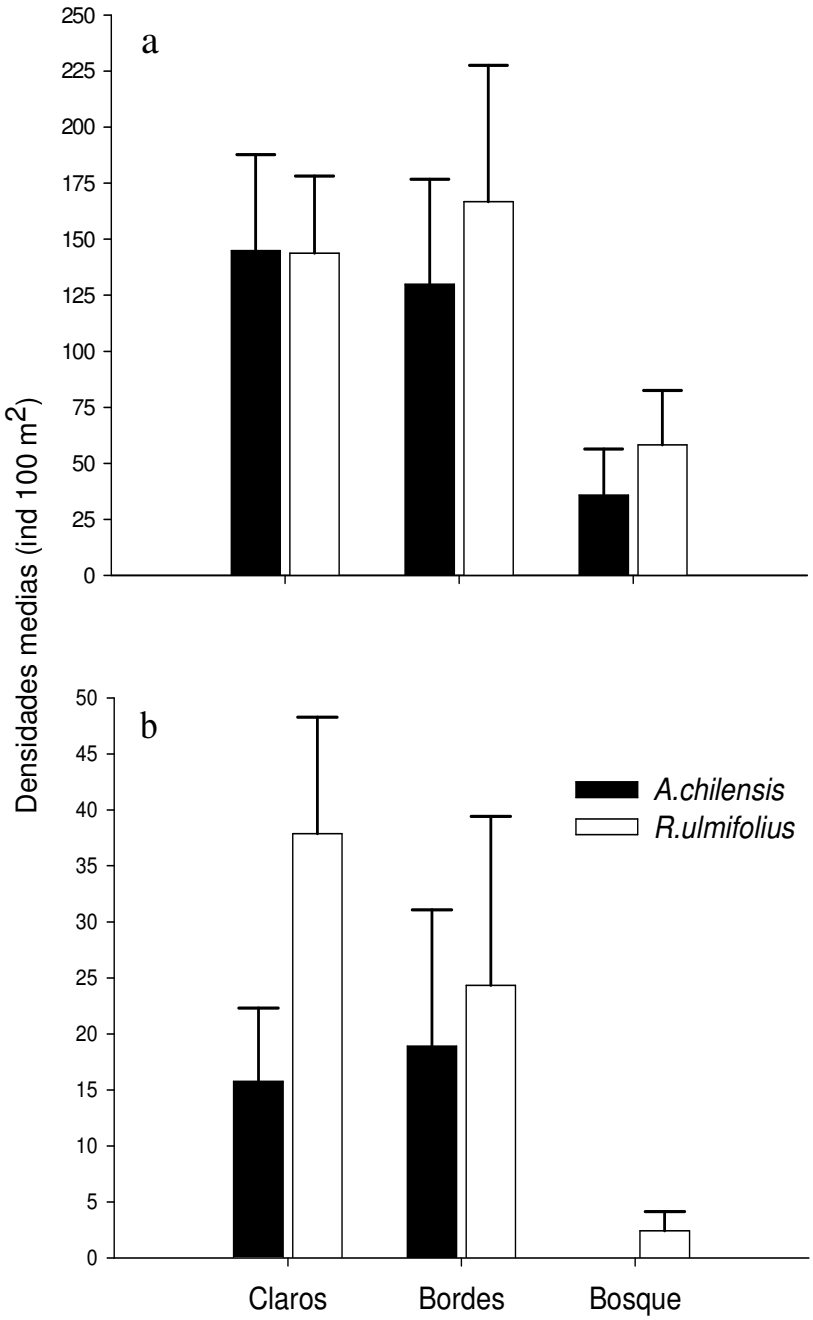

Figura 6: Densidades medias (número de individuos en 100 m^2 ± Error estándar (ES)) de: a) plántulas y b) juveniles de *Aristotelia chilensis* y *Rubus ulmifolius* de acuerdo a sus preferencias de establecimiento en los sitios del gradiente claro-borde-bosque.

Preferencias de establecimiento de las especies en los micrositios del árbol generador del claro

De 33 claros de origen endógeno registrados, se observó establecimiento de especies en 23 de ellos (69,7%), en los micrositios tronco, montículo y plató del árbol generador del claro. De éstos, 14 claros presentaron individuos de especies endémicas e invasoras en los micrositios del árbol generador, mientras que en nueve se registró solamente plantas de regeneración de especies endémicas.

De un total de 415 individuos registrados en los tres micrositios, un 80,7% correspondió a individuos de especies invasoras. Las especies endémicas que se registraron fueron *M. fernandeziana*, *F. mayu y D. confertifolia*, esta última especie con densidades muy bajas. *R. venustus* y *B. excelsa* no fueron registradas en los micrositios.

No se detectaron diferencias significativas en las densidades medias de plantas de regeneración de las especies invasoras en los micrositios tronco, montículo y plató. En las plantas de regeneración de las especies endémicas se registraron diferencias significativas entre tronco y plató (Tabla 5). Las densidades de plantas de regeneración de las especies invasoras excedieron en casi dos tercios a las de las especies endémicas, reflejando una predominancia de su establecimiento en los tres micrositios (Figura 7). El micrositio que concentró las mayores densidades de las especies endémicas e invasoras fue plató, mientras que el menos preferido para el establecimiento de ambos tipos de especies fue el tronco.

La única especie que mostró diferencias significativas de sus densidades medias de plantas de regeneración entre los micrositios, tronco y montículo respecto al plató, fue *M. fernandeziana* (Tabla 5), presentando los mayores valores en plató.

En los tres micrositios se detectó un patrón relacionado a las clases demográficas, en donde las densidades de las plantas de regeneración fueron siempre mayores que las de plantas de juveniles, tanto para especies endémicas como invasoras (Tabla 5).

Tabla 5: Comparación de las densidades medias de las especies (número de individuos en 1 m^2 ± Error estándar (ES)) de acuerdo a la clase demográfica y al micrositio de establecimiento en el árbol generador del claro, tronco, montículo y plató (N=23). Para cada especie, distintas letras entre los tres micrositios indican diferencias con significancia estadística (*Kruskal-Wallis y Prueba de Dunn; P* < 0.05).

	Plántulas						Juveniles					
Especies	Tronco		Montículo		Plató		Tronco		Montículo		Plató	
Invasoras	2,73 ± 1,18	A	4,13 ± 1,95	A	5,47 ± 2,97	A	0,30 ± 0,26	A	1,43 ± 0,89	A	0,26 ± 0,22	A
Endemicas	0,56 ± 0,31	A	0,95 ± 0,35	AB	1,73 ± 0,41	B	0,08 ± 0,06	A	0,00	A	0,13 ± 0,13	A
Ach	1,56 ± 0,67	A	2,78 ± 1,54	A	4,43 ± 2,63	A	0,00	A	0,26 ± 0,26	A	0,04 ± 0,04	A
Rul	1,17 ± 0,68	A	1,34 ± 1,08	A	1,04 ± 0,46	A	0,30 ± 0,26	A	1,17 ± 0,86	A	0,21 ± 0,21	A
Mfe	0,17 ± 0,10	A	0,43 ± 0,17	A	1,21 ± 0,28	B	0,08 ± 0,06	A	0,00	A	0,13 ± 0,13	A
Fma	0,21 ± 0,17	A	0,52 ± 0,3	A	0,52 ± 0,3	A	0,00	A	0,00	A	0,00	A
Dco	0,17 ± 0,17	A	0,00	A	0,00	A	0,00	A	0,00	A	0,00	A

(*) Abreviaciones de especies: *1) Spp Invasoras: Ach (Aristotelia chilensis), Rul (Rubus ulmifolius). 2) Spp Endémicas: Mfe (Myrceugenia fernandeziana), Fma (Fagara mayu), Dco (Drimys confertifolia).*

