



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales

Moduladores de la ocurrencia de especies potencialmente invasoras en ecosistemas incendiados: el caso del incendio de China Muerta

Patrocinante: Sra. Susana Paula

Co-patrocinante: Sra. Milen Duarte

Trabajo de Tesina presentado como parte de
los requisitos para optar al título de:

Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales

CAMILO JOAQUÍN BUSTOS PÉREZ

VALDIVIA

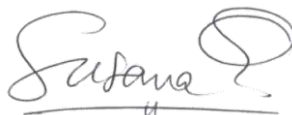
2026

	Índice de materias	Página
i	Calificación del Comité de Titulación	i
ii	Agradecimientos	ii
iii	Dedicatoria	iii
iv	Resumen	iv
1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	Invasiones biológicas	1
1.2	El ciclo de invasión-fuego	2
1.3	Invasión post-incendio en bosque de Araucaria araucana	3
1.4	Objetivo general y objetivos específicos.	4
2	METODOLOGÍA	5
2.1	Área de estudio	5
2.2	Establecimiento de parcelas	6
	Identificación y selección de especies exóticas con	8
2.3	potencial invasor	
2.4	Moduladores de la invasibilidad	9
2.5	Modelamiento estadístico	12
2.6	Mapa de invasibilidad	14
3	RESULTADOS	15
	Caracterización de los moduladores ambientales y	15
3.1	disturbio	
3.2	Desempeño general de modelo y patrones de ocurrencia	17
3.3	Resultados del modelo LASSO	18
3.4	Mapa de probabilidad de invasibilidad	22
4	DISCUSIÓN	24
5	CONCLUSIÓN	30
6	REFERENCIAS	32
Anexos	1. Distribución porcentual del área afectada por el incendio	
	2. Listado de las especies	
	3. Validación de la distancia a caminos	
	4. Tabla de coeficientes de las especies	

Calificación del Comité de Titulación

		Nota
Patrocinante:	Sra. Susana Paula	<u>6,9</u>
Co-patrocinante:	Sra. Milen Duarte	<u>6,9</u>
Informante:	Sr. Sergio Estay	<u>6,8</u>
Informante:	Sra. Cecilia Smith	<u>6,9</u>

El Patrocinante acredita que el presente Trabajo de Titulación cumple con los requisitos de contenido y de forma contemplados en el Reglamento de Titulación de la Escuela. Del mismo modo, acredita que en el presente documento han sido consideradas las sugerencias y modificaciones propuestas por los demás integrantes del Comité de Titulación.



Susana Paula

NOMBRE

Agradecimientos

Agradecer en primer lugar al Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB) y a los integrantes del proyecto PrioRest por la facilitación de datos y por ser la base de esta investigación. Al equipo del Laboratorio de Ecología del Fuego por la confianza y la ayuda brindada en estos últimos años. De igual forma, agradecer a los miembros de mi comisión evaluadora por dedicar su tiempo a la revisión y corrección de este manuscrito.

Un agradecimiento especial a mi profesora patrocinante, Dra. Susana Paula. Gracias por su confianza desde el primer minuto, por ser mi guía en este proceso y sobre todo por su paciencia incondicional en todo momento. Su rigor académico y su calidez humana han sido un pilar importante para el desarrollo de esta tesina y para mi formación como profesional.

A mis amigos y gente de distintos ámbitos que conocí en este periodo universitario. Especialmente mis amigos de *La Familia*, gracias por hacer de esta etapa mucho más grata, de compañía y sobre todo graciosa. A mi amiga Coni por ser mi eterna confidente, por las peleas, chistes y abrazos cuando más se necesitaban. Al *Club Deportivo FacForen*, por darme el espacio de demostrar mi pasión, y a la Selección de Fútbol UACh por permitirme competir y representar a la universidad en un campeonato nacional.

Agradecer a Daniela Vargas Piñeiro por ser mi compañera y muchas veces maestra en este último tiempo. Por los días y noches de estrés, por ser mi oído de escucha en las dudas y cuestionamientos, por la paciencia y por su gran cariño.

Unas gracias profundas al cielo a mi madre, Laura Pérez Rioseco, por acercarme desde niño a la naturaleza; por hacer que me fije en los árboles, en los bosques, en el lago, en el cielo que se veía desde la ventana del auto mientras viajábamos a algún destino no lejano. Por permitirme crecer con curiosidad. Por levantarse todos los días de su vida para que la mía fuera mejor que la de ella. Por darme y enseñarme todo lo que soy hoy, por transmitirme su fuerza y su alegría y por siempre dejar que yo decida mi propio camino, a pesar de no estar tomando la mejor decisión.

Agradecer a mi hermana, Bárbara Bustos Pérez, por su apoyo incondicional durante toda mi vida, por apoyarme en mis sueños y pasiones, por retarme muchas veces cuando lo estaba haciendo mal y por actuar muchas veces como mi segunda madre. Gracias por traer al niño más tierno del mundo, mi sobrino Gabriel Zúñiga Bustos. Si alguna vez lees esto, gordito mío, quiero decirte que fuiste mi cómplice más de las veces que te imaginas; el abrazo que me faltaba, la risa que necesitaba y mi mejor distracción.

Dedicatoria

A mi queridísima madre. Por tu amor incondicional, tu alegría eterna y por guiar mi camino desde siempre y para siempre.

Resumen

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas a la biodiversidad, especialmente en ecosistemas afectados por disturbios de alta intensidad como son los incendios forestales. El proceso de invasión por especies exóticas está modulado por la capacidad invasora de las especies y la susceptibilidad a la invasión de los ecosistemas receptores (invasibilidad); en sistemas afectados por incendios, el estudio de la susceptibilidad del sitio a ser invadido es especialmente crítico. En este sentido, el presente estudio evaluó distintos moduladores antrópicos, ambientales y de disturbio asociados a la ocurrencia de especies exóticas con potencial invasor en el área afectada por el incendio de China Muerta en 2015. Se establecieron 95 parcelas de muestreo estratificadas al azar considerando la severidad del incendio, el tipo forestal y variables topográficas, donde se registraron presencia y abundancia de flora vascular. Mediante el algoritmo de regularización LASSO y remuestreo por *bootstrapping*, se modeló la probabilidad de ocurrencia de las especies exóticas con potencial invasor más frecuentes: *Rumex acetosella*, *Lactuca serriola*, *Epilobium brachycarpum*, *Cirsium vulgare* y *Taraxacum officinale*. Los resultados demostraron que la severidad del incendio fue el modulador más determinante de la invasibilidad, actuando probablemente como un catalizador que redujo la resistencia biótica. Se identificaron interacciones significativas entre la severidad y la pendiente, donde las zonas de relieve suave favorecieron el establecimiento, posiblemente al retener mayor humedad y nutrientes. Complementariamente, la presión ganadera se validó como un vector de dispersión importante para la colonización y establecimiento de las especies. La proyección espacial de los modelos permitió generar un mapa de invasibilidad potencial que identificó una superficie de máxima vulnerabilidad de 522,4 ha. Se concluyó que la invasibilidad post-incendio es un proceso multifactorial, aunque mediado principalmente por la severidad del incendio, que genera condiciones favorables para la colonización. Este estudio aporta una herramienta técnica aplicada para priorizar estrategias de manejo preventivo de las invasiones biológicas en ecosistemas protegidos de alto valor ecológico.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Invasiones biológicas

En un mundo globalizado y sujeto a cambios constantes de los ecosistemas debido a la antropización, las fronteras biológicas se diluyen con mayor rapidez, lo que promueve las invasiones biológicas, una de las mayores amenazas para la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas asociados al cambio global (Pyšek *et al.* 2020). Las especies exóticas, es decir, aquellas que llegan a un ecosistema fuera de su rango natural, no siempre representan un problema. Sin embargo, cuando estas logran establecerse y finalmente expandirse, generando alteraciones negativas en las dinámicas ecológicas del hábitat colonizado, se clasifican como especies invasoras (Richardson *et al.* 2000, Pyšek *et al.* 2020, Roy *et al.* 2023, Simberloff *et al.* 2024). Complementariamente el Invasive Species Compendium (ISC) de CABI (2025) extiende este concepto definiendo una especie exótica invasora como una especie exótica que causa o es probable que cause, perjuicios tanto al medio ambiente como a la economía o a la salud humana. No obstante, es correcto diferenciar el comportamiento expansivo de las especies (i.e. el fenómeno de invasión) con el origen biogeográfico (Valéry *et al.* 2008). Si bien el término “invasora” puede aplicarse también a especies nativas que colonizan agresivamente un área tras un disturbio, como ocurre con algunas especies del género *Chusquea* (Giordano *et al.* 2009), en el contexto de este trabajo el concepto se utiliza para referirse estrictamente a especies exóticas invasoras.

El éxito invasivo de las especies exóticas no es casual, sino que depende tanto de las características de la propia especie como de las características ambientales del lugar. En particular, estas especies suelen tener características que les otorgan ventajas competitivas frente a especies autóctonas: rápida reproducción, alta plasticidad fenotípica, estrategias de dispersión efectivas y una notable tolerancia a condiciones ambientales adversas (Castro-Diez *et al.* 2005, León y Vargas 2009). Sin embargo, es importante considerar que no todas las especies exóticas poseen la misma capacidad de establecerse y propagarse, por lo que existen variaciones en su potencial de invasión. Respecto al lugar, la susceptibilidad de un ecosistema a ser invadido se denomina invasibilidad, y depende de la interacción entre las características del hábitat y los factores de disturbios presentes (Davis *et al.* 2000, Rejmánek y Richardson 2013).

Las variables que modulan la invasibilidad se relacionan con la conectividad del paisaje, características ambientales abióticas y bióticas del ecosistema, así como con el régimen de perturbaciones (Catford *et al.* 2009). En ecosistemas de montaña, los caminos actúan como corredores de dispersión

para especies invasoras, facilitando su transporte a través de vehículos, ganado u otras actividades humanas (Von der Lippe y Kowarik 2007, Catford *et al.* 2011). Asimismo, las características abióticas del ecosistema, como la pendiente del terreno, la elevación o el microclima, influyen directamente en la colonización y establecimiento de especies invasoras (Catford *et al.* 2011). Por ejemplo, pendientes de menor desnivel tienden a retener mayor humedad y materia orgánica (Gxasheka *et al.* 2023), lo que incrementa la disponibilidad de recursos, favoreciendo la regeneración o el establecimiento de especies exóticas invasoras que suelen ocupar áreas con mayor disponibilidad de estos recursos (Bradley *et al.* 2010), mientras que sectores que son más abruptos o erosionados pueden actuar como un filtro para el establecimiento de organismos en general (Kemppinen *et al.* 2024). A nivel biótico, surge el término de resistencia biótica, el cual se refiere a la capacidad de una comunidad para resistir la invasión de especies exóticas (Levine *et al.* 2004). Específicamente, los ecosistemas con una alta diversidad y cobertura de especies nativas presentan una mayor resistencia a las invasiones biológicas, esto debido a interacciones como la competencia, las que limitan las oportunidades para que las especies exóticas se establezcan (Levine *et al.* 2004). Finalmente, las especies invasoras se caracterizan por ser especialmente frecuentes y exitosas en ecosistemas alterados, fragmentados o degradados, donde las perturbaciones reducen la resistencia biótica y generan condiciones favorables para el establecimiento y expansión de especies exóticas (Pyšek *et al.* 2020).

Conocer las condiciones bajo las cuales son más probables las invasiones biológicas contribuye a la gestión temprana del proceso de invasión, ya que permite anticipar procesos de colonización y orientar medidas preventivas antes de que estas especies se establezcan de manera irreversible. Sin embargo, dado que en los procesos de invasión interactúan múltiples factores, tanto ecológicos como antrópicos, resulta oportuno aplicar herramientas de modelamiento para estimar la probabilidad de ocurrencia de especies exóticas bajo distintos escenarios ambientales. La proyección de estos modelos en el espacio permitiría generar mapas de invasibilidad bajo distintos escenarios ambientales, constituyéndose como base científica para el diseño de estrategias de manejo preventivo para la conservación (Elith *et al.* 2008, Vicente *et al.* 2010, Rejmánek y Richardson 2013, Venette *et al.* 2021).

1.2 El ciclo de invasión-fuego

Dentro de los factores de perturbación que facilitan las invasiones biológicas, los incendios de origen antrópico destacan por los intensos cambios que generan en la estructura y dinámica de los ecosistemas afectados (Brooks *et al.* 2004, Roces-Díaz *et al.* 2021).

Estos eventos, provocados por negligencia o actos intencionados, generan condiciones de alta perturbación que reducen drásticamente la cobertura vegetal nativa y dejan el suelo expuesto, facilitando la colonización por especies invasoras, especialmente aquellas con características pioneras o adaptadas al fuego (Brooks *et al.* 2004). Los incendios antrópicos pueden actuar como catalizadores de las invasiones biológicas incluso en ecosistemas donde históricamente los incendios han ocurrido de forma natural (Keeley y Brennan 2012). En ocasiones ocurren fenómenos de retroalimentación positiva en los que las especies invasoras modifican las propiedades del combustible, alterando el régimen de incendios de tal manera que se favorece su persistencia y expansión (Tomat-Kelly y Flory 2023). Esto se describe como el ciclo invasión-fuego (Brooks *et al.* 2004, Tomat-Kelly y Flory 2023). En este sentido, los incendios de origen antrópico están alterando los regímenes naturales de incendios, modificando su frecuencia, extensión y severidad en muchas regiones del mundo (Bowman *et al.* 2009) y, con ello, aumentando el riesgo de invasión posterior (Prevéy *et al.* 2024). Es por esto que la implementación de medidas de control post-incendio tempranas es necesaria para evitar que se consolide esta retroalimentación, donde las invasoras facilitan nuevos incendios.

1.3 Invasión post-incendio en bosque de *Araucaria araucana*

Los bosques dominados por *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch constituyen una de las formaciones vegetacionales más emblemáticas del sur de Sudamérica. Esta especie, endémica del centro-sur de Chile y de la cordillera andina de Argentina, ha evolucionado bajo un régimen de fuego natural, caracterizado por incendios de gran magnitud, pero de baja frecuencia, intercalados con eventos más frecuentes de menor extensión y severidad, siendo el clima y la actividad humana los factores de más relevancia en la modificación del régimen natural de incendios en estos bosques (González *et al.* 2020, González y Veblen 2006). En este sentido, la alteración del régimen de incendios puede poner en riesgo la capacidad de regeneración de estos ecosistemas (Kitzberger *et al.* 2025).

Un caso representativo del impacto de la alteración del régimen de incendios en los bosques de *A. araucana* es el incendio ocurrido en marzo de 2015 en la comuna de Melipeuco, en la Región de La Araucanía. Este evento afectó una superficie aproximada de 3.500 ha, incluyendo parte de la Reserva Nacional China Muerta, por la que este evento recibió el nombre de la reserva. El incendio afectó con diferente severidad bosques de *Araucaria araucana* y *Nothofagus* spp., alterando su estructura y composición de manera desigual (Arroyo-Vargas *et al.* 2019). La magnitud de esta perturbación generó un escenario ideal para el establecimiento de especies exóticas, tal y como puso de manifiesto el estudio

de Arroyo-Vargas *et al.* (2019), en el que se encontró una mayor ocurrencia de especies exóticas en zonas donde la severidad del fuego fue menor, en comparación con zonas de alta severidad y los sitios no quemados. No obstante, sigue siendo una incógnita en qué medida otros factores, como la presión antrópica y ciertas variables ambientales (e.g., elevación, pendiente u orientación) modulan el riesgo de invasión dentro del perímetro afectado por el incendio de China Muerta, particularmente por aquellas especies exóticas que representan un alto potencial invasor.

1.4 Objetivo general y objetivos específicos

El presente trabajo tiene como **objetivo general** identificar los principales moduladores antrópicos y ambientales que explican la ocurrencia de las especies exóticas con potencial invasor más frecuentes dentro del área afectada por el incendio de China Muerta, con el fin de generar un mapa de invasibilidad para el diseño de estrategias de manejo preventivo.

Para la consecución de este objetivo general, se abordarán los siguientes **objetivos específicos**:

1. Modelar e inferir estadísticamente la probabilidad de ocurrencia de las especies exóticas potencialmente invasoras seleccionadas en función de variables predictoras de presión antrópica, ambientales y de incendio.
2. Generar un mapa de probabilidad de invasibilidad de ocurrencia para las especies exóticas potencialmente invasoras seleccionadas dentro del área afectada a partir de los resultados del modelo estadístico y de mapas de las variables predictoras evaluadas.