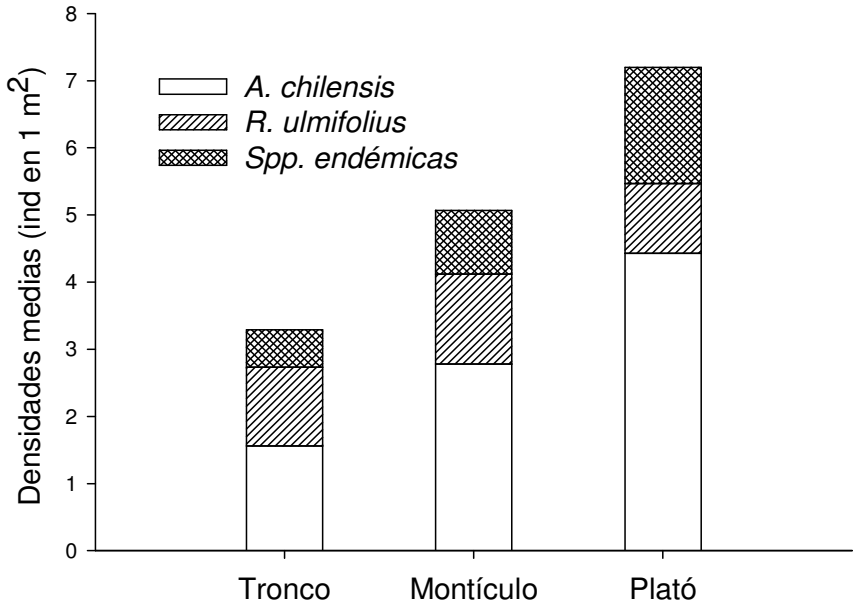

Figura 7: Densidades medias (número de individuos en 1 m^2) de plántulas de las especies invasoras, *A. chilensis* y *R. ulmifolius,* y de las especies endémicas, (*M. fernandeziana, F. mayu* y *D. confertifolia,* en conjunto), de acuerdo al micrositio de establecimiento en el árbol generador del claro.

Al interior de los tres micrositios *A. chilensis* presentó mayores densidades de plantas de regeneración que *R. ulmifolius*, superando a esta en más de la mitad del total de plántulas registradas en montículo y plató. Por esto, *A. chilensis* presentó mayor éxito en la colonización de los micrositios (Figura 7). *R. ulmifolius* fue la segunda colonizadora más exitosa, aunque sus preferencias de establecimiento no mostraron diferencias significativas entre los tres micrositios. En relación a las especies endémicas, *M. fernandeziana* presentó la mayor densidad de plantas de regeneración al interior de plató mientras que *F. mayu* presentó la misma preferencia por montículo y plató. *D. confertifolia* sólo presentó regeneración en tronco, aunque con una densidad muy baja (Tabla 5).

Para la clase demográfica de juveniles no se detectaron diferencias significativas en las densidades medias de ninguna especie (Tabla 5), probablemente debido a las bajas densidades registradas. Las mayores densidades de plantas de juveniles fueron registradas para *R. ulmifolius,* especialmente en montículo. Las densidades de plantas de juveniles de *A.chilensis* presentaron una fuerte declinación en los tres micrositios respecto a las registradas

en plantas de regeneración de esta especie. Las densidades de plantas de juveniles de las especies endémicas sólo estuvieron representadas por individuos de *M. fernandeziana*, con una muy escasa densidad en tronco y plató, ya que en montículo no se registraron individuos de ningún juvenil de especies endémicas.

Efectos de las variables predictoras en la densidad de las especies al interior de los claros y de los micrositios del árbol generador del claro

Los valores de los modelos ajustados y la magnitud de los efectos de las variables predictoras empleadas difirieron entre las especies endémicas e invasoras y entre las clases demográficas de plántulas y juveniles. No se detectó interacción ni colinearidad entre las variables explicativas usadas en cada modelo.

Para el primer modelo, las cuatro especies de plantas evaluadas (las invasoras *A. chilensis* y *R. ulmifolius*, y las endémicas *M. fernandeziana* y *F. mayu)* difirieron en sus respuestas a los atributos topográficos y estructurales de los claros, referidas a las preferencias de hábitat para su establecimiento. La variabilidad explicada por la regresión binomial negativa mostró un menor ajuste para las especies endémicas, mientras que los mejores modelos fueron ajustados para las densidades de ambas especies invasoras, presentando resultados similares *R. ulmifolius* y *A. chilensis* (Tabla 6).

Las densidades de plantas de regeneración de *A. chilensis* mostraron una preferencia significativa por claros de mayor tamaño ($Z = 2,54$; $P = 0,04$), ubicados en zonas de baja altitud ($Z = 2,85$; $P = 0,02$). Además, estuvieron fuertemente influenciadas, en forma negativa, por la profundidad media de la hojarasca ($Z = 2,99$; $P = 0,005$). Las densidades de plantas de juveniles de *A. chilensis* también mostraron preferencia por claros de mayor tamaño ($Z = 2,65$; $P = 0,02$). Las densidades de plantas de regeneración y de juveniles de *R. ulmifolius* estuvieron significativamente influenciadas por claros ubicados en zonas de baja pendiente ($Z = 3,01$; $P = 0,04$) y que presentaran gran tamaño ($Z = 2,02$; $P = 0,001$). Sin embargo, las densidades de juveniles de esta especie se vieron afectadas negativamente por las densidades alcanzadas por las plantas de juveniles de *M. fernandeziana* ($Z = 2,47$; $P = 0,04$). La distancia a la fuente invasora de propágulos presentó un efecto negativo sobre las densidades de plantas de regeneración de ambas especies invasoras, aunque este efecto no resultó estadísticamente significativo para ninguna de ellas ($P > 0,05$). Además, se detectó una relación significativa

entre las densidades de plantas de regeneración de ambas especies invasoras, en donde los efectos significativos y positivos que *R. ulmifolius* ejerció sobre *A. chilensis* (Z = 2,46; P = 0,002) fueron mayores, a los que *A. chilensis* ejerció sobre *R. ulmifolius* (Z = 2,75; P = 0,03) (Tabla 5).

Tabla 6: Valor del ajuste de los modelos de regresión binomial negativa de: 1) la densidad relativa de las especies al interior de claros y, 2) la densidad relativa de las especies al interior de los micrositios del árbol generador del claro. Se muestran los términos significativos (*Pr* < 0.05) con el estadístico z de bondad de ajuste para las variables predictoras, el valor del criterio de información de Akaike (AIC) y la variabilidad explicada por los modelos seleccionados (D^2).

	Especie	Términos significativos [Pr(>|z|)]	AIC	D^2
Modelo 1: Interior de claros				
Plántulas	*Ach*	(-) ALT (0,02) (+) RUL (0,002) (+) TAM (0,04) (-) HOJ (0,005)	352,31	62,64
	Rul	(-) PEN (0,04) (+) ACH (0,03) (+) TAM (0,001)	370,63	60,51
	Mfe	—	436,76	8,34
	Fma	(+) HOJ (0,03) (-) ACH (0,04)	288,31	33,80
Juveniles	*Ach*	(+) TAM (0,02) (+) RUL (0,001)	373,72	59,15
	Rul	(-) MFE (0,04) (+) TAM (0,03)	261,64	61,90
	Mfe	—	466,80	15,12
	Fma	(-) PEN (0,003) (+) TAM (0,04) (+) HOJ (0,02)	379,52	38,62
Modelo 2: Interior de los micrositios del árbol generador del claro				
Plántulas	*Sp Invasora*	(-) DFP (0,004) (+) DAP (0,0002) (-) ED (0,002)	123,67	76,92
	Sp Endémica	—	150,47	12,75

F. mayu fue la única especie endémica que presentó influencia significativa de algunas variables predictoras evaluadas. Sin embargo, la variabilidad explicada de sus densidades de plántulas y juveniles resultó baja (D^2 = 33,8 y 38,62; respectivamente). Las densidades de plántulas y juveniles de *F. mayu* mostraron una fuerte preferencia por claros de mayor tamaño (Z = 2,08; P = 0,04), ubicados en zonas de menor pendiente (Z = 3,05; P = 0,003), al igual que *A. chilensis,* y mostraron preferencia por claros que presentaran una mayor profundidad media de la hojarasca (Z = 2,91; P = 0,02). También, las densidades de plantas de regeneración de *F. mayu* estuvieron influenciadas en forma negativa por las densidades de plántulas alcanzadas por *A. chilensis* (Z = 2,11; P = 0,039). El menor ajuste del modelo 1 se obtuvo para las densidades de plántulas y juveniles de *M. fernandeziana* (D^2 = 8,34 y 15,12; respectivamente)

(Tabla 6), las cuales no estuvieron influenciadas en forma significativa por ninguna de las variables predictoras modeladas, ni tampoco mostraron efectos con respecto al resto de las especies analizadas.

Para el segundo modelo, sobre la densidad de las especies en los micrositios del árbol generador del claro, las densidades de plantas de juveniles de especies endémicas e invasoras fueron excluidas debido a los bajos valores registrados en los tres micrositios (Tabla 5).

El mejor ajuste del modelo 2 se observó para las densidades de plántulas de las especies invasoras (D^2 = 76, 92). Se encontró una influencia negativa y significativa de la distancia a la fuente invasora de propágulos (Z = 2,85; P = 0,0049). El estado de descomposición del árbol generador del claro también fue un determinante significativo (Z = 3,06; P = 0,002) en el establecimiento de las especies invasoras al interior de los micrositios. En los micrositios con un menor estado de descomposición se encontraron las mayores densidades de plantas de regeneración de las especies invasoras. La densidad de plántulas de las especies invasoras también estuvo significativamente influenciada por árboles generadores del claro con un mayor DAP (Z = 5,31; P = 0,0002) (Tabla 6). Si bien se observó una relación positiva entre la densidad de plántulas de especies invasoras y el tamaño de los claros, este efecto no resultó estadísticamente significativo (P > 0,05). El ajuste de este modelo para la densidad de las plántulas de especies endémicas presentó un bajo ajuste (D^2 = 12,75) y no mostró efectos significativos de ninguna de las variables predictoras evaluadas.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos permiten aceptar la hipótesis central de esta investigación, relacionada a que la invasión de los arbustos *A. chilensis* y *R. ulmifolius* en el bosque de Plazoleta el Yunque (PEY) es promovida a través de la ocurrencia de perturbaciones naturales a micro y pequeña escala. En 86,5 % de los claros estudiados se registraron individuos de las especies invasoras, evidenciando sus preferencias de establecimiento al interior de los claros de dosel. Estas especies también mostraron preferencias de establecimiento en los bordes de los claros respecto al interior del bosque y en los micrositios del árbol generador del claro. En estos sitios, las densidades de plantas de regeneración de *A. chilensis* y *R. ulmifolius* superaron a las de las especies endémicas, mostrando una predominancia en términos de sus capacidades como especies colonizadoras.

En bosques maduros, los claros de dosel han sido considerados un factor de gran importancia en las dinámicas boscosas, especialmente cuando perturbaciones a gran escala están ausentes (Clebsch y Busing, 1989; Lorimer, 1989). Las condiciones ambientales que prevalecen al interior de los claros de dosel, principalmente mayores intensidades de luz y temperatura (Canham *et al.,* 1990) y menores niveles de humedad (Lee, 1978) favorecerían el establecimiento de *A. chilensis y R. ulmifolius* en los claros del bosque de PEY al ser estas especies generalistas de rápido crecimiento.

El principal determinante de la densidad de individuos de las especies invasoras al interior de los claros fue el tamaño de éstos ($Z = 2,02$; $P = 0,001$). Claros de dosel de mayor tamaño incrementan la disponibilidad de los recursos ambientales necesarios para la germinación, establecimiento y reproducción de las especies invasoras (McCarthy, 2001). Para bosques templados el tamaño medio de los claros que ha sido reportado varía en un rango de 30 a 140 m^2, mientras que para bosques tropicales varía de 90 a 250 m^2 (Yamamoto, 1992). El tamaño medio de los claros en el bosque de PEY (88,7 m^2) fue menor que el detectado en el bosque lluvioso de la isla de Chiloé (197 m^2; Armesto y Fuentes, 1988) y en el bosque neotropical de Barro Colorado en Panamá (110 m^2; Brokaw, 1982); y mayor que el detectado en el bosque tropical de la isla Réunion en Francia (25 m^2; Baret *et al*., 2008) y en el bosque templado de las islas Azores en Portugal (8 m^2; Elias y Dias, 2009). En la mayoría de los estudios que evalúan el tamaño de claros de dosel su distribución sigue una forma exponencial negativa, indicando que claros de menor tamaño presentan una ocurrencia más frecuente que claros de mayor

tamaño (Yamamoto, 1989). Los valores reportados en estos estudios normalmente varían en un rango desde 50 a 2.000 m^2 de tamaño (McCarthy, 2001), lo cual concuerda con los resultados obtenidos en esta evaluación (Figura 4).

De las cinco especies endémicas registradas, *M. fernandeziana* fue la única que mostró una alta densidad de plantas de regeneración en los sitios claro y borde del gradiente evaluado, aunque siempre en menor densidad que la de las especies invasoras *A. chilensis* y *R. ulmifolius*. La mayor co-existencia de plántulas de *M. fernandeziana* con las de ambas especies invasoras puede explicarse debido a que esta especie tolerante a la sombra presenta plasticidad en su comportamiento de regeneración (Vargas, 2004), por lo cual no depende estrictamente de la existencia de claros de dosel para poder establecerse y persistir exitosamente. En vez de esto, la dominancia de *M. fernandeziana* en el bosque de PEY tiende a ser mantenida a través de una constante regeneración bajo dosel (Vargas *et al*., 2006). Por esta misma razón puede explicarse el bajo ajuste obtenido en la modelación de las densidades de plántulas y juveniles de *M. fernandeziana*, dado que todas las variables predictoras empleadas para describir sus preferencias de hábitat fueron descriptores de atributos de los claros de dosel, por lo tanto el menor ajuste de estos modelos pudo deberse a un pobre poder predictivo de estas variables, en relación al hábitat preferido por esta especie.

Es interesante destacar que en los tres sitios del gradiente, especialmente en el interior y en los bordes de los claros de dosel, las densidades de plantas juveniles de *M. fernandeziana* fueron mayores que las de *A. chilensis* y de *R. ulmifolius.* Esto podría estar dando cuenta de la existencia de un proceso de mortandad en las fases demográficas tempranas de desarrollo de las especies invasoras, a diferencia de lo que ocurre con *M. fernandeziana.* A pesar de la disminución de las densidades de plántulas a juveniles de las especies invasoras; es esperable que producto de sus rápidos crecimientos, ambas especies desplacen a las especies endémicas, generando así una fase terminal de sucesión en los claros del bosque de PEY, representada casi exclusivamente por individuos adultos de *A. chilensis* y *R. ulmifolius* (Smith-Ramírez *et al*., Sometido). Por esta misma razón puede explicarse que las densidades de plantas juveniles de *A. chilensis* y *R. ulmifolius* al interior y en los bordes de los claros fueran menor que lo esperado.

Las bajas densidades de plantas de regeneración y de juveniles que se registraron en los tres sitios del gradiente para las especies endémicas *F. mayu* y *D. confertifolia* puede estar

relacionado a los atributos de intolerancia a la sombra que ambas especies presentan (Cuevas y Vargas, 2006; Bannister *et al.,* 2006). Las preferencias de establecimiento de ambas especies quedarían estrictamente asociadas y dependientes de la ocurrencia de claros de dosel grandes (> 50 m^2) para asegurar su auto-reemplazo. Por esta razón, estas especies se constituyen como competidoras directas de las especies invasoras, por el espacio y, probablemente, por los niveles de luz que ocurren al interior de los claros, sitio del cual fueron desplazadas producto de las altas densidades que fueron registradas para *A. chilensis* y *R. ulmifolius.*

Los claros de dosel que no presentaron individuos de ninguna de las especies invasoras (n = 5) se encontraron en el menor rango de tamaños de claros registrado (desde 13 a 50 m^2). Siendo el tamaño de los claros la variable que presentó la mayor influencia sobre las densidades de plantas de regeneración de ambas especies invasoras (para *A. chilensis*: Z = 2, 37; P = 0,04; para *R. ulmifolius*: Z = 2, 01; P = 0,001). Puede sugerirse que la ausencia de invasión en claros pequeños se deba a una menor disponibilidad de los recursos ambientales requeridos para el establecimiento exitoso de las especies invasoras (principalmente producto de la relación tamaño del claro y cantidad de luz en su interior). A diferencia del resto de los claros estudiados, al interior de estos claros se observó una mayor cobertura de vegetación, compuesta principalmente de helechos de gran tamaño (Arellano, observación personal). Por este motivo, la presencia de individuos de las especies invasoras también pudo verse afectada por que los niveles de luz en el suelo del bosque decrecen en la medida de que la vegetación herbácea, arbustiva y/o arbórea se incrementa al interior del claro (Carlton y Bazzaz, 1998). Además, la cobertura de helechos resultó similar a la de la vegetación bajo dosel, posibilitando el reclutamiento de especies sombra-tolerantes, tales como la especie dominante del dosel, *M. fernandeziana*.