2. METODOLOGÍA

2.1 Área de estudio

El área de estudio corresponde al área afectada por el incendio que se originó el 14 de marzo de 2015 en el sector cordillerano de la comuna de Melipeuco, Región de La Araucanía (figura 1). El incendio estuvo activo por más de 20 días, afectando aproximadamente 3.500 ha. Aunque el 52% del área afectada se encontraba dentro de los límites de la Reserva Nacional China Muerta, el fuego también se propagó hacia otras áreas silvestres protegidas por el estado, propiedades privadas adyacentes y sectores colindantes fuera de la unidad protegida (Figueroa y Vergara-Pinto 2018). La zona afectada se encuentra en la cordillera andina (38°S, 71°O), entre los 759 y 2.000 m s.n.m. Los suelos predominantes en el área afectada son, principalmente, Andisoles y (en menor medida) Histosoles, ambos desarrollados sobre depósitos de cenizas volcánicas recientes (Luzio *et al.* 2010). Estos suelos se caracterizan por su buena permeabilidad, alta porosidad y notable capacidad de retención de agua, lo que favorece el desarrollo de la vegetación (Luzio *et al.* 2010). Sin embargo, tras incendios de alta severidad, estas propiedades pueden deteriorarse significativamente debido a la pérdida de materia orgánica, así como también a la volatilización de nutrientes; además, la pérdida de cobertura vegetal y la exposición del suelo a la erosión también contribuyen a este deterioro (Rivas *et al.* 2012, Fuentes-Ramírez *et al.* 2018).

La vegetación afectada por el incendio corresponde a la formación vegetacional Bosques Andino-Patagónicos dominados por *Araucaria araucana* en asociación con especies del género *Nothofagus*, principalmente *Nothofagus pumilio* (Poepp. y Endl.) Krasser y *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (Luebert y Plischoff, 2004). Estos bosques pueden formar asociaciones mixtas o comunidades monoespecíficas según las condiciones altitudinales y edáficas (CONAF 2024). El fuego tuvo efectos significativos en la estructura y composición de estos ecosistemas, generando condiciones críticas para la regeneración, especialmente en sectores de alta severidad, donde se registró la ausencia total de *N. pumilio* y un incremento en la presencia de especies exóticas invasoras y pioneras en zonas afectadas por baja severidad (Fuentes-Ramírez *et al.* 2018, Arroyo-Vargas *et al.* 2019).

La mayor parte del área afectada por el incendio corresponde a la Reserva Nacional China Muerta (en adelante, la Reserva). Esta Reserva fue creada por Decreto Supremo N°330 en 1968 y es administrada por la Corporación Nacional Forestal (CONAF). Forma parte de la Reserva de la Biosfera Araucarias de la UNESCO desde 1983. La unidad protegida abarca 11.168 ha de bosques nativos de alto valor ecológico y cultural, con una alta representación de *A. araucana* (araucaria). La araucaria es una especie

considerada Monumento Natural desde 1990 (CONAF 2024). Además de su importancia ecológica, la reserva también posee un fuerte valor simbólico y funcional para las comunidades mapuche-pewenche que históricamente han habitado la zona (Figueroa y Vergara-Pinto 2018).

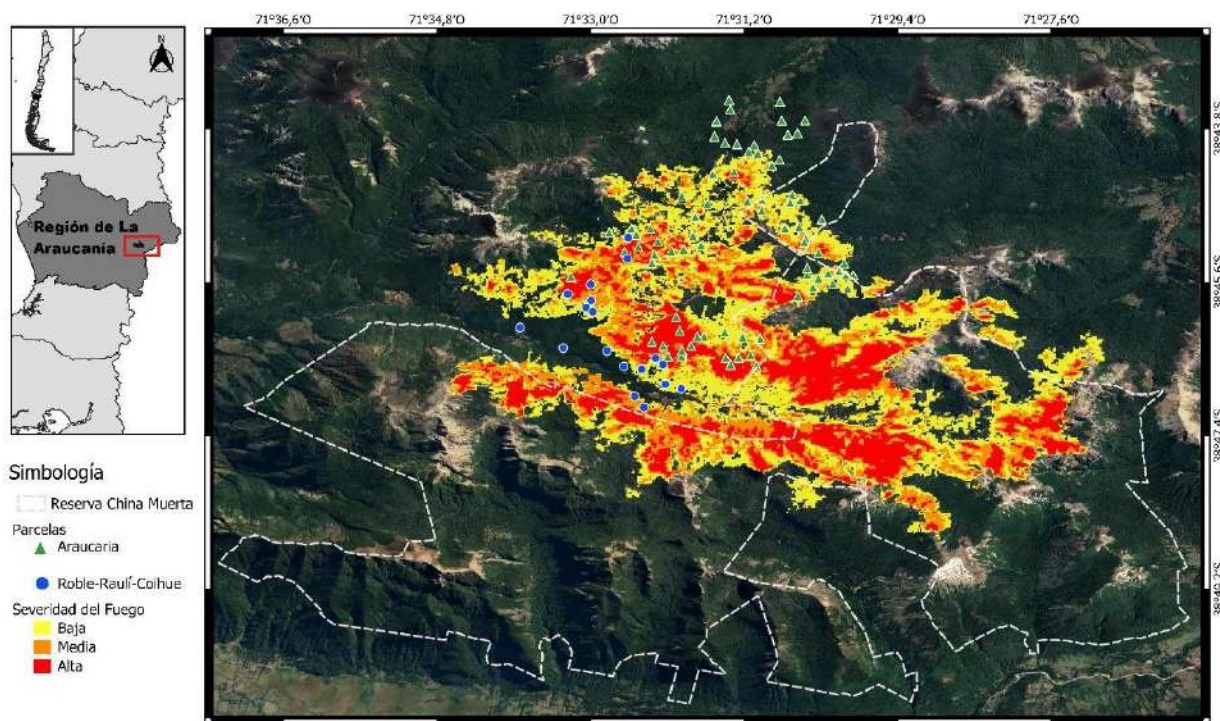


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio, las parcelas establecidas para el registro de especies invasoras y la severidad del fuego dentro del perímetro afectado por el incendio de China Muerta. Elaboración propia.

2.2 Establecimiento de las parcelas

El registro de las especies exóticas con potencial invasor en el área de estudio se realizó a partir de parcelas establecidas en el marco del proyecto "PrioRest, a technological prototype for impact assessment, prioritisation and restoration of ecosystems affected by wildfires (PINC230013)", financiado por la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo del gobierno de Chile (ANID) y liderado por el Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB). La toma de datos en terreno se desarrolló entre diciembre de 2024 y enero de 2025, abarcando tanto el área afectada por el incendio, como zonas no quemadas aledañas.

El diseño muestral se basó en un enfoque estratificado al azar, con el objetivo de capturar la variabilidad ambiental del área de estudio. Para ello, se establecieron 95 parcelas de 20×20 m (400 m^2), distribuidas en función de cuatro criterios: severidad del incendio (incluida la condición no quemada), tipo forestal (*sensu* CONAF 2024), elevación y pendiente. Inicialmente, se planteó el establecimiento de cinco parcelas por combinación de tratamiento, pero en algunos casos no fue posible alcanzar este número debido a una menor representatividad espacial de ciertas combinaciones de los criterios anteriores dentro del área de estudio. Es por esto que la distribución de parcelas no fue completamente equitativa (cuadro 1).

La severidad del fuego se cuantificó siguiendo la metodología descrita por Miranda *et al.* (2022), a partir del índice espectral delta de la relación quemada normalizada (dNBR por sus siglas en inglés). Se trata de un índice ampliamente utilizado para la estimación de la severidad del fuego en distintos tipos de cobertura vegetal (Lentile *et al.* 2006, Fassnacht *et al.* 2021). Para ello, se compararon imágenes satelitales Landsat corregidas atmosféricamente entre dos periodos: pre-incendio (01/12/2014 – 28/02/2015) y post-incendio (01/12/2015 – 28/02/2016). Siguiendo los umbrales definidos por CONAF (Mora y Crisóstomo 2016), se establecieron tres categorías: baja severidad ($0,1 \leq \text{dNBR} < 0,35$), severidad moderada ($0,35 \leq \text{dNBR} < 0,6$) y alta severidad ($0,6 \leq \text{dNBR}$).

Las parcelas se establecieron exclusivamente en los dos tipos forestales más representativos dentro del perímetro del incendio (Anexo 1): el tipo forestal Araucaria (72% del área afectada) y tipo forestal Roble–Raulí–Coigüe (RoRaCO; 12%), los cuales fueron identificados por la capa vectorial del Catastro Vegetacional de CONAF anterior al incendio (2014).

Las variables topográficas fueron obtenidas a partir un modelo digital de elevación (DEM) ALOS-PALSAR, con resolución espacial de 12,5 m, generado por la Agencia Japonesa de Exploración Aeroespacial (JAXA) y disponible a través del Catálogo Nacional de Información Geoespacial del Ministerio de Agricultura de Chile (IDE, 2016). A partir de este DEM, se calcularon las medianas de elevación y pendiente para el área de estudio (1438 m s.n.m. y 15° , respectivamente). En base a estos valores, se definieron dos categorías por variable: “baja elevación” y “baja pendiente” para los valores inferiores a la mediana, y “alta elevación” y “alta pendiente” para los valores superiores a la mediana.

Cuadro 1. Distribución de parcelas por combinación de los cuatros criterios: severidad del incendio, tipo forestal, elevación y pendiente.

Vegetación	Topografía	No quemado	Severidad baja	Severidad media	Severidad alta
Araucaria	Baja elevación –	5	5	3	4
	Baja pendiente				
Araucaria	Baja elevación –	5	6	3	6
	Alta pendiente				
Araucaria	Alta elevación –	5	5	5	5
	Baja pendiente				
Araucaria	Alta elevación –	5	5	5	5
	Alta pendiente				
RoRaCo	Baja elevación –	5	5	3	5
	Alta pendiente				

2.3 Identificación y selección de especies exóticas con potencial invasor

Cada una de las parcelas fue subdividida en cuatro cuadrantes de 10×10 m en donde se registraron todas las especies de flora vascular presentes en cada cuadrante según el criterio taxonómico de Rodríguez *et al.* (2018). Además, se estimó su abundancia, entendida como el porcentaje de cobertura estimado de forma visual. Las especies exóticas fueron identificadas según Rodríguez *et al.* (2018) y confirmado su potencial invasor mediante el índice desarrollado por el Dr. Rafael García, director del Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB) de la Universidad de Concepción y el Instituto de Ecología y Biodiversidad, que clasifica como potencialmente invasoras a las especies que cumplen al menos dos de los siguientes tres criterios:

- estar registradas como exóticas naturalizadas para Chile, según la Base de Datos Nacional de Especies Exóticas Invasoras en Chile (Fuentes et al. 2020);
- presentar una amplia distribución en el país (i.e., ≥ 3 regiones administrativas) según la Base de Datos Nacional de Especies Exóticas Invasoras en Chile;
- contar con evidencia internacional de invasión, según las bases de datos del Invasive Species Specialist Group (ISSG 2015) o CABI Compendium of Invasive Species (CABI 2025).

Siguiendo el procedimiento anterior, se identificaron 26 especies exóticas con potencial invasor en las 95 parcelas del área de estudio. Para definir el subconjunto de especies a modelar, se aplicó la Ley de Pareto, la cual establece empíricamente que (en muchos fenómenos) aproximadamente el 80% de las consecuencias provienen del 20% de las causas. Además, este enfoque permite priorizar las especies con mayor representatividad espacial en el paisaje, con el objetivo de maximizar el tamaño muestral disponible para el ajuste de los modelos. De esta forma, se buscó reducir la inestabilidad predictiva asociada a especies de baja prevalencia (Wisz *et al.* 2008). Bajo este criterio, se seleccionó el 20% de las especies con mayor ocurrencia (frecuencia de aparición en las parcelas) del total registrado, lo que correspondió a cinco especies todas herbáceas: *Rumex acetosella* L., *Lactuca serriola* L., *Epilobium brachycarpum* C. Presl., *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. y *Taraxacum officinale* F.H. Wigg. (anexo 2).

2.4 Moduladores de la invasibilidad

Se consideraron dos criterios para seleccionar las variables explicativas de la potencial invasión por especies exóticas. Primero, un criterio teórico ecológico: se consideraron únicamente aquellas variables que, según la literatura científica, los mecanismos ecológicos modulan el riesgo de invasibilidad post-incendio a través de mecanismos ecológicos reconocidos (Richardson y Pyšek 2006, Catford *et al.* 2009; véanse detalles en la Introducción). Segundo, un criterio pragmático: se exigió que las variables pudieran ser mapeadas en el área de estudio con el fin de poder generar un mapa de invasibilidad. Las variables que cumplieron ambos criterios fueron variables que describían la presión antrópica (distancia a caminos), las características ambientales del ecosistema (elevación, pendiente y orientación) y el régimen de perturbaciones (severidad del incendio).

La distancia a caminos se consideró como un *proxy* de la presión antrópica, ya que los caminos pueden actuar como corredores de dispersión de especies exóticas, al facilitar el transporte de propágulos por acción vehicular, humana o ganado (Von der Lippe y Kowarik 2007). A esto se le suma los bordes de los caminos, habitualmente perturbados, por lo que pueden propiciar hábitats para la instalación inicial de estas especies, especialmente en ambientes de montaña (Von der Lippe y Kowarik 2007, Alexander *et al.* 2011, Alexander *et al.* 2016). Se realizó una fotointerpretación manual sobre imágenes satelitales de Google Earth, utilizando la herramienta de dibujo para delimitar los caminos visibles en el área de estudio (figura 2).



Figura 2. Ejemplo del detalle de la capa vectorial de caminos (línea amarilla) generada mediante fotointerpretación manual.

Como variables ambientales relevantes para explicar el potencial de invasión de las especies exóticas seleccionadas, se consideraron diferentes aspectos de la topografía: elevación, orientación y pendiente. La elevación se incorporó por su relación con la temperatura, mediada por el gradiente térmico vertical: a mayor elevación, menor temperatura del aire (Barry y Chorley 2009). Este patrón influye directamente en el establecimiento y desempeño de especies vegetales, determinando sus límites de distribución, incluyendo aquellas especies con capacidad invasora (Kemppinen *et al.* 2024). La orientación se relaciona con la exposición a la radiación solar, lo que afecta la disponibilidad de luz, evapotranspiración y contenido hídrico (Bennie *et al.* 2008). Por último, la pendiente se integra debido a su influencia sobre los procesos edáficos (e.g., erosión), la exposición al viento, la radiación solar y la humedad. Sectores con pendientes suaves pueden acumular mayor suelo fértil y humedad, permitiendo una mejor regeneración y establecimiento de plantas, en comparación con pendientes más abruptas, donde estos procesos pueden ser más limitados (Catford *et al.* 2011, Gxasheka *et al.* 2023). La elevación y pendiente de cada parcela se calcularon mediante el DEM descrito en la sección 2.2. La orientación se derivó del mismo DEM mediante herramientas de análisis de terreno del *software* QGIS (versión 3.40.6, 2024), dando lugar a un ráster continuo de orientación expresado en grados (de 0° a 360°). Posteriormente, mediante la herramienta de extracción de valores a puntos, se obtuvieron los valores exactos de pendiente, orientación y elevación para cada una de las coordenadas de cada parcela muestreada.

Respecto al régimen de perturbaciones, se consideró la severidad del fuego, debido a que determina el grado de alteración estructural del ecosistema y el impacto sobre la flora nativa, afectando así al riesgo de invasibilidad (Prevéy *et al.* 2024). La severidad del fuego se cuantificó como dNBR, siguiendo la metodología descrita en la sección 2.2. Se usó la variable continua, y no las clases de severidad de la CONAF (Mora y Crisóstomo 2016), para obtener predicciones más precisas.

Finalmente, se incluyó la formación vegetacional al momento del incendio (tipo forestal, cf. CONAF 2014), considerando que distintas comunidades vegetales muestran diferentes respuestas al fuego, modulando así su disponibilidad de recursos tras la perturbación (Pausas 2012). Un ejemplo de esto son los bosques dominados por *Araucaria araucana* o *Nothofagus pumilio*, que presentan diferentes capacidades de regeneración post-incendio, lo que afecta a la colonización de especies exóticas (González *et al.* 2010, Arroyo-Vargas *et al.* 2019).

Dado que las variables predictoras presentan diferentes unidades y rangos de medidas (e.g., distancia a caminos en metros, pendiente en grados, etc.), su uso directo en el modelamiento podría influir en el peso asignado a cada predictor durante el proceso de selección y regularización de coeficientes, independientemente de su relevancia ecológica (Reineking y Schröder 2006). Para evitar este sesgo, se realizó un escalamiento previo de las capas ráster de cada una de las variables empleadas en el análisis (mencionadas en la sección anterior). Esto se hizo con el paquete *terra* en el programa R (Hijmans *et al.* 2024). A partir de las capas ráster escaladas, se extrajeron los valores de las variables para cada una de las parcelas con el fin de construir la matriz de predictores. Esto garantizó que el ajuste de los modelos utilizara exactamente la misma escala de transformación que la empleada posteriormente en la predicción espacial (cuadro 2).

Cuadro 2. Fuente y resolución espacial original de las variables utilizadas en el modelamiento.

Variable	Tipo	Fuente / Sensor	Resolución
Distancia a caminos	Continua	Google Earth	Vectorial (Líneas)
Elevación	Continua	ALOS PALSAR (DEM)	12,5 m
Orientación	Continua	ALOS PALSAR (DEM)	12,5 m
Pendiente	Continua	ALOS PALSAR (DEM)	12,5 m
Severidad (dNBR)	Continua	Landsat 8 (OLI)	30 m
Formación vegetacional	Categorica	Catastro CONAF	Vectorial (Polígonos)

2.5 Modelamiento estadístico

Para determinar el efecto de las variables ambientales sobre la ocurrencia de cada una de las especies evaluadas, se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM, por sus siglas en inglés) con regularización mediante la técnica LASSO (*Least Absolute Shrinkage and Selection Operator*; Tibshirani 1996). A diferencia de los métodos de regresión tradicionales, LASSO aplica un término de penalización a la suma de los valores absolutos de los coeficientes del modelo. Esta restricción fuerza a que los coeficientes de las variables menos relevantes o altamente correlacionadas tiendan a cero, realizando una selección automática de variables y reduciendo la complejidad del modelo para evitar el sobreajuste (*overfitting*; Reineking y Schröder 2006, Friedman *et al.* 2010). Estos análisis fueron realizados con el *software* R (R Core Team 2025) mediante el paquete *glmnet* (Friedman *et al.* 2010). El diagrama de flujo de la figura 3 ilustra la integración de este análisis estadístico dentro de la secuencia general del proceso, así como su posterior visualización en la proyección cartográfica.

Previo a la evaluación, el conjunto de datos se dividió aleatoriamente en dos partes independientes, utilizándose el 70% de las observaciones para el entrenamiento y ajuste de los modelos (*training*), y el 30% restante para la validación (*testing*). Sobre este último conjunto de validación, se calculó la sensibilidad (capacidad de detectar presencias reales) y la especificidad (capacidad de detectar ausencias reales) para determinar la precisión clasificatoria del modelo. A partir de estas métricas se evaluó el desempeño predictivo de los modelos mediante la característica operativa del receptor (ROC por sus siglas en inglés), la cual muestra el equilibrio entre la capacidad del modelo para detectar correctamente las presencias (sensibilidad) y las tasas de falsos positivos (1-especificidad). Además, como indicador sintético de la calidad del modelo, se calculó el área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés), un valor numérico entre 0,5 y 1,0 que representa la probabilidad de que el modelo asigne una mayor idoneidad de ocurrencia a un sitio de presencia en comparación con uno de ausencia (Reineking y Schröder 2006).

Para determinar la intensidad de la penalización del modelamiento LASSO, se utilizó un procedimiento de validación cruzada (*k-fold cross-validation*). Este método evalúa de forma iterativa el rendimiento del modelo bajo diferentes niveles de penalización, seleccionando el valor óptimo que minimiza el error de desviación binomial. Esto permitió identificar los moduladores más robustos de la invasibilidad post-incendio, conservando solo aquellas variables cuyos coeficientes resultaron distintos de cero tras el proceso de regularización (Dormann *et al.* 2013).

Para cuantificar la incertidumbre de los coeficientes y evaluar la estabilidad de la selección de variables, se implementó un procedimiento de *bootstrapping* (remuestreo) con 1000 iteraciones. En cada iteración, se remuestreó la muestra original con reemplazo y se repitió el proceso completo de selección y ajuste del modelo, lo que permitió obtener intervalos de confianza del 95% para cada coeficiente y registrar la frecuencia con que cada variable fue seleccionada. Dado que LASSO penaliza y reduce a cero los coeficientes de variables poco informativas, se utilizó la frecuencia de selección de cada variable como criterio de importancia. Se consideraron como variables (e interacciones) robustas y explicativas, aquellas que presentaron un porcentaje de coeficientes igual a cero (% coef = 0) menor al 25%. Esto significa que dicha variable fue retenida por el modelo en (al menos) el 75% de las iteraciones, evidenciando una asociación consistente con la presencia/ausencia de la especie más allá de la estocasticidad del muestreo estadístico.

Para la interpretación de los modelos resultantes se emplearon gráficos de densidad de kernel (KDE, por sus siglas en inglés; Terrell y Scott 1992) aplicados a los valores predichos por el modelo LASSO. Para cada variable seleccionada, se representaron curvas de densidad de probabilidad relativa

separadas para las presencias y ausencias predichas, donde valores más altos de densidad indican una mayor concentración de observaciones (presencias o ausencias, según el caso) en un mismo rango de la variable.

2.6 Mapa de invasibilidad

Una vez ajustado el modelo y seleccionadas las variables significativas para cada especie, se realizó la proyección espacial del resultado utilizando herramientas de sistemas de información geográfica (SIG), con el propósito de generar mapas de probabilidad de invasibilidad para toda el área afectada por el incendio. Esto sólo se hizo para aquellas especies cuyos modelos tuvieron un desempeño predictivo aceptable ($AUC \geq 0,7$). Para ello, para cada especie se aplicó la ecuación del modelo ajustado a cada píxel, combinando las capas ráster estandarizadas de las variables seleccionadas por el modelo. El resultado se transformó mediante la función logística para generar mapas continuos de probabilidad de invasión (con valores de 0 a 1). Este procedimiento se realizó utilizando el paquete *terra* en el entorno R.

Posteriormente, con el objetivo de identificar áreas críticas de invasión, se construyó un mapa de riqueza potencial de especies exóticas potencialmente invasoras. Para ello, los mapas de probabilidades de ocurrencia fueron convertidas en mapas binarios (presencia/ausencia) mediante el umbral que iguala sensibilidad y especificidad. Este criterio fue seleccionado por su capacidad para balancear los errores de omisión y comisión (Jiménez-Valverde y Lobo 2007), lo que resulta en una representación más robusta y estadísticamente equilibrada. Los mapas resultantes fueron sumados espacialmente, dando como resultado un mapa de riqueza que identifica los *hotspots* de potencial invasión. El diseño cartográfico definitivo del área de estudio se realizó mediante el *software* QGIS.

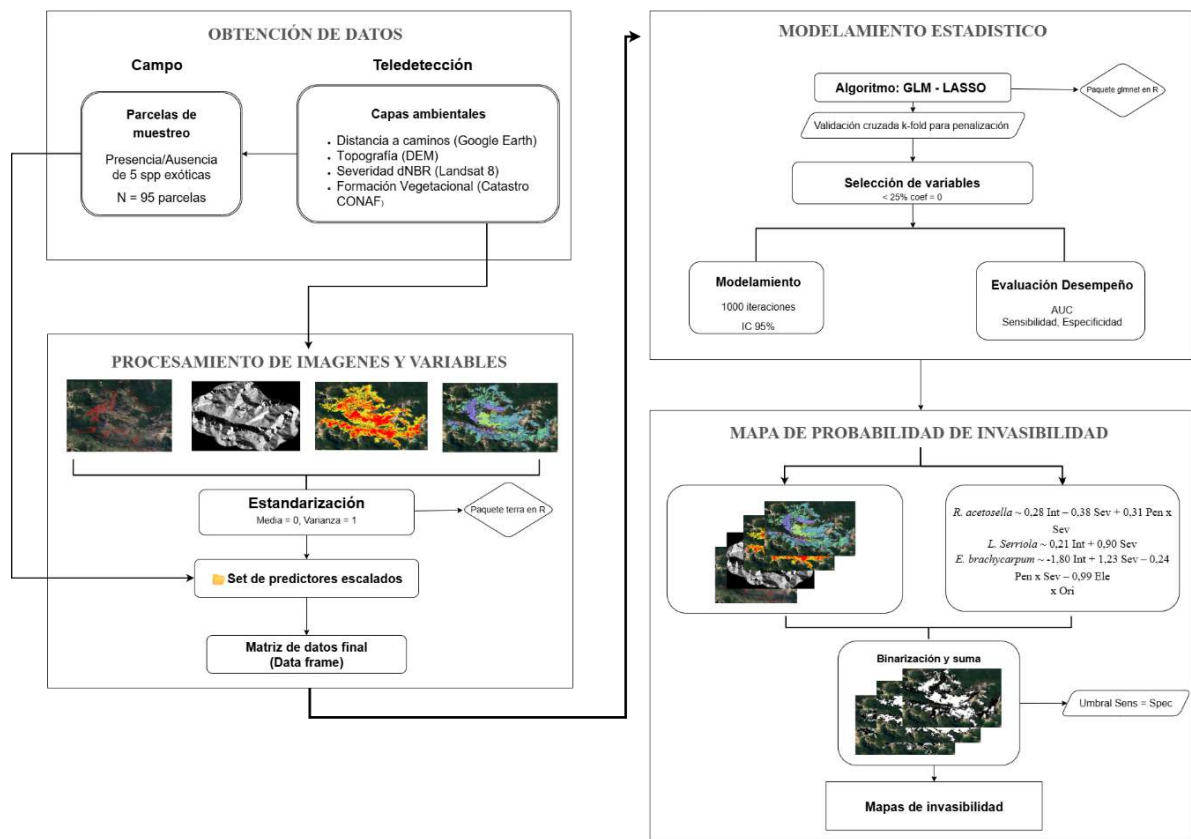


Figura 3. Diagrama de flujo de la metodología.

3. RESULTADOS

3.1 Caracterización de los moduladores ambientales y de disturbio

Como paso previo al modelamiento, se caracterizó espacialmente el área afectada por el incendio de China Muerta, en función de los seis moduladores ecológicos seleccionados (figura 4).

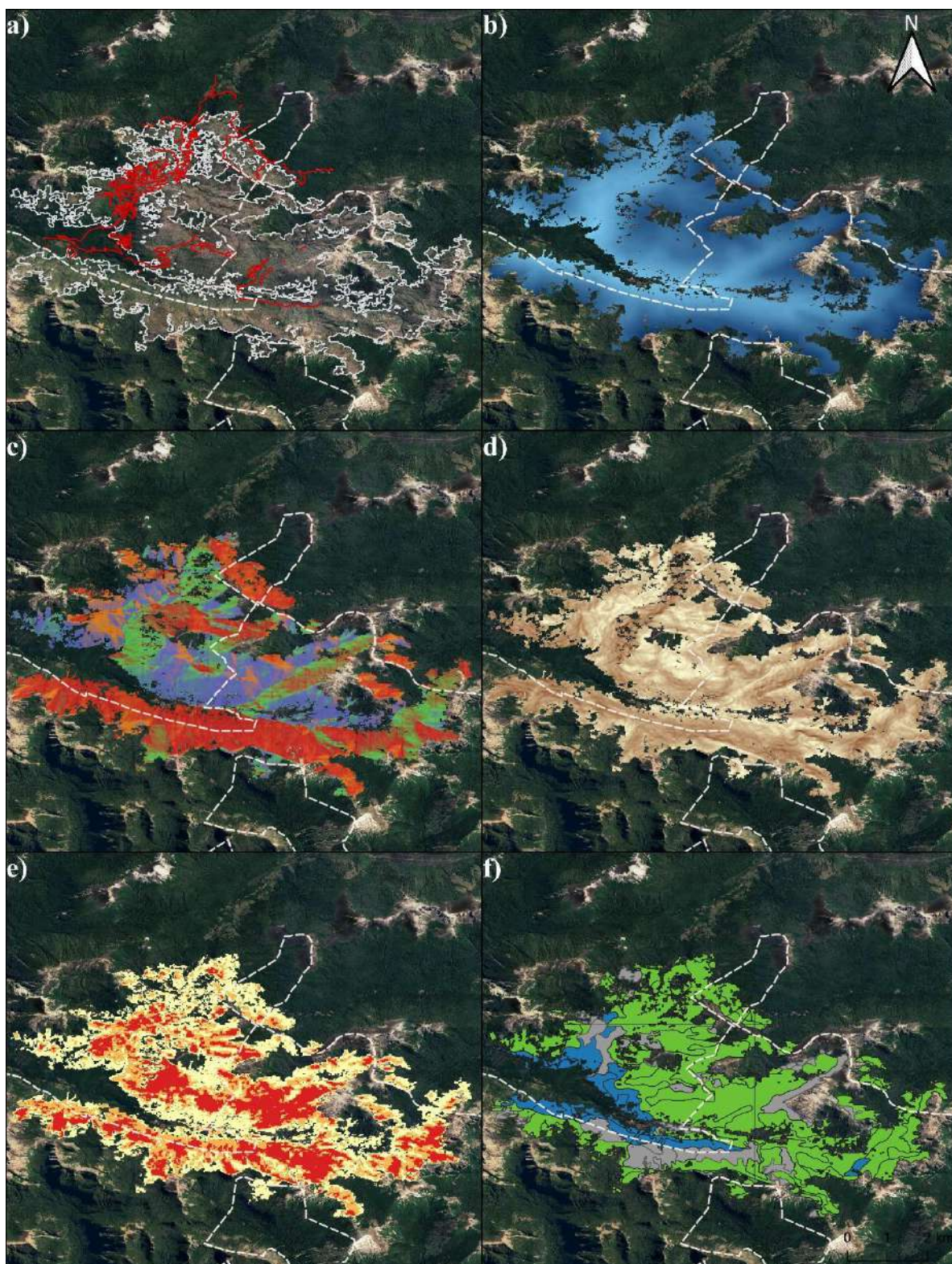


Figura 4. Caracterización del área afectada por el incendio China Muerta. a) Red de caminos (rojo); b) elevación (tonos claros: elevaciones bajas.; tonos oscuros: elevaciones altas) c) orientación en laderas (N: rojo, E: naranja, S: azul, O: verde); d) pendiente (tonos claros: pendiente baja; tonos oscuros: pendiente alta); e) severidad del incendio cuantificada como dNBR (amarillo: baja; naranja: media; rojo: alta); f) mapa combinado de los datos anteriores.

alta); f) formación vegetal (verde: tipo forestal Araucaria; azul: tipo forestal RoRaCo; gris: otros tipos forestales). La línea segmentada blanca representa el límite de la Reserva Nacional China Muerta.

La red de caminos (figura 4a) muestra una mayor densidad en el sector centro-oeste de la cicatriz del incendio, fuera de la Reserva. Respecto a la topografía, el área se caracteriza por un relieve complejo, donde las elevaciones más altas se encuentran en las zonas perimetrales del incendio (figura 4b). El mapa de orientación de las laderas (figura 4c) revela una distribución heterogénea, con predominancia de las laderas de exposición norte. Por su parte, el mapa de pendientes (figura 4d) muestra que gran parte del área incendiada posee un relieve abrupto ($>15^\circ$). El mapa de severidad del incendio (dNBR; figura 4e) evidencia una distribución heterogénea, con grandes parches de alta severidad concentrados en el núcleo central de la cicatriz. Finalmente, el mapa de las formaciones vegetacional (figura 4f) muestra la predominancia del tipo forestal Araucaria, con una menor representación del tipo forestal RoRaCo.

3.2 Desempeño general de modelo y patrones de ocurrencia

El modelo de regresión LASSO mostró, en términos generales, un desempeño predictivo robusto para la mayoría de las especies estudiadas, lo que valida las predicciones del modelo (cuadro 3). Cuatro de las cinco especies (*Rumex acetosella*, *Epilobium brachycarpum*, *Lactuca serriola* y *Cirsium vulgare*), presentaron valores adecuados de AUC ($\geq 0,7$), indicando una alta capacidad de discriminar entre sitios de presencia y ausencia. La excepción fue *Taraxacum officinale*, cuyo modelo exhibió un desempeño deficiente mostrando valores que indican que el modelo carece de poder predictivo real, aproximándose a una clasificación aleatoria, en comparaciones con el resto de las especies. Por consiguiente, la especie fue excluida de los análisis posteriores y de la proyección cartográfica.