Bajo dosel, las densidades de las plantas de regeneración de *A. chilensis* y *R. ulmifolius* fueron más altas de lo esperado. Estos resultados mostraron que ambas especies fueron capaces de persistir en condiciones de sombra mediante un banco de plántulas en estado suprimido, debido a que no lograron prosperar hacia estados demográficos superiores en estas condiciones. Lo anterior se expresó a través de una abrupta disminución de las densidades de plantas juveniles de ambas especies invasoras bajo dosel, observándose la fuerte dependencia que presentan estas especies por la ocurrencia de claros. Estas observaciones concuerdan con las detectadas por Baret *et al.,* (2008), en donde también se registró un banco de plántulas en estado suprimido bajo dosel, para otra especie del género *Rubus*. Dicho estudio mostró que

cuando los niveles de luz se incrementaron en el bosque, a partir de la apertura de claros de dosel, los individuos de las especies invasoras fueron capaces de crecer rápidamente y alcanzar la madurez, ocupando las áreas de los claros mediante una capa arbustiva densa y mono-específica. Este mecanismo presentaría una alta probabilidad de ocurrencia en el bosque de PEY, según los resultados obtenidos.

Entre las especies invasoras, *R. ulmifolius* superó las densidades de plántulas y juveniles registradas para *A. chilensis* en los tres sitios del gradiente. Con estos resultados se observa que bajo dosel, *R. ulmifolius* presenta mayor tolerancia a persistir en condiciones de sombra y una mayor capacidad colonizadora, lo que sugiere que su potencial invasivo sería mayor que el de *A. chilensis.* En relación a esto, si se toma en cuenta el tiempo de introducción de ambas especies en la isla Robinson Crusoe para explicar su éxito como especies invasoras, *A. chilensis* (introducida en el año 1894) tiene una ventaja de 63 años respecto a la introducción de *R. ulmifolius* (introducida en 1927) (Dirnböck *et al*., 2003). Los resultados obtenidos en los tres sitios del gradiente muestran que, a pesar del desfase de tiempo desde la introducción de *R. ulmifolius,* esta especie ha logrado convertirse en una invasora tanto o más exitosa que *A. chilensis.* El género *Rubus* es reconocido como uno de los mayores invasores a nivel mundial, caracterizado por sus rapidísimas tasas de propagación y crecimiento, las que le confieren un potencial altamente invasivo (Greimler *et al*., 2002; Baret *et al*., 2003). Este resultado es consistente con los detectados por algunos estudios sobre la invasión del género *Rubus* en otras islas, con muchas especies de diferente origen invadiendo los archipiélagos de Hawaii (Smith, 1985) y Galápagos (Lawesson, 1990; Gordillo, 1990) en el Océano Pacífico, además de las islas Mauritius y Réunion en el Océano Índico (Cronk y Fuller, 2001).

El potencial invasivo de *A. chilensis* en otras islas es desconocido. Esta especie endémica de los bosques sub-antárticos de Chile y Argentina (Muñoz y González, 2006) no ha sido encontrada invadiendo otros archipiélagos o áreas continentales. Por esta razón, este estudio sería el primero en evaluar el comportamiento de *A. chilensis* como especie invasora. Las características que han hecho a esta especie una exitosa invasora en los bosques de la isla Robinson Crusoe son sus atributos de especie pionera, colonizando agresivamente áreas desprovistas de vegetación que han sido fuertemente alteradas (Ramírez y Martin, 2005), así como también claros de bosque. A diferencia de lo que ocurre en la IRC, en su rango de distribución natural *A. chilensis* no invade claros de dosel del bosque templado, sino el borde

existente entre los remanentes de bosque y la pradera, el borde de caminos, quebradas y sitios alterados en el centro de Chile (Smith-Ramírez, comunicación personal).

Las preferencias de hábitat de ambas especies invasoras fueron establecidas mediante la modelación de sus densidades, las cuales presentaron los mayores ajustes. Las respuestas significativas de estas especies frente a los descriptores de los claros de dosel empleados como variables predictoras, mostraron que *A. chilensis* presenta preferencias de establecimiento en claros localizados a baja altitud, mientras que *R. ulmifolius* presentó preferencias asociadas a claros ubicados en áreas de baja pendiente. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Dirnböck *et al*., (2003), quienes reconstruyeron la ocupación de ambas especies invasoras en la Isla Robinson Crusoe y además estimaron mediante algoritmos sus distribuciones potenciales de acuerdo a tendencias en sus tasas de expansión. Sin embargo, algunas de las proyecciones hechas por Dirnböck *et al*., (2003) fueron un tanto conservadoras. Dirnböck *et al*., (2003) predijeron que la máxima expansión de *A. chilensis* sería un 14% de la cobertura vegetacional boscosa de la isla. Basado en una imagen satelital del año 2010 (Worldview-2) se ha calculado que la cobertura de matorrales mixtos de *A. chilensis* y *R. ulmifolius* actualmente alcanza 17,8% (807,7 ha) de la superficie de la IRC (Smith-Ramírez *et al.,* Sometido). Además, existe una alta probabilidad de que ocurra un incremento en estas cifras producto de la dinámica de creación de claros y de las rápidas tasas reproductivas que ambas especies invasoras presentan. En el estudio de Dirnböck *et al.,* (2003) también se consideró a *R. ulmifolius* como una especie invasora menor, la cual quedaría limitada al área adyacente al poblado de la IRC. Greimler *et al*. (2002) concuerdan con esta idea, al establecer que *R. ulmifolius* no sería tan abundante como *A. chilensis* en áreas remotas al poblado, debido quizás al arribo tardío de la primera especie a la isla. No obstante, en la actualidad es posible encontrar a *R. ulmifolius* invadiendo la superficie completa de la IRC (Arellano, observación personal), esto a pesar del, relativamente, reciente tiempo desde su introducción.

Los micrositios más óptimos para la germinación y el establecimiento de las especies invasoras dentro del claro corresponderían a montículo y plató; sitios en los cuales se encontró aproximadamente dos tercios del total de *A. chilensis y R. ulmifolius.* Por estos motivos, estos sitios serían determinantes del desplazamiento por auto-raleo de otros individuos de las mismas especies y de otras especies endémicas. Las mayores preferencias de establecimiento que mostraron las especies invasoras por estos micrositios pueden relacionarse a las condiciones de suelos perturbados creados por el desraizamiento del árbol generador del claro, sumado a

una alta incidencia de luz en los micrositios (Yamamoto, 1992; Carlton y Bazzaz, 1998). En estos sitios los parches de suelo se encuentran enriquecidos en nutrientes (Hubbell y Foster, 1986) y más secos que los suelos adyacentes no perturbados bajo dosel (Beatty, 1984, Vitousek y Denslow, 1986, Peterson *et al*., 1990). Estas condiciones favorecen el establecimiento de especies generalistas, como *A. chilensis y R. ulmifolius*, mientras que limitan el reclutamiento exitoso de las especies endémicas. Las especies invasoras pueden colonizar rápidamente por ser especies pioneras intolerantes a la sombra, especialmente aquellas especies de semillas pequeñas (Facelli y Pickett, 1991), tales como las de *R. ulmifolius*, las cuales son incapaces de reclutar a través de la densa capa de hojarasca en el suelo no perturbado del bosque.

Por otra parte, las preferencias de las especies invasoras por ocupar los micrositios de árboles generadores del claro con un menor estado de descomposición sugiere que no existe un efecto del tiempo de creación del claro sobre el proceso de invasión. Así, los claros más invadidos presentaron un menor tiempo de creación, por lo tanto, los recursos existentes en esto micrositios (mayores niveles de luz y menores niveles de humedad) estarían actuando como determinantes del establecimiento de las especies invasoras.