En el caso de *Cirsium vulgare*, a pesar del buen desempeño del modelo en términos de métricas de clasificación, el proceso de selección de variables mediante la penalización LASSO no identificó ninguna variable ambiental (ni interacción de variables) como predictora robusta, ya que todos los coeficientes fueron iguales a cero o presentaron una estabilidad inferior al umbral del 25% en las 1000 iteraciones. Debido a esta ausencia de variables predictoras robustas, la especie fue excluida de los análisis posteriores y del modelamiento espacial para el mapa de invasibilidad.

Cuadro 3. Modelos de regresión LASSO para las cinco especies exóticas estudiadas, incluyendo fórmula predictiva y métricas de desempeño. Véase anexo 4 para los resultados completos de cada especie.

Especie	Fórmula*	AUC	Sensibilidad	Especificidad
<i>Rumex acetosella</i>	$\sim 0,28 \text{ Int} - 0,38 \text{ Sev} + 0,31 \text{ Pen} \times \text{Sev}$	0,80	0,69	0,71
<i>Lactuca serriola</i>	$\sim 0,21 \text{ Int} + 0,90 \text{ Sev}$	0,86	0,90	0,75
<i>Epilobium brachycarpum</i>	$\sim -1,80 \text{ Int} + 1,23 \text{ Sev} - 0,24 \text{ Pen} \times \text{Sev} - 0,99 \text{ Ele} \times \text{Ori}$	0,89	0,79	0,79
<i>Cirsium vulgare</i>	No aplica	0,88	0,95	0,78
<i>Taraxacum officinale</i>	No aplica	0,58	1,00	0,14

(*) Las fórmulas presentan los coeficientes seleccionados por el algoritmo LASSO. Abreviaciones: Int = intercepto; Sev = severidad del incendio; Dis = distancia a caminos; Pen = pendiente; Ele = elevación; Ori = orientación; AUC = área bajo la curva. El símbolo 'x' denota una interacción entre variables.

3.3 Resultados del modelo LASSO

Los resultados del modelo LASSO evidenciaron que la severidad del incendio fue la variable explicativa más consistente, siendo seleccionada en los cinco modelos desarrollados para las especies estudiadas (cuadro 3). Adicionalmente, las variables topográficas también fueron incorporadas en algunos modelos, aunque con menor frecuencia, contribuyendo a explicar la presencia de algunas especies en particular. Sin embargo, la distancia a caminos y el tipo forestal no fueron seleccionadas por el algoritmo en ningún modelo.

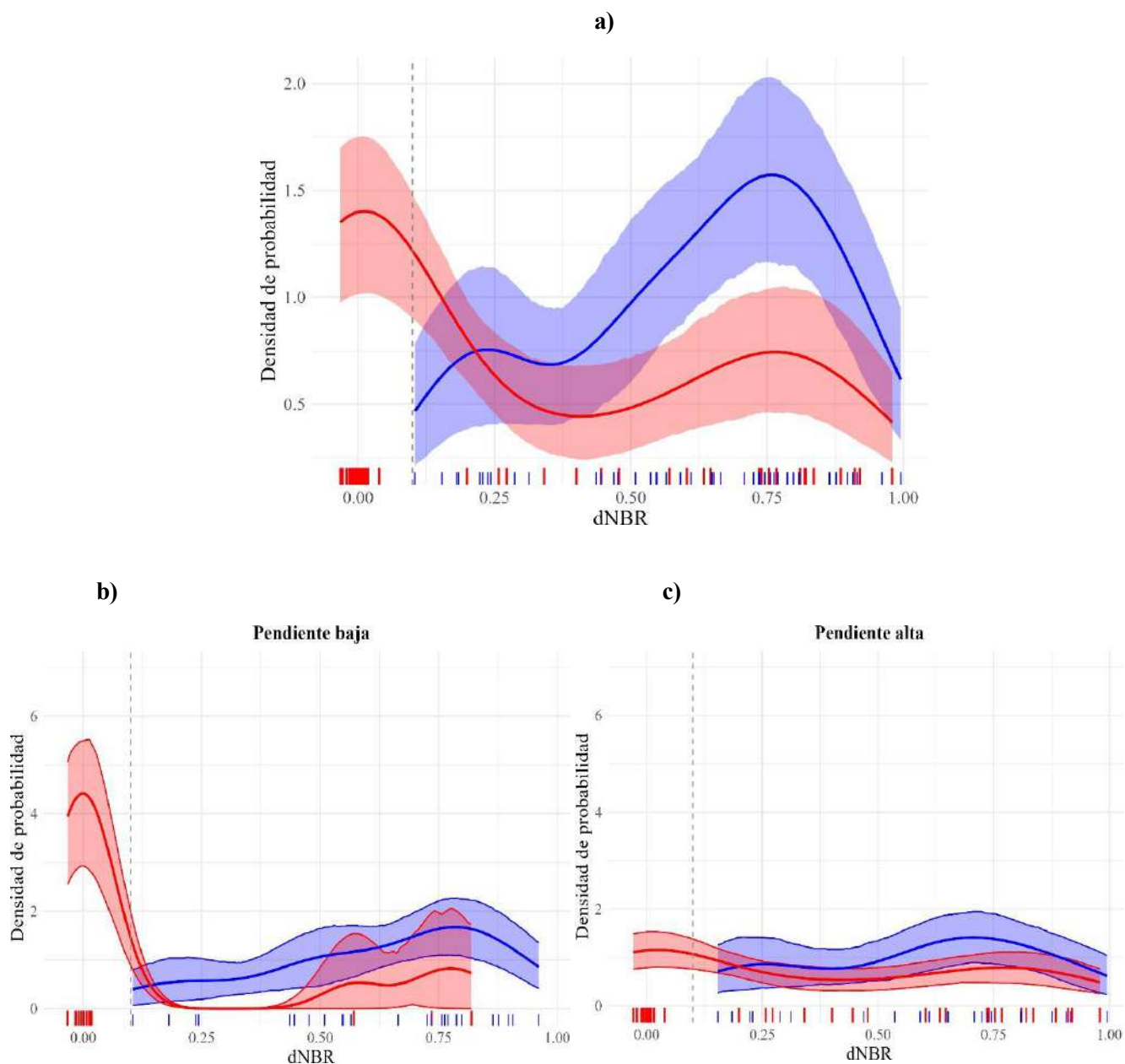


Figura 5. Densidad de probabilidad de presencia (línea azul) y ausencia (línea roja) de *Rumex acetosella* en función de las variables seleccionadas por el modelo LASSO: **a)** severidad de incendio (dNBR); **b)** severidad en pendientes bajas ($<15^\circ$); **c)** severidad en pendientes altas ($>15^\circ$). Las áreas sombreadas representan el intervalo de confianza al 95% estimado mediante *bootstrapping* con 1000 iteraciones. Las marcas verticales en el eje de abscisas indican la distribución empírica de las parcelas de muestreo. La línea vertical discontinua indica el límite inferior del umbral de severidad baja (dNBR = 0,10).

La presencia de *Rumex acetosella* está fuertemente determinada por la severidad del incendio, pero condicionada también por la pendiente (interacción severidad x pendiente significativa; anexo 4). En términos generales, se evidencia una mayor probabilidad relativa de presencias en zonas de severidad moderada a alta, mientras que las ausencias se concentran en zonas no quemadas (figura 5a). En zonas de pendiente baja (figura 5b), la presencia de *R. acetosella* se asocia a zonas quemadas (desde severidad baja a alta). Por el contrario, en lugares de pendiente alta (figura 5c), las curvas de probabilidad de presencia y ausencia se solapan a lo largo del gradiente de severidad en las zonas quemadas ($dNBR \geq 0,1$), perdiendo su capacidad para discriminar la probabilidad de ocurrencia de la especie.

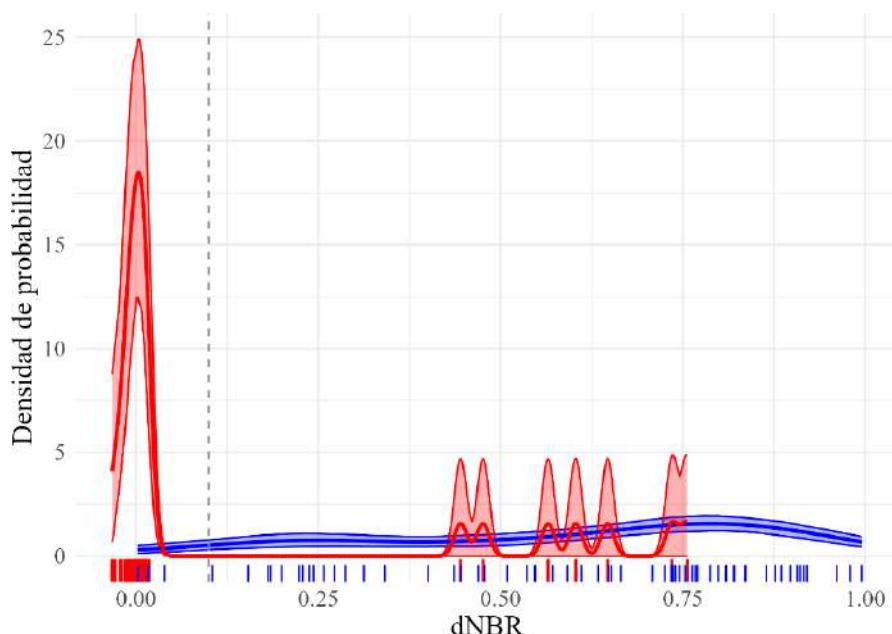


Figura 6. Densidad de probabilidad de presencia (línea azul) y ausencia (línea roja) de *Lactuca serriola* en función de la severidad del incendio (dNBR). Las áreas sombreadas representan el intervalo de confianza del 95% estimado mediante *bootstrapping* con 1000 iteraciones. Las marcas verticales en el eje de abscisas indican la distribución empírica de las parcelas de muestreo. La línea vertical discontinua indica el límite inferior del umbral de severidad baja ($dNBR = 0,10$).

Lactuca serriola mostró un patrón de distribución claramente diferenciado a lo largo del gradiente de severidad, siendo esta la única variable predictora de la probabilidad de ocurrencia de esta especie (cuadro 3; figura 6). La probabilidad de ausencia se concentró fuertemente en valores de dNBR cercanos a 0, confirmando que la especie es infrecuente en áreas no quemadas. Por el contrario, la probabilidad de presencia de *L. serriola* fue estadísticamente mayor que la de ausencia en sitios quemados con severidad baja a moderada. Para severidades altas, el modelo pierde capacidad discriminante.

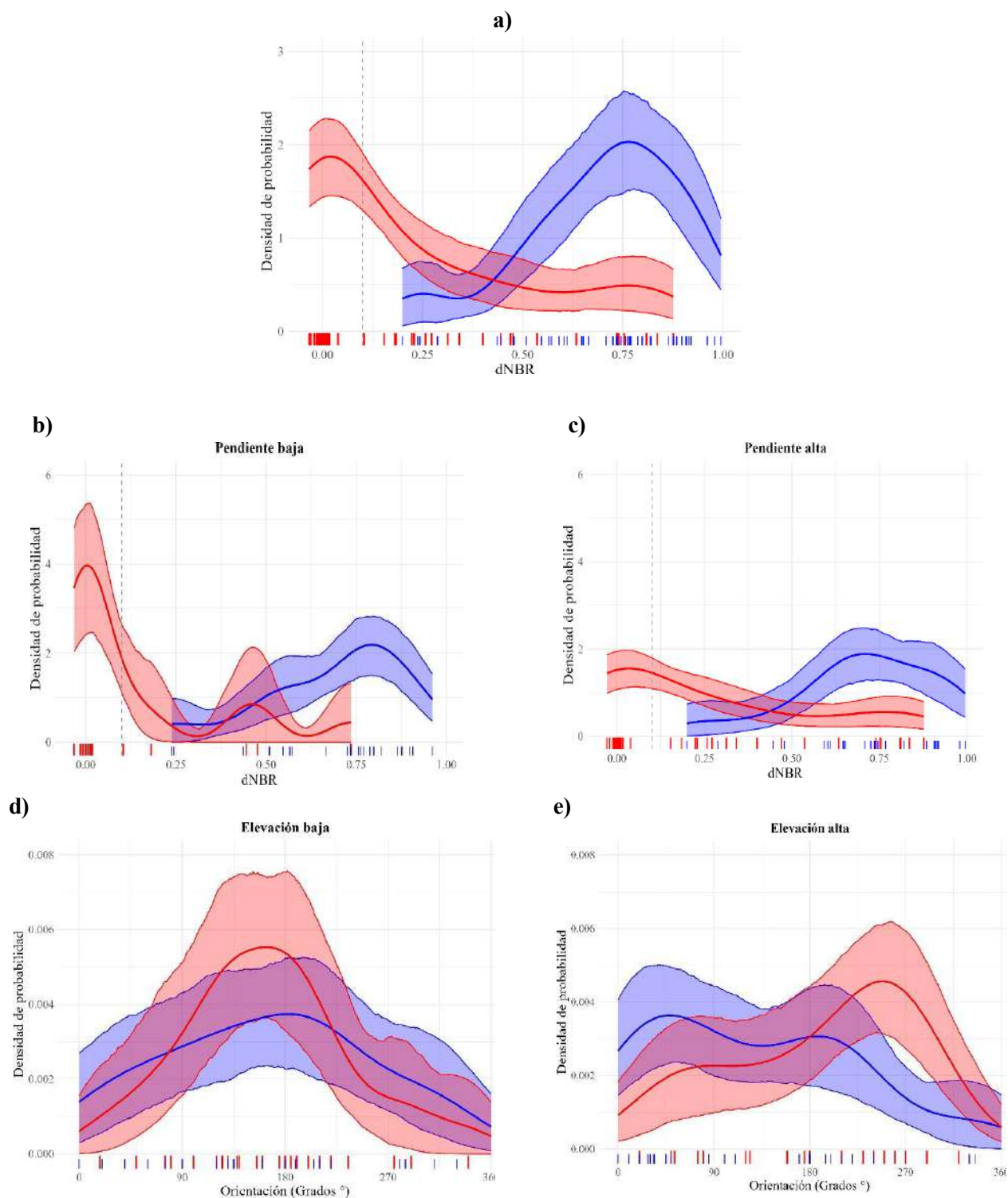


Figura 7. Densidad de probabilidad de presencia (línea azul) y ausencia (línea roja) de *Epilobium brachycarpum* en función de las variables seleccionadas por el modelo LASSO: **a)** severidad del incendio

(dNBR). **b)** severidad en pendientes bajas ($<15^\circ$); **c)** severidad en pendientes altas ($>15^\circ$). **d)** orientación en elevaciones bajas (< 1438 m s.n.m.). **e)** orientación en elevaciones altas (> 1438 m s.n.m.). Las áreas sombreadas representan el intervalo de confianza al 95% estimado mediante *bootstrapping* con 1000 iteraciones. Las marcas verticales en el eje de abscisas indican la distribución empírica de las parcelas de muestreo. La línea vertical discontinua de los paneles **a**, **b** y **c** indica el límite inferior del umbral de severidad baja (dNBR = 0,10).

La distribución de los valores de dNBR en los sitios con presencia de *Epilobium brachycarpum* muestra una mayor concentración en rangos de alta severidad. La probabilidad aumenta a partir de un dNBR $> 0,50$. Es desde este umbral de severidad moderada-alta donde la probabilidad de presencia se sobrepone a los valores de ausencia, alcanzando su máximo en los valores extremos de severidad (figura 7a). El efecto positivo de la severidad del fuego sobre la probabilidad de presencia de la especie disminuye a medida que aumenta la pendiente (figura 7b y figura 7c). Finalmente, también se detectó una interacción estadísticamente significativa entre la elevación y la orientación. En elevaciones altas, la orientación oeste (270°) tiene una menor densidad de valores de presencia a comparación de otras exposiciones (figura 7e). Por su parte, para baja elevación, las curvas se solapan para todas las orientaciones, indicando que la exposición no es un filtro determinante en alturas bajas (figura 7d).

3.4 Mapa de probabilidad de invasibilidad

La proyección espacial de los modelos LASSO sobre el área afectada por el incendio reveló patrones de idoneidad de hábitat distintos entre las tres especies analizadas (figura 8). Por un lado, *Rumex acetosella* (figura 8a) presentó una idoneidad espacial mucho más restringida y fragmentada, limitándose a parches específicos que coinciden con zonas de severidad baja a intermedia y bajas pendientes. En contraste, *Lactuca serriola* (figura 8b) mostró el mayor potencial de expansión, abarcando gran parte de la superficie quemada. *Epilobium brachycarpum* (figura 8c) exhibió una distribución intermedia, concentrándose fuertemente en zonas de severidad media-alta.

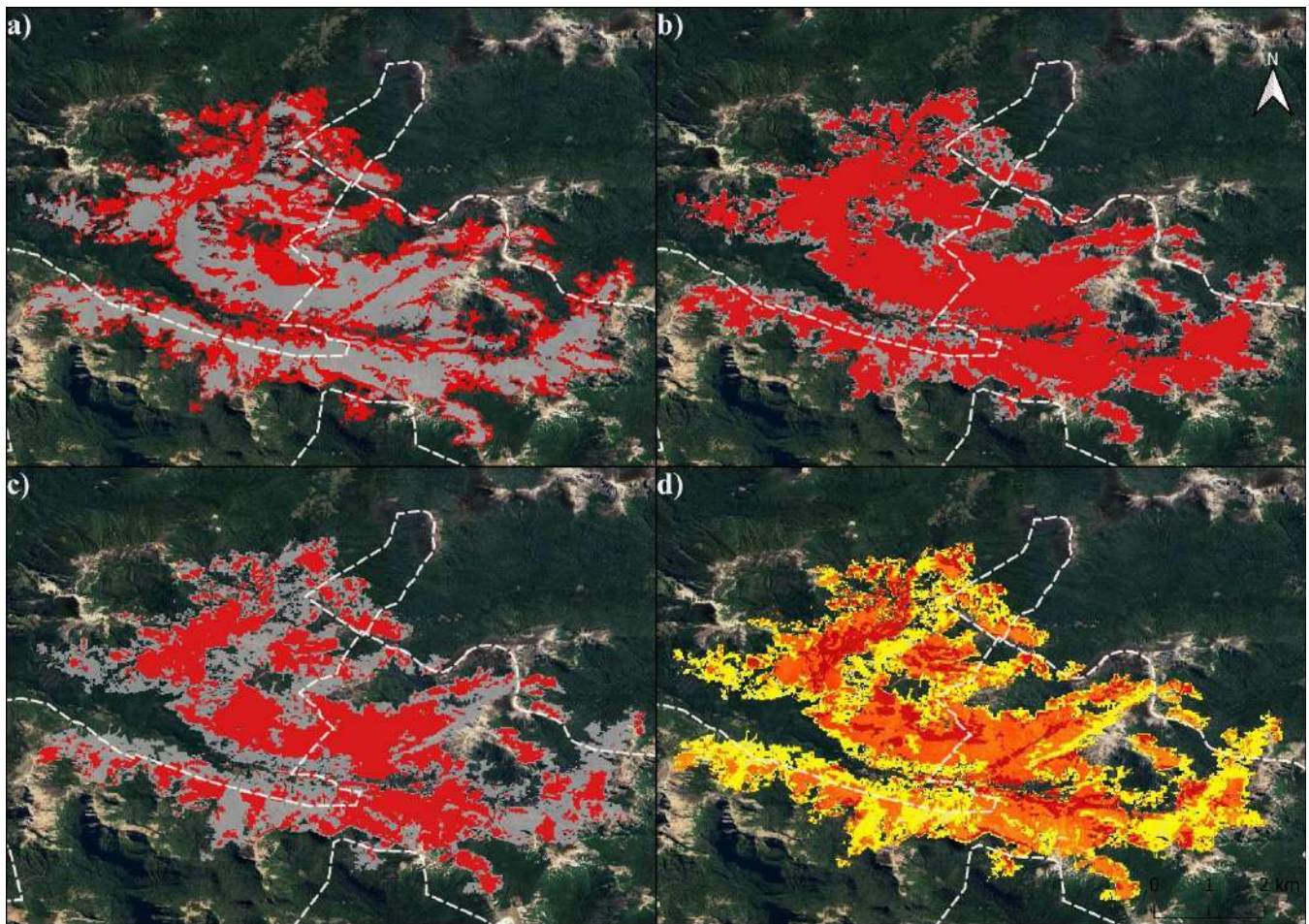


Figura 8. Distribución de la idoneidad de hábitat (rojo: idóneo; gris: no idóneo) para especies exóticas con potencial invasor en el incendio China Muerta para *Rumex acetosella* (a), *Lactuca serriola* (b) y *Epilobium brachycarpum* (c), así como la riqueza potencial de especies (d), donde los colores indican el número de especies con probabilidad de establecimiento simultáneo (gris: 0 especies; amarillo: 1 especie; naranja: 2 especies; rojo: 3 especies). La línea segmentada blanca delimita la Reserva Nacional China Muerta.

Al presentar la superposición espacial de estas predicciones (figura 8d), fue posible identificar las zonas de mayor riesgo de invasión, es decir aquellas zonas idóneas para las tres especies (áreas en rojo, figura 8d). Esta superficie tiene una extensión de 522,4 ha, lo que representa el 14,7% de la superficie total del área quemada y tiende a concentrarse en zonas afectadas por incendio de alta severidad y baja pendiente.

4. DISCUSIÓN

4.1 Respuesta específica de los moduladores de invasibilidad

El uso del modelo algorítmico LASSO pone de manifiesto que la invasibilidad en la cicatriz del incendio de China Muerta no es un proceso homogéneo, sino que responde a una estructuración compleja mediada por factores ambientales y de perturbación (Catford *et al.* 2009). El correcto desempeño predictivo de los modelos, con valores de AUC superiores a 0,7 para la mayoría de las especies, valida la capacidad de los moduladores seleccionados para discriminar adecuadamente los sitios de presencia y ausencia. Además, la selección de distintos conjuntos de variables y coeficientes para cada especie evidencia que no existe un único mecanismo que explique la invasibilidad post-incendio, sino que depende tanto de las estrategias ecológicas de las especies como de las condiciones locales y características del ambiente receptor, como su perturbación y topografía (Davis *et al.* 2000, Pyšek *et al.* 2020).

La incapacidad de modelar la ocurrencia de *Cirsium vulgare* y *Taraxacum officinale* evidencia limitaciones cuando se trata de especies con comportamientos generalista o de baja prevalencia, lo que dificulta la identificación de patrones robustos, como también ha sido mostrado por Wisz *et al.* (2008) para especies de herbáceas y de baja ocurrencia. En particular, la ausencia de variables predictoras robustas para *C. vulgare* sugiere que su presencia podría estar vinculada a procesos estocásticos de dispersión o por variables no consideradas en el modelo, como microhábitat o interacciones bióticas (Catford *et al.* 2011). En una línea similar, los resultados para *T. officinale* sugieren que el modelo tiende a ser generalista y presentar un sesgo predictivo hacia la ocurrencia de la especie (i.e., alta sensibilidad). Este resultado podría atribuirse a la baja prevalencia de esta especie en el área de estudio (n = 21; 22%), siendo la especie menos frecuente del grupo analizado.

4.2 La severidad del incendio como el principal modulador de la invasión

La distribución de las especies en función de la severidad del incendio constituye uno de los resultados más relevantes de este estudio, evidenciándose una segregación casi exclusiva de las presencias en las zonas afectadas por el incendio. Las especies evaluadas resultan virtualmente inexistentes en las parcelas no quemadas, lo que refleja la incapacidad de establecimiento en estas zonas. Además, en el caso de *Rumex acetosella* y *Epilobium brachycarpum*, la mayor probabilidad de ocurrencia

se da a severidades altas. La severidad del fuego determina la magnitud de los cambios en el ecosistema producto del incendio, ya que a mayor intensidad se produce una mayor eliminación de cobertura vegetal, reducción de la competencia y aumento en la disponibilidad de recursos como la luz, espacio y (eventualmente) nutrientes (Keeley 2009). Este proceso genera ventanas de oportunidad para la colonización de especies exóticas y es concordante con la teoría de recursos fluctuantes, la cual identifica las perturbaciones como el factor clave que controla la invasibilidad (Davis *et al.* 2000, Keeley y Brennan, 2012). Esto coincide con otros estudios que se realizan en ecosistemas forestales donde demuestran que disturbios de alta severidad disminuyen la resistencia biótica y favorecen el establecimiento de especies oportunistas (Levine *et al.* 2004, Keeley y Brennan 2012). Si bien la dinámica observada es consistente con los mecanismos iniciales descritos en el ciclo invasión-fuego, donde el disturbio facilita el establecimiento de especies exóticas, las especies evaluadas no poseen la capacidad de modificar las propiedades del combustible ni de alterar el régimen de incendios para consolidar de retroalimentación (Brooks *et al.* 2004, Tomat-Kelly y Flory 2023).

En el incendio de China Muerta, el tiempo transcurrido desde el incendio parece también estar modulando los patrones de invasión. A menos de tres años después del disturbio, las zonas afectadas por baja severidad presentaron mayor cantidad de especies exóticas (Arroyo-Vargas *et al.* 2019). Este patrón que se invierte pasados casi diez años después del incendio, ya que se evidencia una menor cantidad de especies exóticas con potencial invasor en las zonas de baja severidad, mientras que en zonas de mediana y alta severidad se concentra la mayor cantidad de estas especies. Tales divergencias podrían explicarse por la temporalidad y su efecto sobre la resistencia biótica a la invasión: a medida que transcurre el tiempo desde el incendio, los procesos de sucesión ecológica favorecen la recuperación de la cobertura vegetal nativa, lo que incrementa la competencia y reduce progresivamente la disponibilidad de recursos para las especies exóticas con potencial invasor (Keeley y Brennan 2012). En este sentido, el tiempo actúa como un filtro regulador de las ventanas de oportunidad ecológica. Tales resultados dan soporte a la hipótesis de la resistencia de la biodiversidad a las invasiones biológicas (Levine *et al.* 2004).

En el caso de *Lactuca serriola*, los resultados sugieren que la severidad del incendio en sí misma tendría una menor relevancia. Si bien la especie se registra principalmente en parcelas con evidencia de perturbación, su presencia no se restringe exclusivamente a los niveles más altos de severidad. De hecho, esta especie se registra en la mayoría de las parcelas quemadas evaluadas, lo que sugiere una respuesta menos dependiente de un gradiente de severidad. Este comportamiento es consistente con la ecología ruderal de *L. serriola*, especie ampliamente asociada a ambientes abiertos, secos e intervenidos, donde presenta una elevada capacidad de colonización y dispersión (Weaver y Downs 2003, Chadha y

Florentine 2021). En este contexto, su establecimiento posterior al incendio probablemente estaría más relacionado con la apertura del dosel y la disponibilidad lumínica generada por la perturbación, que con diferencias específicas en la severidad del fuego.

4.3 Interacción entre severidad y topografía

La invasibilidad no es uniforme a través del paisaje, sino que depende de la interacción entre la severidad del incendio y las variables topográficas que pueden mitigar o potenciar el impacto del fuego a través de la disponibilidad de recursos post-incendio (Catford *et al.* 2011, González *et al.* 2014). En el caso de *R. acetosella* y *E. brachycarpum*, el impacto de la severidad en la probabilidad de ocurrencia se ve modulado por variables topográficas, particularmente por la pendiente. La combinación de alta severidad y baja pendiente genera ventanas de oportunidad para el establecimiento de estas, posiblemente debido a que las zonas de bajas pendientes presentan menor erosión y mayor retención de humedad post disturbio (Gxasheka *et al.* 2023), lo que incrementa la disponibilidad de recursos (Bradley *et al.* 2010). En contraste, en sectores de pendientes más abruptas, la inestabilidad edáfica limita la capacidad de colonización (Catford *et al.* 2009), incluso bajo condiciones de alta severidad. En conjunto, estas observaciones indican que la topografía actúa como un filtro ecológico secundario que modula la disponibilidad de recursos liberados por el incendio.

Se observa una marcada segregación espacial de la riqueza potencial de especies exóticas según las orientaciones de las laderas, ya que genera diferencias microclimáticas (Bennie *et al.* 2008), las cuales adquirirían relevancia en el paisaje post-incendio. Las laderas con mayor radiación solar directa y condiciones más secas tienden a presentar una ralentización en la tasa de regeneración post-incendio de la vegetación nativa (Ortíz-Cuevas *et al.* 2025). La recuperación más lenta del bosque permite que las especies con potencial invasor y una alta tolerancia de estrés puedan colonizar estas zonas (Bradley *et al.* 2010, Gómez-González *et al.* 2011). Por el contrario, las laderas de exposición sur, con mayor retención de humedad y menor radiación, presentan una regeneración más rápida del sotobosque, aumentando la resistencia biótica frente a las especies estudiadas (Levine *et al.* 2004).

4.4 Actividad antrópica y vectores de dispersión

Si bien la distancia a caminos no resulta ser un predictor relevante en los modelos de probabilidad de ocurrencia, existe abundante evidencia de que las vías de acceso pueden funcionar como corredores de invasión, facilitando el avance de especies exóticas en ecosistemas de montaña (Pauchard y Alaback 2004, Von der Lippe y Kowarik 2007). Su ausencia en los modelos finales podría deberse a dos explicaciones no mutuamente excluyentes: primero, que los caminos no representen adecuadamente los principales vectores de perturbación asociados a las especies con potencial invasor presentes en el área de estudio; y segundo, que algunas de esas especies cuenten con mecanismos de dispersión a larga distancia que reduzcan su dependencia respecto a la infraestructura vial.

Para evaluar la primera hipótesis, se analiza la relación entre la distancia a caminos y los indicadores directos de disturbio registrados en las parcelas (anexo 3). Se identifica como talados aquellos tocones que no tenían ennegrecida la cara superior del tocón (lo que indica que fueron cortados después del incendio). Los resultados muestran que la intensidad de tala post-incendio registrada en la parcela disminuye con la distancia a los caminos, concentrándose principalmente dentro de los 400 metros desde los accesos. Esto confirma que los caminos sí facilitan ciertas actividades extractivas al aumentar la accesibilidad a sectores intervenidos. Sin embargo, la abundancia de fecas de ganado registradas en las parcelas no muestra una relación significativa con la distancia a caminos. Este resultado sugiere que el ganado no depende de la red vial formal para moverse dentro de la cicatriz del incendio, lo que podría explicarse por el uso de senderos informales no detectables a partir de las imágenes satelitales o simplemente el tránsito libre a través del paisaje quemado. Además, los análisis indican que la presión ganadera se relaciona estrechamente con la presencia de especies potencialmente invasoras, pero no la intensidad de tala post-incendio. Estos resultados explicarían por qué la distancia a caminos no logra capturar el agente de presión antrópica que impulsa la invasibilidad observada.

La segunda hipótesis apunta directamente a los mecanismos de dispersión de las especies estudiadas. Estas presentan estrategias que favorecen el transporte de propágulos a largas distancias, lo que reduce su dependencia espacial respecto a caminos o focos puntuales de perturbación. *Lactuca serriola* y *E. brachycarpum* poseen semillas livianas con estructuras altamente eficientes para la dispersión anemócora, lo que les permite colonizar con rapidez ambientes abiertos y perturbados (Weaver y Downs 2003, Chadha y Florentine 2021). Por su parte, *Rumex acetosella* combina reproducción por semillas muy livianas (i.e., fácilmente dispersables por el viento) con propagación vegetativa mediante rizomas, además de mantener bancos de semillas persistentes en el suelo con una alta tolerancia al choque

térmico del fuego (Visser *et al.* 2023, Paula y Labbé 2018). En contextos post-incendio, donde la cobertura vegetal disminuye y aumenta la disponibilidad de sitios abiertos, la combinación de dispersión por viento a larga distancia y la supervivencia del banco de semillas permite sostener procesos de colonización continuos, incluso en sectores alejados de cualquier tipo de camino. Esta alta disponibilidad de propágulos cobra especial relevancia en la dinámica de la invasión. La llegada constante de semillas anemócoras y la reactivación del banco de semillas latente incrementan la probabilidad de que estas especies logren establecerse eficazmente dentro del paisaje perturbado (Hobbs y Huenneke 1992). La invasibilidad observada en el incendio, entonces, no respondería simplemente a la cercanía de caminos, sino a la interacción entre un disturbio y una presión de propágulos constante, lo que refuerza la idea multifactorial de los procesos de invasión biológica (Hobbs y Huenneke 1992, Fuentes *et al.* 2020).