Los micrositios de los claros en donde sólo se encontraron plantas de regeneración de las especies endémicas (n = 9), en general mostraron un dap del árbol generador del claro en el menor rango registrado (28 a 45 cm). De estos nueve claros, seis fueron encontrados en el menor rango de tamaños registrado (13 a 50 m^2). Se ha encontrado que el tamaño del claro está directamente relacionado con el tamaño del árbol generador del claro (McCarthy, 2001), en este caso relacionado con el dap del árbol desraizado. Estos resultados muestran que el tamaño de los claros influencia la invasión, no tan sólo al interior de los claros sino también al interior de los micrositios del árbol que los generó. Esta idea se corroboró mediante la modelación hecha. En primer lugar, a través de la relación positiva y significativa obtenida entre el dap del árbol generador del claro y la densidad de invasión en los micrositios, lo que muestra que la invasión se incrementa en la medida que se incrementa el dap, y por tanto, del tamaño claro. En segundo lugar, debido a que el tamaño de los claros fue la variable más significativa en explicar el éxito de establecimiento de las especies invasoras, coincidiendo en este resultado con otros estudios (Knapp y Canham, 2000).

El efecto negativo y significativo entre la distancia a una fuente invasora de propágulos y la densidad de especies invasoras en los micrositios del árbol generador del claro corroboraron la teoría de que la presión de propágulos es un motor fundamental del proceso invasivo (Lockwood *et al.,* 2005; Von Holle y Simberloff, 2005), así como ha sido mostrado en otros estudios (Colautti *et al.,* 2006; Milton *et al.,* 2007). Si bien se encontró un efecto negativo de esta variable con la densidad de plantas de regeneración y de juveniles de las especies invasoras *A. chilensis y R. ulmifolius* en el claro, no es clara la falta de significancia de este efecto. Como ha sido encontrado en otros trabajos, no existe necesariamente una relación directa entre la densidad de la lluvia de propágulos y la densidad de plántulas de regeneración (Vásquez, 2011), existiendo múltiples factores ambientales involucrados en estos dos procesos. Uno de los factores más determinantes entre estas dos fases es la disponibilidad de sitios adecuados para la germinación y el establecimiento de las semillas (Vásquez, 2011), lo que se daría principalmente en los micrositios de montículo y plató. Por otra parte, la dispersión de los frutos carnosos de *A. chilensis y R. ulmifolius* ocurre principalmente por dos vectores, el zorzal (*Turdus falcklandii*) y secundariamente por efectos del viento (Smith-Ramírez *et al.,* Sometido). En el bosque de PEY el viento proviene de dirección nor-este. Esta es la misma dirección en donde se encuentra ubicada la principal fuente de matorrales invasores rodeando el remanente de bosque de estudio. Luego de que el viento penetra la bahía en donde se encuentra ubicado el poblado, choca contra los faldeos del cerro el Yunque (ubicado al sur del bosque de PEY) generando un fuerte efecto torbellino (de hasta 70 km/hr durante la estación de dispersión de las especies invasoras). Por esto, probablemente la hipótesis de dispersión espacial de las especies invasoras operaría mejor en escenarios en donde los principales agentes de dispersión presenten movimientos lineales. Este podría ser el caso del zorzal (*Turdus falcklandii*) como agente dispersor, el cual se mueve constantemente durante sus períodos de forrajeo, desde los arbustos invasores hacia el bosque en donde nidifican.

La inferencia basada en la modelación aplicada es una herramienta de utilidad al momento de realizar una planificación de posibles propuestas de conservación que permitan direccionar medidas de manejo. Esto incluye una priorización de las estrategias de control requeridas para reducir la expansión de las especies invasoras, de acuerdo a las condiciones ambientales que presentaron una influencia significativa en el éxito de su establecimiento.

El principal resultado obtenido por la modelación fue haber podido determinar la influencia significativa que ejerció el tamaño de los claros sobre las densidades de plántulas y juveniles de

especies invasoras, asi como también la determinación de un tamaño de claro umbral de la invasión, relacionado al menor rango de tamaños observado (13 a 50 m^2), en los cuales no se registraron individuos de especies invasoras. Además, quedó en evidencia que las áreas de establecimiento preferidas por las especies invasoras presentan un traslape con el bosque montano endémico, caracterizado por Dirnböck *et al.*, (2003), por lo que la mayoría de la superficie de bosque quedaría susceptible a, y actualmente afectada por, la expansión de la invasión de *A. chilensis* y *R. ulmifolius.*

Debido a que se observó una clara relación entre la distancia a una fuente invasora de propágulos y la densidad de plantas de regeneración para los principales ambientes a ser invadidos, se recomienda controlar a las especies invasoras desde las áreas menos invadidas en dirección hacia la matriz invasora, correspondiente a un enfoque de manejo recomendado en ambientes que están altamente invadidos (Mack y Moody, 1992). De esta forma se propone reducir el efecto de presión de propágulos generado por la dispersión de las semillas ejercida por el viento y así prevenir que alcancen áreas sin invasión. Poblaciones pequeñas y aisladas de especies invasoras presentan mayor probabilidad de contribuir con propágulos hacia nuevas áreas, previamente no invadidas, en vez de grandes poblaciones que se encuentren a gran distancia (Moody y Mack, 1988). Como consecuencia de esto, resulta esencial generar la destrucción de estas poblaciones aisladas, antes de que se tornen nuevos sitios para la dispersión de las especies invasoras. Además, la eliminación de estas poblaciones debiera hacerse en relación a los patrones de movimiento del *T. falcklandii* y del viento. También se recomienda que el control de las especies invasoras se realice desde las zonas altas en dirección de la pendiente, para prevenir el desarrollo de nuevos focos invasivos producto de la propagación de las semillas de las especies invasoras por gravedad.

A pesar de que *R. ulmifolius* comparte ampliamente la distribución de *A. chilensis* (Greimler *et al.*, 2002), los esfuerzos para controlar estas especies deberían poner mayor atención a *R. ulmifolius* porque resultó ser la colonizadora y competidora más efectiva, y por tanto presenta un potencial invasivo mayor al de *A. chilensis.* Por otro lado, existen dos estrategias de prioridad para desarrollar un control mecánico de estas especies invasoras en el bosque de la IRC: 1) control al interior de los claros de dosel invadidos: este control debe priorizarse en claros de un tamaño superior a los 50 m^2 y ubicados en áreas de bajas altitudes y pendientes, dado que en estas condiciones ambas especies invasoras presentaron las mayores densidades poblacionales. Los claros endógenos presentan facilidad de ser controlados de especies

invasoras y alta probabilidad de que este control sea exitoso (Smith-Ramírez *et al.*, Sometido), debido a que los propágulos de especies endémicas provenientes desde el bosque inmediatamente los ocupan, aunque es necesario acompañar esta actividad con un seguimiento posterior en donde se realice una constante remoción de las plántulas de especies invasoras, las que eventualmente podrían germinar posterior al control de remoción producto de la existencia de un banco constante de semillas al interior del claro. En especial, deben removerse las plántulas y juveniles de ambas especies invasoras en los micrositios del árbol generador del claro, evitando así la propagación de la invasión a partir de estas fuentes de establecimiento, y 2) control en los bordes de los claros: en estos sitios también deben ser removidas las especies invasoras, debido a que en ellos se registró un alto éxito de establecimiento. A pesar de que bajo dosel estas especies permanecen en estado suprimido debido a una falta de luz ambiental, es de alta probabilidad que los individuos registrados al interior del bosque representen fuentes potenciales para el progreso de la invasión, los cuales podrían alcanzar la madurez reproductiva en la medida de que nuevos claros se originen, o bien que los existentes se amplíen en extensión, con lo cual ejercen una amenaza latente en incrementar su propagación en el bosque, en forma similar a lo que fue demostrado por un estudio sobre otra especie del género *Rubus* en una isla del Océano Índico (Baret *et al.,* 2008).

CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos destacaron que el rol ejercido por las perturbaciones a micro y pequeña escala al interior del bosque de PEY fueron esenciales para el establecimiento, y futura persistencia, de especies infrecuentes del dosel, como *A. chilensis* y *R. ulmifolius.* Esta situación expresa un serio problema ambiental y a la vez una paradoja en relación a los efectos que promueven los claros de dosel, debido a que son las principales fuentes de ocupación de las especies invasoras y además son la principal perturbación endógena que acontece en cualquier bosque. Por lo tanto, estas especies invasoras contarían siempre con la existencia, y disponibilidad, de estos nichos para su establecimiento. Además, debido a que los claros son sitios esenciales para la mantención del auto remplazo del bosque a través de la regeneración natural, existe un serio y latente peligro de que el bosque de PEY sea degradado progresivamente por el continuo desarrollo del proceso invasivo en su interior. Los principales aspectos de consideración arrojados por este estudio fueron:

1. Las plántulas y juveniles del arbusto invasor *A. chilensis* evidenciaron preferencias de establecimiento asociadas a claros de gran tamaño (> 150 m^2), ubicados en zonas de baja altitud y en suelos con poca profundidad de hojarasca.

2. Las plántulas y juveniles del arbusto invasor *R. ulmifolius* evidenciaron preferencias de establecimiento asociadas a claros de gran tamaño (> 150 m^2) y ubicados en zonas de baja pendiente.

3. La especie endémica *M. fernandeziana*, en las clases demográficas de plántulas y juveniles, no mostró preferencia por ninguna de las variables descriptoras de claros que fueron evaluadas. Las plántulas y juveniles de *F. mayu* evidenciaron preferencias de establecimiento asociadas a claros de gran tamaño (> 150 m^2), ubicados en zonas de baja pendiente y en suelos con alta profundidad de hojarasca. El resto de las especies arbóreas endémicas registradas en este estudio (*D. confertifolia, B. excelsa y R. venustus*) presentaron muy bajas densidades en los tres sitios del gradiente evaluado, motivo por el cual no pudieron ser sometidas a la modelación de las preferencias de hábitat de establecimiento.

4. Las plantas de regeneración de las especies invasoras ocuparon preferentemente el micrositio plató, seguido de montículo, en el árbol generador del claro. También evidenciaron

preferencia de estos micrositios en árboles generadores que presentaran baja descomposición (o poco tiempo de creación del claro), que tuvieran un dap grande y que estuvieran ubicados a una distancia pequeña respecto a una fuente invasora de propágulos.

5. Las plantas de regeneración de las especies endémicas ocuparon preferentemente el micrositio plató, en donde las mayores densidades registradas fueron individuos de *M. fernandeziana*. A su vez, *M. fernandeziana* no mostró preferencia por ninguna variable descriptora de los micrositios del árbol generador ni de los claros.

6. El manejo direccionado a controlar la proliferación de las especies invasoras *A. chilensis* y *R. ulmifolius* al interior del bosque de PEY debería enfocarse en la remoción de ambas especies, especialmente en los micrositios en montículo y plató, y al interior y en los bordes de los claros de mayor tamaño que estén ubicados en baja pendiente y altitud. Bajo dosel también deben removerse los individuos de especies invasoras al encontrarse un banco de plántulas en estado suprimido.

7. Se debiera remover a las especies invasoras desde los sitios más alejados de las fuentes invasoras de propágulos hacia los sitios más cercanos, debido a la relación negativa encontrada entre la distancia de dispersión y la densidad de propágulos.

Teniendo en consideración los esfuerzos requeridos para remover las especies invasoras y la necesidad de desarrollar en forma conjunta acciones de restauración, se podrá direccionar un manejo integral para recuperar las condiciones naturales de este ecosistema degradado, y así posibilitar la perpetuación de las dinámicas naturales del bosque y de toda la biodiversidad que se ampara en ellas.

BIBLIOGRAFÍA

ARMESTO JJ & ER FUENTES (1988) Tree species regeneration in a mid-elevation, temperate rain forest in Isla de Chiloe, Chile. *Vegetatio* 74:151-159.

ARROYO MK (1999) The Archipelago of Juan Fernandez. In: Hotspots. Eds.: Mittermeier R, N Myers, P Robles Gil & CG Mittermeier. Cemex, México.

ASNER GP, R FLINT HUGHES, PT VITOUSEK, DE KNAPP, T KENNEDY-BOWDOIN, J BOARDMAN, RE MARTIN, M EASTWOOD & RO GREEN (2008) Invasive plants transform the three-dimensional structure of rain forest. *Proceedings of the Natural Academy of Science* 105(11): 4519-4523.

BANNISTER J, R VARGAS & P DANTON (2006) *Fagara mayu* (Bertero ex Colla) Engler. Isla Robinson Crusoe. In: Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Ed.: Donoso C. Marisa Cuneo Ed. Valdivia, Chile.

BARET S, E NICOLINI, T LE BOURGEOIS & D STRASBERG (2003) Developmental patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius*, Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Annals of Botany* (London) 91:39–48.

BARET S, L COURNAC, C THEBAUD, P EDWARDS & D STRASBERG (2008) Effects of canopy gap size on recruitment and invasion on the non-indigenous *Rubus alcelifolius* in lowland tropical rain forest on Réunion. *Journal of Tropical Ecology* 24: 337-345.

BEATTY SW (1984) Influence of micro-topography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65:1406–1419.

BECKAGE B & JS CLARK (2003) Seedling survival and growth of three forest tree species: The role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84(7): 1849-1861.

BERGSTROM DM & SL CHOWN (1999) Life at the front: history, ecology and change on southern ocean islands. *Trends in Ecology and Evolution* 14:472-477.

BROKAW N (1982) The definition of treefall gap and its effects on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158-160.

BROKAW N (1985) Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.

BROKAW N & RT BUSING (2000) Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 183-188.

BUSING RT & PS WHITE (1997) Species diversity and small-scale disturbance in an old-growth temperate forest: A consideration of gap partitioning concepts. *Oikos* 78(3): 562-568.

CANHAM CD, JS DENSLOW, WJ PLATT, JR RUNKLE, TA SPIES & PS WHITE (1990) Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forest. *Can. J. For. Res.* 20: 620-631.

CARLTON GC & FA BAZZAZ (1998) Resource congruence and forest regeneration following an experimental hurricane blowdown. *Ecology* 79(4): 1305-1319.

CARMONA MR, JJ ARMESTO, JC ARAVENA & CA PÉREZ (2002). Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forest in Chiloé Island, Chile. *Forest Ecology and Management* 164: 265-275.

CASTRO C, L BRIGNARDELLO & P CERECEDA (1995) Determinación de Áreas con Riesgo Morfodinámico en San Juan Bautista. Isla Robinson Crusoe. Comuna de Juan Fernández. V región. *Rev. Geográfica de Chile Terra Australis.* 40: 43-61.

CASTRO SA, M MUÑOZ & FM JAKSIC (2007) Transit towards floristic homogenization on oceanic islands in the south-eastern Pacific: comparing pre-European and current floras. *Journal of Biogeography* 34: 213-222.

CASTRO SA & FM JAKSIC (2008) Role of non-established plants in determining biotic homogenization patterns in Pacific Oceanic Islands. *Biological Invasions* 10:1299-1309.

CHRISTIE DA & JJ ARMESTO (2003) Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Islands, Chile. *Journal of Ecology* 91(5): 776-784.

CLARK DA & DB CLARK (1992) Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62, 315–344.

CLEBSCH EE & RT BUSING (1989) Secondary succession, gap dynamics and community structure in a southern Appalachian cove forest. *Ecology* 70(3): 728-735.

COLAUTTI RI, IA GRIGOROVICH & HJ MACISAAC (2006) Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8: 1023–1037.

CONAF (2009) Plan de manejo Parque Nacional Archipiélago de Juan Fernández. 294pp.

CRONK QCB & JL FULLER (2001) Plant Invaders: the Threat to Natural Ecosystems. Earthscan, London, Sterling.

CUEVAS JG & G VAN LEERSUM (2001) Project “conservation, restoration and development of the Juan Fernández Islands, Chile”. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 899-910.

CUEVAS JG & R VARGAS (2006) *Drimys confertifolia* Phil. Isla Robinson Crusoe. In: Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Ed.: Donoso C. Marisa Cuneo Ed. Valdivia, Chile.

CUEVAS JG & J FIGUEROA (2007) Seed germination of species of the Juan Fernández Archipiélago under laboratory conditions. *Gayana Bot* 64(1): 60-80.