4.5 Aplicaciones para la gestión y limitaciones del estudio

El análisis espacial de la invasibilidad posterior al incendio revela una distribución heterogénea de las áreas con mayor probabilidad de establecimiento de especies con potencial invasor. La zona de máxima invasibilidad abarca una superficie de 522 ha, equivalente al 14,7% de la superficie total quemada. Espacialmente, los sectores de mayor invasibilidad se concentran principalmente en las laderas de la zona noroeste y en sectores caracterizados por bajas pendientes, acompañados de otros focos que se dispersan de manera aislada hacia el resto del área afectada. La delimitación de estas áreas más críticas implica que las estrategias de manejo no necesariamente deben orientarse a intervenir toda la superficie quemada, sino concentrar los esfuerzos en los sectores de mayor riesgo que el modelo logra identificar. En ese sentido, los pequeños focos aislados adquieren especial relevancia para la gestión, ya que podrían actuar como puntos iniciales de expansión hacia áreas aún no invadidas (Fernández *et al.* 2013). Por ello, se debieran implementar acciones de control temprano antes de que se conecten espacialmente, considerando que una consolidación de la invasión podría dificultar las posibilidades de manejos futuros. En este contexto, el mapa de probabilidad de invasibilidad desarrollado constituye una herramienta útil para la gestión preventiva, permitiendo focalizar esfuerzos de medidas control en áreas de un mayor riesgo. Este enfoque resulta relevante en escenarios de recursos limitados, donde la priorización espacial de intervenciones puede aumentar la eficiencia de las estrategias de gestión y reducir la expansión de especies con potencial invasor en etapas tempranas del proceso (Fernández *et al.* 2013, Chazdon y Guariguata 2018).

Si bien las especies evaluadas presentan patrones consistentes con procesos de invasión después del disturbio, el presente estudio no evalúa directamente impactos ecológicos sobre la diversidad nativa o el funcionamiento ecosistémico. Por esta razón, las especies analizadas son abordadas como especies exóticas con potencial invasor, considerando su capacidad de establecimiento y propagación en ambientes post-incendio. Esta aproximación permite reconocer sus desempeños favorables frente al disturbio sin asumir necesariamente impactos ecológicos ya demostrados o una permanencia prolongada en el tiempo. Esta distinción resulta consistente con las teorías de la ecología de invasiones que diferencian entre naturalización, expansión e impacto ecológico dentro del concepto de invasiones biológicas (Richardson y Pyšek 2006, Blackburn *et al.* 2011). Bajo este enfoque, si bien las especies estudiadas evidencian una expansión favorecida por las condiciones generadas por la severidad del fuego, se vuelve oportuno de igual forma evaluar el impacto ecológico que podrían producir en algún futuro. (Keeley y Brennan 2012). No obstante, considerando que el incendio ocurrió hace diez años, el sistema se encuentra en una fase avanzada en su dinámica sucesional; por lo tanto, la menor ocurrencia de estas especies en zonas de menor severidad podría estar siendo limitada por la recuperación del sotobosque y cierre competitivo del dosel nativo (Keeley y Brennan 2012), mientras que las zonas de alta severidad, donde la sucesión es más lenta, seguirían ofreciendo ventanas de oportunidad vigentes (Pearson *et al.* 2018).

Al momento de aplicar estos resultados, es importante considerar algunas limitaciones de la investigación. En primer lugar, factores como la actividad ganadera, reconocida como un potencial vector de dispersión de propágulos, no pudieron incorporarse directamente en el mapeo de invasibilidad debido a la ausencia de información espacial disponible. Asimismo, la no incorporación de variables edáficas y microclimáticas puede limitar la capacidad explicativa de los modelos, especialmente a escalas locales (Catford *et al.* 2011, Kemppinen *et al.* 2024). Finalmente, el uso del modelo LASSO, si bien permite una adecuada selección de variables, esto implica asumir relaciones lineales entre predictores y respuesta, lo que podría simplificar procesos ecológicos.

5. CONCLUSIÓN

El presente estudio permite identificar los moduladores de la ocurrencia de especies exóticas con potencial invasor en un ecosistema afectado por un incendio forestal. Los resultados evidencian que la severidad del incendio actuó como el principal factor asociado al establecimiento post-incendio, mientras que las variables topográficas condicionaron espacialmente dicha probabilidad, demostrando que el impacto de la severidad del incendio se potencia en laderas de baja pendiente. De manera complementaria, los análisis a escala local en las parcelas de muestreo revelaron que la actividad ganadera desempeña un rol clave correlacionado con la ocurrencia de estas especies, actuando como un vector de perturbación independiente a la red de caminos. En conjunto, estos resultados sugieren que la invasibilidad post-incendio responde a un proceso de múltiples factores ecológicos, donde la severidad del disturbio, la heterogeneidad ambiental y la influencia antrópica interactúan generando condiciones favorables para estas especies.

El mapa de invasibilidad generado constituye una herramienta para el manejo del área quemada, permitiendo identificar sectores prioritarios para el control de especies invasoras y la prevención de futuras invasiones ante nuevos eventos de incendio. La focalización espacial de estas acciones resulta importante en escenarios de aumento en la frecuencia y severidad de incendios forestales asociados al cambio climático, como también a negligencia antrópica o actos intencionados. No obstante, el alcance de estas proyecciones está delimitado a las condiciones ambientales y gradientes de disturbio específicos observados en este evento. Por lo tanto, ante la ocurrencia de nuevos incendios forestales en bosques de características similares, se recomienda priorizar el monitoreo y control temprano en aquellas áreas que conjuguen relieves de baja pendiente con laderas de exposición norte, ya que es en estas zonas donde las especies exóticas se podrían establecer con mayor facilidad y desde donde pueden expandirse hacia el resto del sistema.

El hecho de que estas especies exóticas con potencial invasor estén presentes varios años después del disturbio, pero con coberturas relativamente bajas, sugiere que, si bien lograron establecerse y persistir en el tiempo, su permanencia no se traduce necesariamente en un impacto ecológico severo sobre la estructura del bosque nativo. Al tratarse mayoritariamente de hierbas de ciclo de vida corto, su persistencia respondería más bien a la lentitud de la recuperación del dosel nativo tras el fuego, que a un proceso de desplazamiento activo de la vegetación nativa. Por lo tanto, si bien estas especies deben seguir siendo reconocidas por su potencial invasor, las estrategias de manejo deberían ser proporcionales al

impacto actual observado, evitando destinar esfuerzos de monitoreo y control desproporcionados a su nivel real de afectación.

En conclusión, el presente estudio aporta evidencia sobre como los incendios forestales y las variables ambientales y antrópicas dentro del sistema, pueden generar condiciones favorables para el establecimiento de especies exóticas con potencial invasor, especialmente en ecosistemas andino-patagónicos, contribuyendo al entendimiento de los procesos de invasibilidad en escenarios de perturbación.

6. REFERENCIAS

- Alexander, J. M., Kueffer, C., Daehler, C. C., Edwards, P. J., Pauchard, A., y Seipel, T. (2011). Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 656–661. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013136108>
- Alexander, J.M., Lembrechts, J.J., Cavieres, L.A. et al. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alp Botany* 126, 89–103 (2016). <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0172-8>
- Arroyo-Vargas, P., Fuentes-Ramírez, A., Muys, B., y Pauchard, A. (2019). Impacts of fire severity and cattle grazing on early plant dynamics in old-growth *Araucaria-Nothofagus* forests. *Forest Ecosystems*, 6(1), 44. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0202-2>
- Barry, R. G., y Chorley, R. J. (2009). *Atmosphere, weather and climate* (9.^a ed.). Routledge.
- Bennie, J., Huntley, B., Wiltshire, A., Hill, M. O., y Baxter, R. (2008). Slope, aspect and climate: spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling*, 216(1), 47–59. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.04.010>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., y Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology y Evolution*, 26(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Bowman DMJS, JK Balch, P Artaxo, WJ Bond, JM Carlson, MA Cochrane, CM D'Antonio, RS DeFries, JC Doyle, SP Harrison, FH Johnston, JE Keeley, MA Krawchuk, CA Kull, JB Marston, MA Moritz, IC Prentice, CI Roos, AC Scott, SJ Pyne. 2009. Fire in the Earth system. *Science* 324(5926):481–484. DOI: 10.1126/science.1163886.
- Bradley, B. A., Blumenthal, D. M., Wilcove, D. S., y Ziska, L. H. (2010). Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology y Evolution*, 25(5), 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.12.003>
- Brooks, M. L., D'Antonio, C. M., Richardson, D. M., Grace, J. B., Keeley, J. E., DiTomaso, J. M., Hobbs, R. J., Pellant, M., y Pyke, D. (2004). Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience*, 54(7), 677–688. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0677:EOIAP0\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0677:EOIAP0]2.0.CO;2)
- CABI. 2025. CABI Compendium. Wallingford, UK: CAB International. <https://www.cabi.org/isc>.
- Castro-Díez, P., Valladares, F., y Alonso, A. (2005). La creciente amenaza de las invasiones biológicas: *Ecosistemas*, 13(3). Recuperado a partir de

<https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/532>

- Catford, J. A., Vesk, P. A., White, M. D., y Wintle, B. A. (2011). Hotspots of plant invasion predicted by propagule pressure and ecosystem characteristics. *Diversity and Distributions*, 17(6), 1099–1110. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00794.x>
- Catford, J.A., Jansson, R. and Nilsson, C. (2009), Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15: 22-40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
- Chadha, A., y Florentine, S. (2021). Biology, Ecology, Distribution and Control of the Invasive Weed, *Lactuca serriola* L. (Wild Lettuce): A Global Review. *Plants*, 10(10), 2157. <https://doi.org/10.3390/plants10102157>
- Chazdon, R. L., & Guariguata, M. R. (2018). Herramientas de apoyo a decisiones para la restauración del paisaje forestal: estado actual y futuro (Documentos Ocasionales 189). Centro para la Investigación Forestal Internacional (CIFOR). <https://doi.org/10.17528/cifor/007002>
- Corporación Nacional Forestal (CONAF). (2024). Plan de manejo de la Reserva Nacional China Muerta. <https://www.conaf.cl/centro-documental/plan-de-manejo-de-la-rn-china-muerta/>
- Davis, Mark y Grime, John y Thompson, Ken. (2000). Fluctuating Resources in Plant Communities: A General Theory of Invasibility. *Journal of Ecology*. 88. 528-536. 10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Carré, G. C. G., García Márquez, J. R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitao, P. J., Münkemüller, T., McClean, C. J., Osborne, P. E., Reneking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., y Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance: open access. *Ecography*, 36(1), 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Elith, Jane y Leathwick, J y Hastie, Trevor. (2008). A Working Guide to Boosted Regression Trees. *The Journal of animal ecology*. 77. 802-13. 10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x.
- Fassnacht, F. E., Schmidt-Riese, E., Kattenborn, T., y Hernández, J. (2021). Explaining Sentinel-2-based dNBR and RdNBR variability with reference data from the bird's eye (UAS) perspective. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 95, 102262. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2020.102262>
- Fernández Chicharro, I., Becerra Osses, P., & Arellano Ogaz, E. (2013). Elementos de gestión para la restauración de ecosistemas nativos afectados por incendios forestales en Chile: Una tarea pendiente (Documento de Trabajo n°1). Fundación Ecomabi
- Figuerola Burdiles, N., y Vergara-Pinto, F. (2018). Reserva Nacional China Muerta: Consideraciones en

torno a la conservación biocultural de la naturaleza, los incendios forestales y la herida colonial en territorios indígenas. *Cultura-hombre-sociedad*, 28(1), 102–127. <https://doi.org/10.7770/0719-2789.3018.cuhso.03.a01>

Friedman, J., Hastie, T., y Tibshirani, R. (2010). Regularization Paths for Generalized Linear Models via Coordinate Descent. *Journal of Statistical Software*, 33(1), 1–22. <https://doi.org/10.18637/jss.v033.i01>

Fuentes N, Marticorena A, Saldaña A, Jerez V, Ortiz JC, Victoriano P, Moreno RA, Larraín J, Villaseñor-Parada C, Palfner G, Sánchez P, Pauchard A (2020) Multi-taxa inventory of naturalized species in Chile. *NeoBiota* 60: 25-41. <https://doi.org/10.3897/neobiota.60.55366>

Fuentes-Ramírez, A., Barrientos, M., y Almonacid-Muñoz, L. (2018). Short-term response of soil microorganisms, nutrients and plant recovery in fire-affected *Araucaria araucana* forests. *Applied Soil Ecology*, 131, 99–107. [10.1016/j.apsoil.2018.08.010](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.08.010)

Giordano CV, Sánchez RA, Austin AT. Gregarious bamboo flowering opens a window of opportunity for regeneration in a temperate forest of Patagonia. *New Phytol.* 2009 Mar;181(4):880-889. doi: [10.1111/j.1469-8137.2008.02708.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02708.x). PMID: 19076297.

Gómez-González, S., Torres-Díaz, C., Valencia, G., Torres-Morales, P., Cavieres, L. A., y Pausas, J. G. (2011). Anthropogenic fires increase alien and native annual species in the Chilean coastal matorral. *Diversity and Distributions*, 17(1), 58–67. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00728.x>

González Mauro E., Muñoz Ariel A., González-Reyes Álvaro, Christie Duncan A., Sibold Jason (2020) Fire history in Andean *Araucaria–Nothofagus* forests: coupled influences of past human land-use and climate on fire regimes in north-west Patagonia. *International Journal of Wildland Fire* 29, 649-660. <https://doi.org/10.1071/WF19174>

González, M. E., Szejner, M., Muñoz, A. A., y Silva, J. (2010). Incendios catastróficos en bosques andinos de *Araucaria–Nothofagus*: efecto de la severidad y respuesta de la vegetación. *Revista Bosque Nativo*, 46(2).

González, M. E., y Veblen, T. T. (2006). Climatic influences on fire in *Araucaria araucana–Nothofagus* forests in the Andean cordillera of south-central Chile. *Ecoscience*, 13(3), 342–350.

González, Mauro y Amoroso, Mariano y Lara, Antonio y Veblen, Thomas y Donoso, Claudio y Kitzberger, Thomas y Mundo, Ignacio y Holz, Andrés y Casteller, Alejandro y Paritsis, Juan y Muñoz, Ariel y Suarez, Maria y Promis, Alvaro. (2014). Ecología de disturbios y su influencia en los bosques templados de Chile y Argentina.

Gxasheka, M., Gajana, C. S., y Dlamini, P. (2023). The role of topographic and soil factors on woody

- plant encroachment in mountainous rangelands: A mini literature review. *Heliyon*, 9(10), e07823. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e07823>
- Hijmans, R. J., Bivand, R., Cordano, E., Dyba, K., Pebesma, E., y Sumner, M. D. (2024). *terra: Spatial Data Analysis* (R package version 1.8-10). <https://CRAN.R-project.org/package=terra>
- Hobbs, R. J., y Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology*, 6(3), 324–337. <http://www.jstor.org/stable/2386033>
- IDE. 2016 *Catálogo Nacional de Información Geoespacial*. Geoportal de Chile. See <https://www.geoportal.cl/geoportal/catalog>.
- IPBES, Summary for Policymakers of the thematic assessment of invasive alien species and their control. (2023). <http://www.ub.edu/irbio/ipbes-summary-for-policymakers-of-the-thematic-assessment-of-invasive-alien-species-and-their-control-n-1065-en>
- ISSG. 2015. Invasive Species Specialist Group. Global Invasive Species Database. Version 2015.1 <https://www.iucngisd.org/gisd/>.
- Jiménez-Valverde, A., y Lobo, J. M. (2007). Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either–or presence–absence. *Acta Oecologica*, 31(3), 0–369. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.02.001>.
- Keeley, J. E. 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire* 18:116-126.
- Keeley, J.E., Brennan, T.J. Fire-driven alien invasion in a fire-adapted ecosystem. *Oecologia* 169, 1043–1052 (2012). <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2253-8>
- Kemppinen, J., Lembrechts, J. J., Van Meerbeek, K., Carnicer, J., Chardon, N. I., Kardol, P., Lenoir, J., Liu, D., Maclean, I., Pergl, J., Saccone, P., Senior, R. A., Shen, T., Słowińska, S., Vandvik, V., von Oppen, J., Aalto, J., Ayalew, B., Bates, O., ... De Frenne, P. (2024). Microclimate, an important part of ecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 33, e13834. <https://doi.org/10.1111/geb.13834>
- Kitzberger, T., M. E. González, and J. Paritsis. 2025. Fire in temperate forests and shrublands. Pages 243-279 in A. Fidelis and V. R. Pivello, editors. *Fire in the South American Ecosystems*. Springer Nature, Switzerland AG.
- Lentile, L. B., Holden, Z. A., Smith, A. M. S., Falkowski, M. J., Hudak, A. T., Morgan, P., ... y Benson, N. C. (2006). Remote sensing techniques to assess active fire characteristics and post-fire effects. *International Journal of Wildland Fire*, 15(3), 319–345. <https://doi.org/10.1071/WF05097>
- León, Olga y Vargas Ríos, Orlando. (2009). Las especies invasoras: un reto para la restauración

ecológica.

- Levine, J.M., Adler, P.B. and Yelenik, S.G. (2004), A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, 7: 975-989. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00657.x>
- LUEBERT, F. y PLISCOFF, P. Clasificación de pisos de vegetación y análisis de representatividad ecológica para áreas propuestas para protección de la ecorregión. Valdivia: Serie de Publicaciones WWF programa Ecorregión Valdiviana, 2004.
- Luzio L., Walter. Casanova Pinto, Manuel Antonio. Seguel Seguel, Óscar Rodrigo. Universidad de Chile. 2010. Suelos de Chile. Maval. <https://bibliotecadigital.ciren.cl/handle/20.500.13082/21767>
- Miranda, A., Mentler, R., Moletto-Lobos, Í., Alfaro, G., Aliaga, L., Balbontín, D., Barraza, M., Baumbach, S., Calderón, P., Cárdenas, F., Castillo, I., Contreras, G., de la Barra, F., Galleguillos, M., González, M. E., Hormazábal, C., Lara, A., Mancilla, I., Muñoz, F., Oyarce, C., Pantoja, F., Ramírez, R., y Urrutia, V. (2022). The Landscape Fire Scars Database: mapping historical burned area and fire severity in Chile. *Earth System Science Data*, 14(8), 3599–3613. <https://doi.org/10.5194/essd-14-3599-2022>
- Mora, M., y Crisóstomo, R. (2016). Forest fires: Under the eye of remote sensing (62 pp.) Technical Report 383. Santiago, Chile: Revista Chile Forestal. Chilean Forest Service (CONAF).
- Mullahy, J. (1986). Specification and testing of some modified count data models. *Journal of Econometrics*, 33(3), 341–365. [https://doi.org/10.1016/0304-4076\(86\)90002-3](https://doi.org/10.1016/0304-4076(86)90002-3)
- Ortíz-Cuevas YA, Alanís-Rodríguez E, Martínez-Adriano CA, Mora-Olivo A, Molina-Guerra VM, Manzanares-Miranda N (2025) Análisis de la regeneración post-incendio de un bosque de pino-encino bajo dos condiciones de exposición. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* Núm. Esp. V: e4643. DOI: 10.19136/era.a12nV.4643.
- Pauchard, A., y Alaback, P. B. (2004). Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conservation Biology*, 18(1), 238–248. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00300.x>
- Paula, S. and D. L. Labbé. 2018. Post-fire invasion in Torres del Paine Biosphere Reserve: the role of seed tolerance to heat. *International Journal of Wildland Fire* 28:160-166.
- Pausas, J. G. (2012). Incendios forestales: Una introducción a la ecología del fuego. Catarata/CSIC.
- Pearson, D. E., Ortega, Y. K., Villarreal, D., Lekberg, Y., Cock, M. C., Eren, Ö., & Hierro, J. L. (2018). The fluctuating resource hypothesis explains invasibility, but not exotic advantage following disturbance. *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2235>
- Prevéy, J.S., Jarnevich, C.S., Pearse, I.S. et al. Non-native plant invasion after fire in western USA

- varies by functional type and with climate. *Biol Invasions* 26, 1157–1179 (2024). <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03235-9>
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens, H., . . . Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews/Biological Reviews Of The Cambridge Philosophical Society*, 95(6), 1511-1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- QGIS Development Team. (2024). QGIS Geographic Information System (Version 3.40.6). Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org>
- R Core Team (2025). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez, D. P., Estay, S. A., Miranda, A., Pausas, J. G., y Paula, S. (2025). Fire-driven alternative vegetation states across the temperate Andes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 380(1924), 20230509. <https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0509>
- Reineking, B., y Schröder, B. (2006). Constrain to perform: Regularization of habitat models. *Ecological Modelling*, 193(3–4), 675–690. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.10.003>
- Rejmanek, Marcel y Richardson, David. (2013). *Plant Invasions and Invasibility of Plant Communities. Vegetation Ecology: Second Edition.* 10.1002/9781118452592.ch13.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., y West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Richardson, D. M., y Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 30(3), 409-431. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- Rivas, Yessica y Huygens, Dries y Knicker, Heike y Godoy, Roberto y Matus, Francisco y Boeckx, Pascal. (2012). Soil nitrogen dynamics three years after a severe *Araucaria–Nothofagus* forest fire. *Austral Ecology*. 37. 10.1111/j.1442-9993.2011.02258.x.
- Roces-Díaz, J. V., Santín, C., Martínez-Vilalta, J., y Doerr, S. H. (2021). A global synthesis of fire effects on ecosystem services of forests and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 20(2), 103–111. <https://doi.org/10.1002/fee.2349>
- Rodríguez, R., C. Marticorena, D. Alarcón, C. Baeza, L. Cavieres, V. L. Finot, N. Fuentes, A. Kiessling, M. Mihoc, A. Pauchard, E. Ruíz, P. Sánchez, and A. Marticorena. 2018. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Botanica* 75:1-430.

- Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong, T., Lipinskaya, T., y Vicente, J. R. (2023). IPBES Invasive Alien Species Assessment: Chapter 1. Introducing biological invasions and the IPBES thematic assessment of invasive alien species and their control. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10056589>
- Simberloff, D., Bortolus, A., Carlton, J. T., Courchamp, F., Cuthbert, R. N., Hulme, P. E., Lockwood, J. L., Meyerson, L. A., Nuñez, M. A., Ricciardi, A., Richardson, D. M., y Schwindt, E. (2024). Systematic and persistent bias against invasion science: Framing conservation scientists. *BioScience*, 74(5), 312–314. <https://doi.org/10.1093/biosci/biae029>
- Terrell, G. R., y Scott, D. W. Variable kernel density estimation. *The Annals of Statistics*, 20(3): 1236–1265, 1992
- Tibshirani, R. (1996). Regression Shrinkage and Selection via the Lasso. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 58(1), 267–288. <http://www.jstor.org/stable/2346178>
- Tomat-Kelly, G., y Flory, S. L. (2023). Research gaps limit understanding of invasion-fire cycles. *Biological Invasions*, 25(3), 693–711. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02951-y>
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J. C., y Simberloff, D. (2008). Invasive species can also be native. *Trends in Ecology y Evolution*, 23(7), 369-371.
- Venette, R.C. et al. (2021). Early Intervention Strategies for Invasive Species Management: Connections Between Risk Assessment, Prevention Efforts, Eradication, and Other Rapid Responses. In: Poland, T.M., Patel-Weynand, T., Finch, D.M., Miniati, C.F., Hayes, D.C., Lopez, V.M. (eds) *Invasive Species in Forests and Rangelands of the United States*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-45367-1_6
- Vicente, J., Alves, P., Randin, C., Guisan, A. y Honrado, J. (2010), What drives invasibility? A multi-model inference test and spatial modelling of alien plant species richness patterns in northern Portugal. *Ecography*, 33: 1081-1092. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.6380.x>
- Visscher, A. M., Wellstein, C., Vanek, S., Bricca, A., Meza, K., Huaraca, J., Ccanto, R., Olivera, E., Loayza, J., Vigil, L., Palomino, S., Scurrah, M., Zerbe, S., Bonari, G., & Fonte, S. J. (2023). Drivers of growth and establishment of the invasive plant *Rumex acetosella* within Andean fallow systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 351, 108446. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108446>
- Von Der Lippe, M., y Kowarik, I. (2007). Long-Distance Dispersal of Plants by Vehicles as a Driver of Plant Invasions. *Conservation Biology*, 21(4), 986-996. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00722.x>

- Weaver, S. y Downs, M. (2003). The biology of Canadian weeds. 122. *Lactuca serriola* L.. Canadian Journal of Plant Science. 83. 619-628. 10.4141/P02-059.
- Wisn, M.s y Hijmans, Robert y Li, Jin y Peterson, Andrew y Graham, Catherine y Guisan, Antoine y Elith, Jane y Dudík, Miroslav y Ferrier, Simon y Huettmann, Falk y Leathwick, John y Lehmann, Anthony y Lohmann, Lucia y Loiselle, Bette y Manion, Glenn y Moritz, Craig y Nakamura, Miguel y Nakazawa, Yoshinori y Overton, Jake y Zimmermann, Niklaus. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. Diversity and Distributions. 14. 763-773.
- Zeileis, A., Kleiber, C., & Jackman, S. (2008). Regression models for count data in R. Journal of Statistical Software, 27(8), 1–25. <https://doi.org/10.18637/jss.v027.i08>

Anexos

Anexo 1. Tipos forestales en el área afectada por el incendio de China Muerta.



Figura 1.1. Distribución porcentual del área afectada por el incendio de China muerta según tipo forestal. Sobre cada barra, se indica el porcentaje de área afectada para cada tipo forestal. Las barras de color azul representan los tipos forestales más representativos dentro del perímetro del incendio. Elaboración propia en base a capa de catastro vegetacional CONAF previo al incendio (2014).

Anexo 2. Especies exóticas registradas en el área de estudio.

Cuadro 2.1. Listado de especies exóticas registradas en el área de estudio y el número de criterios metodológicos que cumple cada una para su inclusión en el análisis. En negrita se destacan las especies que presentaron la mayor prioridad para el modelamiento.

Espece	Nº de criterios	Espece	Nº de criterios
<i>Achillea millefolium</i> L.	3	<i>Plantago lanceolata</i> L.	3
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. y J.Presl	3	<i>Prunella vulgaris</i> L.	3
<i>Carduus nutans</i> L.	2	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	0
<i>Cerastium fontanum</i> Baumg.	3	<i>Rosa rubiginosa</i> L.	2
<i>Cerastium arvense</i> L.	2	<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	2
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	3	<i>Rumex acetosella</i> L.	3
<i>Crepis vesicaria</i> L.	2	<i>Senecio vulgaris</i> L.	3
<i>Cynosurus echinatus</i> L.	3	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	3
<i>Hypochaeris radicata</i>	3	<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg	3
<i>Digitalis purpurea</i> L.	3	<i>Trifolium repens</i> L.	2
<i>Epilobium brachycarpum</i> C. Presl	2	<i>Verbascum thapsus</i> L.	2
<i>Epilobium obscurum</i> Schreb.	3	<i>Lactuca serriola</i> L.	3
<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	2	<i>Tanacetum parthenium</i>	3

Cuadro 2.2. Valores de ocurrencia y porcentaje de cobertura para las 26 especies exóticas identificadas en el muestreo. Las especies están ordenadas de forma decreciente según su ocurrencia (número de parcelas en que fueron registradas) y su porcentaje de cobertura promedio. En negrita se resaltan las cinco especies con mayor dominancia en la zona de estudio.

Nº	Especie	Ocurrencia	Cobertura (%)	Nº	Especie	Ocurrencia	Cobertura (%)
1	<i>Cirsium vulgare</i>	67	0,16	15	<i>Carduus nutans</i>	2	0,16
2	<i>Lactuca serriola</i>	67	0,32	16	<i>Lotus pedunculatus</i>	2	1,04
3	<i>Epilobium brachycarpum</i>	48	2,88	17	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	4	0,43
4	<i>Rumex acetosella</i>	46	4,07	18	<i>Senecio vulgaris</i>	2	0,04
5	<i>Taraxacum officinale</i>	21	0,15	19	<i>Achillea millefolium</i>	1	0,03
6	<i>Hypochaeris radicata</i>	17	0,46	20	<i>Cynosurus echinatus</i>	1	33,75
7	<i>Verbascum thapsus</i>	15	0,12	21	<i>Cerastium fontanum</i>	1	0,03
8	<i>Rosa rubiginosa</i>	12	1,90	22	<i>Plantago lanceolata</i>	1	0,03
9	<i>Digitalis purpurea</i>	10	0,14	23	<i>Prunella vulgaris</i>	1	0,03
10	<i>Epilobium obscurum</i>	9	0,11	24	<i>Rubus ulmifolius</i>	1	0,38
11	<i>Trifolium repens</i>	6	0,20	25	<i>Sonchus asper</i>	1	0,02
12	<i>Crepis vesicaria</i>	3	0,08	26	<i>Tanacetum parthenium</i>	1	0,58
13	<i>Arrhenatherum elatius</i>	3	2,03				
14	<i>Cerastium arvense</i>	3	0,10				

Anexo 3. Validación de la distancia a caminos como indicador de presión antrópica.

Para validar el supuesto de que la distancia a caminos constituye un predictor adecuado de la probabilidad de presión antrópica, se evaluó la relación entre la distancia a caminos y la presencia de dos indicadores directos de presión antrópica registrados en las parcelas: número de troncos talados post-incendio y de fecas de ganado doméstico (cuadro 3.1, 3.2 y figura 3.1). Para ello, se aplicaron modelos de barrera (*hurdle models*; Mullahy, 1986), implementados mediante el paquete *pscl* de R (Zeileis *et al.* 2008), ya que este está específicamente diseñado para datos de conteo con sobredispersión y un exceso de valores nulos. El modelo se estructura en dos componentes: (i) un submodelo de ocurrencia, que estima la probabilidad de que el valor sea distinto de cero; y (ii) un submodelo de intensidad, que modela la magnitud del conteo condicionada a que este sea mayor que cero.

Los resultados del modelo de barrera para la tala post-incendio indican que la distancia a caminos no explica significativamente la probabilidad de ocurrencia de tala (es decir, si una parcela presenta o no tocones; Cuadro 3.1.) Sin embargo, la distancia a caminos sí explica de manera significativa la intensidad de la tala, es decir, cuántos tocones hay en las parcelas donde la tala efectivamente ocurrió. Este coeficiente negativo indica que la intensidad de la tala decrece exponencialmente con la distancia al camino. Este resultado confirma que los caminos facilitan el acceso a las actividades extractivas post-incendio, pero que su influencia decrece rápidamente con la distancia.

En el caso de las fecas de ganado, ninguno de los dos componentes del modelo mostró una asociación significativa con la distancia a caminos (Cuadro 3.2): ni la probabilidad de que una parcela presente fecas ni la cantidad de fecas donde estas ocurren se relacionaron con la distancia a la red vial. Estos resultados sugieren que el movimiento del ganado dentro del área quemada es independiente de la red de caminos, lo que podría explicarse por el uso de senderos no detectables en imágenes satelitales o bien por el libre tránsito a través del paisaje post-incendio.

Cuadro 3.1. Resultados del modelo de barrera (*hurdle model*) para la tala post-incendio en función de la distancia a caminos (n = 95 parcelas). Se presentan los coeficientes (β), error estándar (E.E), estadístico z y valor p para cada componente del modelo. Theta (θ) corresponde al parámetro de dispersión de la distribución binomial negativa.

Componente del modelo / Parámetro	β	E.E	z	p
Parte 1 – Ocurrencia (binomial / logit): ¿hay tala en la parcela?				
Intercepto	-1,5211	0,3615	-4,21	< 0,001
Distancia a caminos	0,0007	0,0012	0,55	0,583
Parte 2 – Intensidad (binomial negativa / log): ¿cuántos tocones donde sí hay tala?				
Intercepto	25,626	0,6682	3,84	< 0,001
Distancia a caminos	-0,0049	0,0024	-2,07	0,039
θ (dispersión)	0,3651	—	—	—

Cuadro 3.2. Resultados del modelo de barrera (*hurdle model*) para las fecas de ganado doméstico en función de la distancia a caminos (n = 95 parcelas). Se presentan los coeficientes (β), error estándar (E.E), estadístico z y valor p para cada componente del modelo. Theta (θ) corresponde al parámetro de dispersión de la distribución binomial negativa.