CUEVAS JG, A MARTICORENA & LA CAVIERES (2004) New additions to the introduced flora of the Juan Fernandez Islands: Origin, distribution, life history traits and potential of invasion. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 523-538.

DAEHLER CC, JS DENSLOW, S ANSARI & HC KUO (2004) A risk-assessment system for screening out invasive pest plants from Hawaii and other Pacific islands. *Conservation Biology* 18(2): 360-368.

DALLING JW & SP HUBBELL (2002) Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568.

DANTON P (2006) The "*Myrtisylva*" of the Juan Fernandez Archipelago (Chile), a threatened forest. *Acta Botanica Gallica* 153: 179.

DANTON P, C PERRIER & M BOUDRIE (2003) Quelques généralités sur l̇ archipel Juan Fernández, Chili. *Journal of Botanical Society* 24: 5-15.

DANTON P, C PERRIER & G MARTINEZ (2006) Nouveau catalogue de la flore vasculaire de l'archipel Juan Fernandez (Chili) Nuevo catalogo de la flora vascular del Archipielago Juan Fernandez (Chile). *Acta Botanica Gallica* 153(4): 399-587.

DAVIS MA (2003) Biotic globalization: Does competition from introduced species threaten biodiversity? *BioScience* 53(5): 481-489.

DAVIS SD, VH HEYWOOD & AC HAMILTON (1995) Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation. World Wide Fund for Nature and IUCN-the World Conservation Union, Cambridge, UK.

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

DAVIS MA, J PERGL, AM TRUSCOTT, J KOLLMANN, JP BAKKER, R DOMENECH, K PRACH, AH PRIEUR-RICHARD, RM VEENEKLAAS, P PYSEK, R DEL MORAL, RJ HOBBS, SL COLLINS, ST PICKETT & PB REICH (2005) Vegetation change: A reunifying concept in plant ecology. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7(1): 69-76.

DENSLOW JS (1980) Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12: 47-55.

DENSLOW JS (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.

DENSLOW JS (1995) Disturbance and diversity in tropical rain forest: the density effect. *Ecological Applications* 5: 962-968.

DENSLOW JS (2001) The ecology of insular biotas. *Trends in Ecology and Evolution* 16(8): 423-424.

DENSLOW JS (2003) Weeds in paradise: Thoughts on the invasibility of tropical islands. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90:119-127.

DIRNBÖCK T, J GREIMLER, S LOPEZ & TF STUESSY (2003) Predicting future threats to the native vegetation on Robinson Crusoe Island, Juan Fernandez Archipiélago, Chile. *Conservation Biology* 17(6): 1650-1659.

ELIAS RB & E DIAS (2009) Gap dynamics and regeneration strategies in *Juniperus – Laurus* forests of the Azores Islands. *Plant Ecology* 200(2): 179-189.

FACELLI JM & STA PICKETT (1991) Plant litter: dynamics and effects on plant community structure and dynamics. *Botanical Review* 57:1–32.

FELLMANN M (2004) Contribution à la mise en place d' une stratégie de contrôle vis-à-vis des espèces exotiquez envahissantes en vue de la préservation et de la restauration des écosystèmes terrestres de l'île Robinson Crusoé (Chili). Mémoire de fin d'études, Formation des Ingénieurs Forestiers. *Volume 1: Rapport*. 116pp.

FRITTS TH & GH RODDA (1998) The role of introduced species in the degradation of Islands ecosystems: A case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 113-140.

GÁLHIDY L, B MIHÓK, A HAGYÓ, K RAJKAI & T STANDOVÁR (2006) Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest. *Plant Ecology* 183: 133-145.

GASTON KJ, AG JONES, C HÄNEL & SL SHOWN (2003) Rates of species introduction to a remote oceanic island. *Proceedings of the Royal Society* 270: 1091-1098.

GORDILLO J (1990) The colonization of San Cristobal, Galapagos Islands – a historical perspective. In: Lawesson JE, Hamann O, Rogers G, Reck G and Ochoa H (eds) Botanical Research and Management in Galapagos, pp 247–250. *Monographs in Sytematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 32.

GREIMLER J, TF STUESSY, U SWENSON, CM BAEZA & O MATTHEI (2002) Plant invasions on an oceanic archipelago. *Biological Invasions* 4: 73-85.

GUTIERREZ AG, JJ ARMESTO & JC ARAVENA (2004) Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth North Patagonian rain forest in Chiloe Island, Chile. *Journal of Ecology* 92(4): 598-608.

HAJEK E & G ESPINOZA (1987) Meteorología, Climatología y Bioclimatología de las Islas oceánicas Chilenas. pp 55-83. En: Islas Oceánicas Chilenas: Conocimiento Científico y Necesidades de investigación. J.C Castilla (Ed). 1987. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.

HOBBS RJ (1991) Disturbance as a precursor to weed invasion in native vegetation. *Plant Protection Quarterly* 6: 99-104.

HOBBS RJ & LF HUENNEKE (1992) Disturbance, diversity and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* 6(3): 324-337.

HOBBS RJ & SE HUMPHRIES (1995) An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology* 9(4): 761-770.

HUBBELL SP & RB FOSTER (1986) Canopy gaps and the dynamics of a Neotropical forest. Pp. 77–96 in Crawley, M. J. (ed.). *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

HULM P & J THORSELL (1995) Robinson Crusoe's islands face an uncertain future. *Plant Talk* 2: 19-21.

JESSON L, D KELLY & A SPARROW (2000) The importance of dispersal, disturbance, and competition for exotic plant invasions in Arthur's Pass National Park, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 38: 451-468.

JOSHI C, J DE LEEUW & IC VAN DUREN. 2004. Remote sensing and GIS applications for mapping and spatial Modelling of invasive species. In: XXth ISPRS Congress, Istanbul, Turkey, Commission 7, pp. 669–678.

KELLNER JR, DB CLARK & SP HUBBELL (2009) Pervasive canopy dynamics produce short term stability in a tropical rain forest landscape. *Ecology Letters* 12: 155-164.

KENDERES K, B MIHÓK & T STANDOVÁR (2008) Thirty years of gap dynamics in a central European beech forest reserve. *Forestry* 81(1): 111-123.

KING SE & JB GRACE (2000) The effects of gap size and disturbance type on invasion of wet pine savanna by cogongrass, *Imperata cilindrica (Poaceae). American Journal of Botany* 87: 1279-1286.

KNAPP LB & CD CANHAM (2000) Invasion of an old-growth forest in New York by *Ailanthus altissima:* Sapling growth and recruitment in canopy gaps. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127(4): 307-315.

KOLAR CS & DM LODGE (2001) Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16(4): 199-204.

KUEFFER C, CC DAEHLER, CW TORRES-SANTANA, C LAVERGNE, JY MEYER, R OTTO & L SILVA (2010) A global comparison of plant invasions on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12(2): 145-161.

LAWESSON JE (1990) Alien plants in the Galapagos Islands, a summary. In: Lawesson JE, Hamann O, Rogers G, Reck G and Ochoa H (eds) Botanical Research and Management

in Galapagos, pp 15–20. Monographs in Sytematic Botany from the Missouri Botanical Garden.

LAWTON R & FE PUTZ (1988) Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69:764-777.

LEE R (1978) Forest microclimatology. Columbia University Press, New York, 276 pp.

LEUNG B, JM DRAKE & DM LODGE (2004) Predicting invasions: Propagule Pressure and the gravity of Allee effects. *Ecology* 85:1651-1660.

LOCKWOOD J, P CASSEY & T BLACKBURN (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:223–228.

LORIMER CG (1989) Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. *Ecology* 70:565-567.

MACK RN & ME MOODY (1992) Modelling to predict the fate of invading plants. pp 739-742. In: Alien Plant Invasions in Native Ecosystems of Hawai'i. C.P. Stone, C.W. Smith, and J.T. Tunison (eds). Univ. Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit. Honolulu: Univ. Hawaii Press.

MARTIN TG, BA WINTLE, JR RHODES, PM KUHNERT, SA FIELD, SJ LOW-CHOY, AJ TYRE & HP POSSINGHAM (2005) Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modeling the source of zero observations. *Ecology Letters* 8:1235-1246.

MCCARTHY J (2001) Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environmental Review* 9: 1-59.