Componente del modelo / Parámetro	β	E.E	z	p
Parte 1 – Ocurrencia (binomial / logit): ¿hay fecas en la parcela?				
Intercepto	0,7891	0,3038	2,60	0,009
Distancia a caminos	-0,0008	0,0010	-0,75	0,453
Parte 2 – Intensidad (binomial negativa / log): ¿cuántas fecas donde sí las hay?				
Intercepto	15,109	0,4412	3,43	< 0,001
Distancia a caminos	0,0006	0,0010	0,55	0,584
θ (dispersión)	0,2983	—	—	—

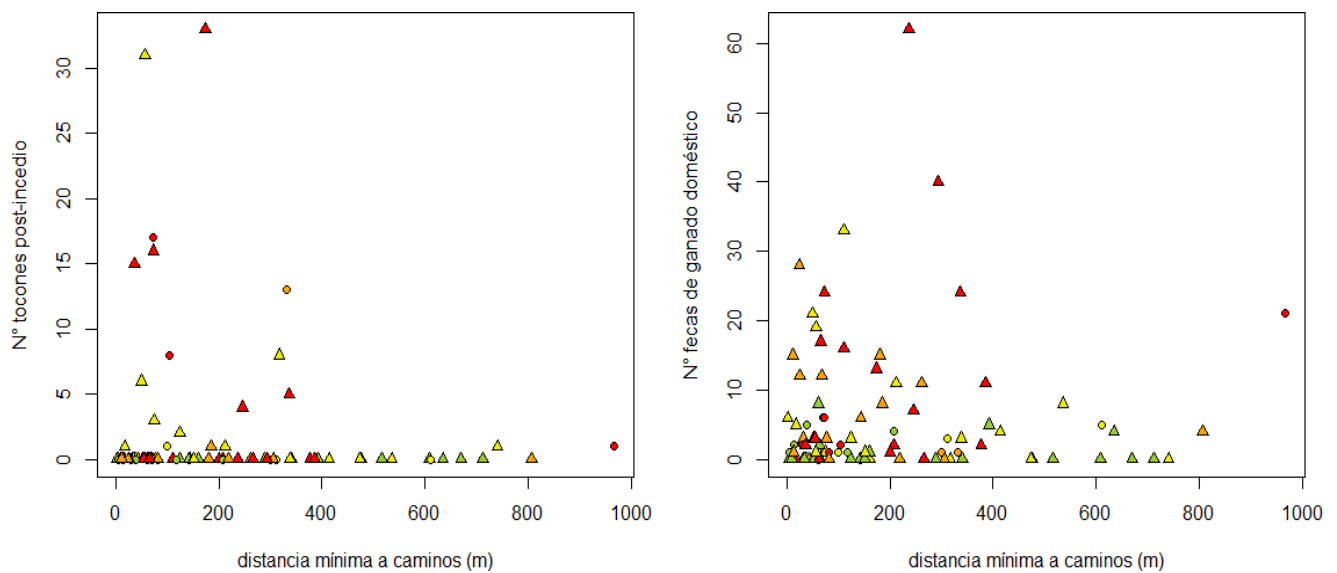


Figura 3.3. Diagrama de dispersión de los indicadores directos de disturbio antrópico registrados en las parcelas (número de tocones de tala post-incendio y número de fecas de ganado) en función de la distancia a caminos. La simbología cromática representa los niveles de severidad del fuego (dNBR): rojo (severo), naranja (intermedio), amarillo (bajo) y verde (no quemado). Las formas indican el tipo forestal: triángulos para *Araucaria* y círculos para *RoRaCo*. Los resultados estadísticos de esta relación se presentan en los cuadros 3.1 y 3.2.

Anexo 4. Tablas de coeficientes estimados y métricas de rendimiento del modelo predictivo para *Rumex acetosella* (cuadro 4.1), *Lactuca serriolla* (cuadro 4.2), *Epilobium brachycarpum* (cuadro 4.3), *Cirsium vulgare* (cuadro 4.4) y *Taraxacum officinale* (cuadro 4.5).

Cuadro 4.1. *Rumex acetosella*. Los valores corresponden a la media y a los intervalos de confianza (I.C.) al 95% calculados mediante 1000 iteraciones de *bootstrapping*. Los coeficientes y métricas en **negrita** destacan las variables ambientales y los términos de interacción que resultaron estadísticamente robustos para modular la probabilidad de ocurrencia, definidos bajo el criterio de haber sido seleccionados por el algoritmo LASSO en al menos el 75% de las iteraciones de remuestreo (frecuencia de selección en cero < 25%). El signo de los coeficientes (β) indica la dirección del efecto ecológico sobre la invasibilidad. Las interacciones se denotan con el símbolo "x".

Variable	Coeficiente (β)	Límite Inferior (I.C. 95%)	Límite Superior (I.C. 95%)	Frecuencia de selección en cero (%)
(Intercept)	0.28	-4.42	0.89	0
Bosque	0.12	-0.06	0.5	99.5
Elevación	1	0.08	2.77	57.9
Pendiente	0.27	0.01	0.77	59.6
Orientación	0.18	0.03	0.47	98.3
Distancia	-1.55	-4.14	-0.05	51.1
Severidad	-0.38	-0.86	-0.08	1.1
Bosque x Elevación	0.25	-3.45	1.88	96.1
Bosque x Pendiente	0.03	-0.86	0.42	87
Bosque x Orientación	-0.15	-0.65	0	72.3
Bosque x Distancia	0.04	0.01	0.25	97.7
Bosque x Severidad	-0.09	-0.36	0	77.7
Elevación x Pendiente	0.25	0.03	0.94	95.1
Elevación x Orientación	0.06	-0.26	1.59	97.8
Elevación x Distancia	-0.45	-1.53	-0.01	85.8
Elevación x Severidad	1.65	0.11	2.87	99.2
Pendiente x Orientación	-0.11	-0.53	0.18	93.7

Pendiente x Distancia	-0.23	-0.74	-0.01	56.5
Pendiente x Severidad	0.31	0.08	0.58	1.8
Orientación x Distancia	-0.09	-0.79	0.2	98.3
Orientación x Severidad	-0.12	-0.55	-0.01	56.6
Distancia x Severidad	0.38	0.35	0.41	99.8
AUC	0.8	0.62	0.93	0
Sensibilidad	0.69	0.46	1	0
Especificidad	0.71	0.43	1	0
Valor Predictivo Positivo	0.73	0.57	1	0
Valor Predictivo Negativo	0.73	0.57	1	0

Cuadro 4.2. *Lactuca serriolla*. Los valores corresponden a la media y a los intervalos de confianza (I.C.) al 95% calculados mediante 1000 iteraciones de *bootstrapping*. Los coeficientes y métricas en **negrita** destacan las variables ambientales y los términos de interacción que resultaron estadísticamente robustos para modular la probabilidad de ocurrencia, definidos bajo el criterio de haber sido seleccionados por el algoritmo LASSO en al menos el 75% de las iteraciones de remuestreo (frecuencia de selección en cero < 25%). El signo de los coeficientes (β) indica la dirección del efecto ecológico sobre la invasibilidad. Las interacciones se denotan con el símbolo "x".

Variable	Coeficiente (β)	Límite Inferior (I.C. 95%)	Límite Superior (I.C. 95%)	Frecuencia de selección en cero (%)
(Intercepto)	0.21	-1.3	0.93	0
Bosque	-0.21	-1.25	-0.01	77.9
Elevación	-0.55	-1.69	-0.04	75.6
Pendiente	-0.04	-0.33	0.15	99
Orientación	-0.08	-0.29	1.26	98.6
Distancia	-0.83	-3.65	0.35	91
Severidad	0.9	0.4	2.65	2.5
Bosque x Elevación	-0.8	-3.58	-0.03	65.5
Bosque x Pendiente	0.35	0.02	1.25	34
Bosque x Orientación	-0.33	-1.04	0.03	80.5
Bosque x Distancia	0.33	0.06	0.91	99.2
Bosque x Severidad	0.01	0.01	0.01	99.9
Elevación x Pendiente	0.3	0.01	1.16	54.1
Elevación x Orientación	-0.29	-1.58	0.08	87.4
Elevación x Distancia	-0.69	-1.72	0.53	98.1
Elevación x Severidad	-1.82	-4.54	-0.21	96.3
Pendiente x Orientación	0.11	-0.44	0.61	89.6
Pendiente x Distancia	-0.07	-0.22	0.01	99.4
Pendiente x Severidad	0.38	0.05	0.99	94.2
Orientación x Distancia	0.09	-0.07	0.3	98
Orientación x Severidad	-0.02	-0.38	0.81	94.7
Distancia x Severidad	-0.27	-1.25	0	82.9

AUC	0.86	0.7	0.99	0
Sensibilidad	0.9	0.68	1	0
Especificidad	0.75	0.38	1	0
Valor Predictivo Positivo	0.89	0.73	1	0
Valor Predictivo Negativo	0.75	0.5	1	0

Cuadro 4.3. *Epilobium brachycarpum*. Los valores corresponden a la media y a los intervalos de confianza (I.C.) al 95% calculados mediante 1000 iteraciones de *bootstrapping*. Los coeficientes y métricas en **negrita** destacan las variables ambientales y los términos de interacción que resultaron estadísticamente robustos para modular la probabilidad de ocurrencia, definidos bajo el criterio de haber sido seleccionados por el algoritmo LASSO en al menos el 75% de las iteraciones de remuestreo (frecuencia de selección en cero < 25%). El signo de los coeficientes (β) indica la dirección del efecto ecológico sobre la invasibilidad. Las interacciones se denotan con el símbolo "x".

Variable	Coeficiente (β)	Límite Inferior (I.C. 95%)	Límite Superior (I.C. 95%)	Frecuencia de selección en cero (%)
(Intercept)	-1.8	-3.01	0.24	0
Bosque	0.29	0.16	0.38	99.6
Elevación	-0.75	-2.84	-0.01	90.3
Pendiente	-0.13	-0.7	-0.01	85.8
Orientación	-0.2	-0.97	0.17	93.8
Distancia	0.67	-0.73	4.21	79.3
Severidad	1.23	0.83	1.83	0.1
Bosque x Elevación	1.32	0.07	3.2	31.7
Bosque x Pendiente	-0.19	-0.74	0.05	74.9
Bosque x Orientación	0.75	0.08	2.1	26.6
Bosque x Distancia	-0.11	-0.73	-0.01	67.6
Bosque x Severidad	0.09	0	0.46	77.9
Elevación x Pendiente	0.27	-0.51	1.49	95.6
Elevación x Orientación	-0.99	-2.86	-0.08	15.5
Elevación x Distancia	0.41	-0.2	2.45	92.6
Elevación x Severidad	0.18	0	0.98	93.2
Pendiente x Orientación	0.06	-0.48	0.61	80.8
Pendiente x Distancia	0.12	0.01	0.44	91.9
Pendiente x Severidad	-0.24	-0.62	-0.04	4.7
Orientación x Distancia	0.17	0.01	0.63	84.1
Orientación x Severidad	0.07	-0.26	0.96	96

Distancia x Severidad	-0.06	-0.95	-0.01	99.3
AUC	0.89	0.76	0.97	0
Sensibilidad	0.79	0.57	1	0
Especificidad	0.79	0.5	0.93	0
Valor Predictivo Positivo	0.78	0.62	0.92	0
Valor Predictivo Negativo	0.79	0.64	1	0

Cuadro 4.4. *Cirsium vulgare*. Los valores corresponden a la media y a los intervalos de confianza (I.C.) al 95% calculados mediante 1000 iteraciones de *bootstrapping*. Los coeficientes y métricas en **negrita** destacan las variables ambientales y los términos de interacción que resultaron estadísticamente robustos para modular la probabilidad de ocurrencia, definidos bajo el criterio de haber sido seleccionados por el algoritmo LASSO en al menos el 75% de las iteraciones de remuestreo (frecuencia de selección en cero < 25%). El signo de los coeficientes (β) indica la dirección del efecto ecológico sobre la invasibilidad. Las interacciones se denotan con el símbolo "x".

Variable	Coeficiente (β)	Límite Inferior (I.C. 95%)	Límite Superior (I.C. 95%)	Frecuencia de selección en cero (%)
(Intercept)	-0.15	-0.48	0.38	0
Bosque	-0.26	-0.46	-0.06	99.1
Elevación	-0.5	-1.77	-0.03	89.5
Pendiente	0.07	0	0.22	98.9
Orientación	-0.12	-0.42	0	96
Distancia	-0.38	-1.81	4.49	98
Severidad	0.8	0.02	1.59	35.5
Bosque x Elevación	-0.71	-4.01	-0.07	89.1
Bosque x Pendiente	0.13	-0.3	0.98	96.8
Bosque x Orientación	-0.3	-0.67	0.04	87.6
Bosque x Distancia	-0.14	-0.27	-0.04	99.5
Bosque x Elevación	0.1	-0.75	1.14	97.5
Elevación x Orientación	-0.31	-1.15	-0.01	82.6
Elevación x Distancia	0.38	-0.08	8.27	99.4
Elevación x Severidad	0.16	-6.94	1.32	97.9
Pendiente x Orientación	0.12	-0.19	0.51	88.5
Pendiente x Distancia	-0.03	-0.06	0.03	99.4
Pendiente x Severidad	-0.04	-0.3	0	93.4
Orientación x Distancia	-0.32	-0.32	-0.32	99.9
Orientación x Severidad	-0.34	-1.41	-0.05	94.6
Distancia x Severidad	-0.64	-1.22	-0.04	31.8
AUC	0.88	0.72	1	0

Sensibilidad	0.95	0.74	1	0
Especificidad	0.78	0.56	1	0
Valor Predictivo Positivo	0.9	0.79	1	0
Valor Predictivo Negativo	0.86	0.58	1	0

Cuadro 4.5. *Taraxacum officinale*. Los valores corresponden a la media y a los intervalos de confianza (I.C.) al 95% calculados mediante 1000 iteraciones de *bootstrapping*. Los coeficientes y métricas en **negrita** destacan las variables ambientales y los términos de interacción que resultaron estadísticamente robustos para modular la probabilidad de ocurrencia, definidos bajo el criterio de haber sido seleccionados por el algoritmo LASSO en al menos el 75% de las iteraciones de remuestreo (frecuencia de selección en cero < 25%). El signo de los coeficientes (β) indica la dirección del efecto ecológico sobre la invasibilidad. Las interacciones se denotan con el símbolo "x".

Variable	Coeficiente (β)	Límite Inferior (I.C. 95%)	Límite Superior (I.C. 95%)	Frecuencia de selección en cero (%)
(Intercept)	-1.41	-3.65	-1.08	0
Bosque	0.18	-0.24	0.37	96.1
Elevación	-1.08	-3.67	-0.04	92.6
Pendiente	-0.17	-0.83	-0.01	91
Orientación	-0.21	-1.11	-0.01	93.1
Distancia	-0.95	-4.04	2.07	90.5
Severidad	0.29	0	0.86	35.4
Bosque x Elevación	0.3	0.05	1.57	96.6
Bosque x Pendiente	0.55	0.04	2.43	75.8
Bosque x Orientación	-0.19	-1.05	0	64.3
Bosque x Distancia	0.1	-0.33	0.81	95
Bosque x Severidad	0.15	0	0.42	63.7
Elevación x Pendiente	-0.69	-2.87	-0.03	72.7
Elevación x Orientación	-0.44	-1.45	-0.01	59.8
Elevación x Distancia	0.54	-0.17	3.06	96.1
Elevación x Severidad	0.17	-0.43	0.61	80.5
Pendiente x Orientación	0.09	-0.41	0.54	89.6
Pendiente x Distancia	0.17	0	0.49	95.4
Pendiente x Severidad	-0.07	-0.23	0.4	81.5
Orientación x Distancia	0.21	0	0.84	91
Orientación x Severidad	-0.01	-0.28	0.7	94.3
Distancia x Severidad	-0.15	-0.42	0	89.1

AUC	0.58	0.43	0.74	0
Sensibilidad	1	0.71	1	1
Especificidad	0.14	0.14	0.81	86.6
Valor Predictivo Positivo	0.75	0.7	0.77	1
Valor Predictivo Negativo	0.25	0.13	0.92	86.6