MILBAU A, I NINJS, F DE RAEDEMAECKER, D REHEUL & B DE CAUWER (2005) Invasion in grasslands gaps: the role of neighbourhood richness, light availability and species complementary during two successive years. *Functional Ecology* 19:27-37.

MILTON SJ, J WILSON, DM RICHARDSON, C SEYMOUR, W DEAN, D IPONGA & S PROCHEŞ (2007) Invasive alien plants infiltrate bird-mediated shrub nucleation processes in arid savanna. *Journal of Ecology* 95: 648–661.

MOLOFSKY J & CK AUGSPURGER (1992) The effects of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.

MONTGOMERY RA & RL CHAZDON (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165-174.

MOODY ME & RN MACK (1988) Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *J Appl Ecol* 25:1009–1021

MOONEY HA & RJ HOBBS (2000) Invasive species in a changing world. Island Press, Washington. 457 pp.

MUÑOZ A & ME GONZÁLEZ (2006) Aristotelia chilensis (Mol) Stuntz. In: Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Ed.: Donoso C. Marisa Cuneo Ed. Valdivia. Chile. Trama Impresiones S.A. Concepción. Chile. Pp. 166-172.

NUMATA S, M YASUDA, T OKUDA, N KACHI & MN NUR SUPARDI (2006) Canopy gap dynamics of two different forest stands in a Malasian lowland rain forest. *Journal of Tropical Forest Science* 18(2): 109-116.

PAUCHARD A, B LANGDON & E PEÑA (2008) Potencial invasive de *Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) Franco en bosques nativos del centro-sur de Chile: Patrones y recomendaciones. En Capítulo 5: Bosques seminaturales, una opción para la rehabilitación de bosques nativos degradados. 26pp.

PETERSON CJ, WP CARSON, BC MCCARTHY & STA PICKETT (1990) Microsite variation and soil dynamics within newly created tree-fall pits and mounds. *Oikos* 58:39-46.

PICKETT STA & PS WHITE (1985) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando. 472pp.

PYŠEK P & DM RICHARDSON (2006) The biogeography of naturalization in alien plants. *Journal of Biogeography* 33: 2040-2050.

RAMÍREZ C & C SAN MARTÍN (2005) Asociaciones vegetales en la Cordillera de la Costa en la Región de Los Lagos. En: Historia, Biodiversidad y Ecología de los bosques costeros de Chile. Eds.: C Smith-Ramírez, JJ Armesto, C Valdovinos. Pp. 206-224.

REJMÁNEK M (2000) Invasive plants: Approaches and predictions. *Austral Ecology* 25: 497-506.

RICCI M (2006) Conservation Status and ex-situ cultivation efforts of endemic flora of the Juan Fernandez Archipelago. *Biodiversity and Conservation* 15:3111-3130.

RICHARDS SA (2008) Dealing with overdispersed count data in applied ecology. *Journal of Applied Ecology* 45: 218-227.

RICKLEFS RE (1977) Environmental heterogeneity and plant species diversity: A hypothesis. *The American Naturalist* 11(1): 376-381.

RUNKLE JR (1982) Patterns of disturbance in some old-growth mesie forest of Eastern North America. *Ecology* 63: 1533-1546.

SANFORD RL, HE BRAKER & GS HARTSHORN (1986) Canopy openings in a primary Neotropical lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 2: 277-282.

SALA OE, F STUART CHAPIN III, JJ ARMESTO, E BERLOW, J BLOOMFIELD, R DIRZO, E HUBER-SANWALD, LF HUENNEKE, RB JACKSON, A KINZIG, R LEEMANS, DM LOGDE, HA MOONEY, M OESTERHELD, M LEROY POFF, MT SYKES, BH WALKER, M

WALKER & DH WALL (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.

SAX DF, SD GAINES & JH BROWN (2002) Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: A comparative study of plants and birds. *The American Naturalist* 160(6): 766-783.

SCHNITZER SA & WP CARSON (2001) Tree-fall gaps and the maintenance of species diversity in a Tropical forest. *Ecology* 82(4): 913-919.

SKOTTSBERG C (1953) The vegetation of the Juan Fernández Island. In: Skottsberg C (ed) The natural history of Juan Fernández and easter island: 793-960. Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, Uppsala, Sweden.

SMITH CW (1985) Impacts of alien plants on Hawaii's native biota. In Stone CP and Scott JM (eds) Hawaii's Terrestrial Ecosystems: Preservation and Management, pp 180–250. Cooperative National Park Resource Studies Unit, University of Hawaii, Honolulu.

SMITH-RAMIREZ C, GS ARELLANO, JP MORA, E HAGEN, R VARGAS, J CASTILLO & A MIRANDA (Sometido) Una interacción biológica como una amenaza para la biodiversidad del Archipiélago de Juan Fernández (en revisión).

STUESSY T, K FOLAND, J SUTTER & M SILVA (1984) Botanical and geological significance of potassium-argon dates from the Juan Fernandez Islands. *Science* 225: 49–51.

SUDING KN & D GOLDBERG (2001) Do disturbances alter competitive hierarchies? Mechanisms of change following gap creation. *Ecology* 82(8): 2133-2149.

SWENSON U, TE STUESSY, M BAEZA & DJ CRAWFORD (1997). New and historical plant introductions and potential pets in the Juan Fernandez Islands, Chile. *Pacific Science* 51: 233-253.

TILMAN D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.

UNIVERSIDAD MAYOR (2004) Estudio interpretativo de imágenes satelitales y fotografías aéreas del Parque Nacional Archipiélago de Juan Fernández. Laboratorio de Ciencias de Información Geográfica, Universidad Mayor, Santiago, Chile.

VARGAS R (2004) Caracterización de los bosques originales de isla Robinson Crusoe. Tesis Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. Valdivia. Chile. 84 pp.

VARGAS R & J BANNISTER (2003) Informe de práctica profesional en Isla Robinson Crusoe: Estructura de los Bosques prístinos de la isla Robinson Crusoe. CONAF V región. Valparaíso. 37 p.

VARGAS R & A REIF (2009) The structure, regeneration and dynamics of the original forest of Robinson Crusoe's island (Juan Fernández Archipelago, Chile): Baseline for its restoration. *Presentation XVIII World Forest Congress*, Argentina.

VARGAS R, J BANNISTER & P DANTON (2006) *Myrceugenia fernandeziana* (Hook. & Arn.) Johow. Isla Robinson Crusoe. In: Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Ed.: Donoso. C. Marisa Cuneo Ed. Valdivia. Chile.

VARGAS R, J CUEVAS, C LE QUESNE, A REIF & J BANNISTER (2010) Spatial distribution and regeneration strategies of the main forest species on Robinson Crusoe Island. *Revista Chilena de Historia Natural* 83:349-363.

VÁSQUEZ I (2011) Patrones espaciales de reclutamiento y dispersión de semillas del árbol *Persea lingue* (Miers ex Bertero) Ness en el bosque del valle del sur de Chile, efectos del hábitat y un corredor. Tesis de Pregado, Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile, Santiago.

VEBLEN TT (1985) Forest development in tree-fall gaps in the temperature rain forests of Chile. *Natl. Geogr. Res*. 1(2): 162-183.

VER HOEF JM & PL BOVENG (2007) Quasi-poisson vs negative binomial regression: how should we model overdispersed count data? *Ecology* 88(11): 2766-2772.

VITOUSEK PM & JS DENSLOW (1986) Nitrogen and phosphorus availability in tree-fall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of Ecology* 74:1167–1178.

VON HOLLE B & D SIMBERLOFF (2005) Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86:3212-3218.

YAMAMOTO SI (1989) Gaps dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo* 102: 93-114.

YAMAMOTO SI (1992) The gap theory in forest dynamics. *The Botanical Magazine, Tokyo* 105:375-383.

YAMAMOTO SI (2000) Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research* 5: 223-229.

WHITE PS (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229-299.

WHITE PS & A JENTSCH (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399–45.

WHITMORE TC (1989) Changes over twenty-one years in the Kolombangara rain forests. *Journal of Ecology* 77:469-483.

ZUUR AF, A MIRA, F CARVALHO, EN IENO, AA SAVELIEV, GM SMITH & NJ WALKER (2009) Negative binomial GAM and GAMM to analyse amphibian roadkills. Pp 383-397. Ed.: Zuur AF. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science Series.