



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales

Análisis y modelación espacio-temporal de la dinámica de invasión de *Pinus radiata* en Pilolcura, Región de Los Ríos.

Profesor patrocinante: Sr. Mauro E. González

Trabajo de Tesina presentado como parte
de los requisitos para optar al Título de
Ingeniera en Conservación de Recursos Naturales

SCARLET AHISELLA GOMEZ CHEPO

VALDIVIA

2025

i	Calificación del comité de Titulación	i
ii	Agradecimientos	ii
iii	Resumen	iii
1	INTRODUCCIÓN	1
2	MÉTODOS	6
2.1	Área de estudio	6
2.2	Ubicación y muestreo de la invasión de plantas de <i>P. radiata</i>	7
2.2.1	Procesamiento, análisis y fechado de muestras	8
2.3	Análisis de datos	9
2.3.1	Registro y georreferenciación de datos	9
2.3.2	Áreas de alta densidad e invasión reciente	10
2.3.3	Modelo de regresión lineal para la predicción de edad	11
2.3.4	Focos secundarios de dispersión y zonas potenciales de colonización	13
3	RESULTADOS	14
3.1	Caracterización general del muestreo	14
3.1.1	Distribución espacial <i>P. radiata</i> en el área de estudio	15
3.2	Determinación de la fecha de establecimiento de las cortinas e invasión de <i>P. radiata</i>	16
3.2.1	Determinación de edades a partir de anillos de crecimiento y estimación del modelo	18
3.2.2	Distribución espacial y estructura etaria de los establecimientos vía semilla	19
3.3	Focos secundarios y zonas con potencial de colonización	21
4	DISCUSIÓN	24
5	CONCLUSIONES	28
6	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29
Anexos	1 Diagrama conceptual de Langdon et al. (2010)	37
	2 Relación lineal para modelo de predicción de edades	
	3 Imágenes del área de estudio	
	4. Registro de altura para establecimientos vía semilla de <i>P. radiata</i>	
	5 Extracción de tarugo de incremento	
	6 Fechado bajo lupa estereoscópica	
	7 Fechado con imágenes en Coorecorder 9.5	
	8 Registro de <i>P. radiata</i> dentro del área matorral arbóreo.	

Calificación del Comité de Titulación

Patrocinante: Sr. Mauro E. González Cangas	6,3
Informante: Srta. Claudia V. Leal Medina	6,8
Informante: Srta. Carmen G. Rodríguez Figueira	6,9

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.



Sr. Mauro E. González Cangas

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer profundamente a mi familia, quienes han sido mi sostén incondicional a lo largo de todo este proceso. A mi madre y a mi padre, gracias por darme la oportunidad de estudiar una carrera que me apasiona, por confiar en mí y acompañarme siempre, incluso en los momentos difíciles. Valoro enormemente su apoyo constante, sus enseñanzas sobre la importancia de disfrutar el camino, persistir y buscar mi propio rumbo. Este logro también es suyo.

Agradezco sinceramente a la comisión evaluadora por su disposición, tiempo y compromiso con mi trabajo de titulación. A Carmen Rodríguez, gracias por su paciencia y generosidad al compartir su conocimiento en el área dendroecológica. A Claudia Leal, por su profesionalismo, disposición y valioso aporte en temas de invasiones biológicas.

Al profesor Mauro González, mi más profundo agradecimiento por su constante apoyo, entusiasmo, profesionalismo y motivación. Gracias por introducirme a este estudio, por las enriquecedoras jornadas de terreno y por su acompañamiento cercano durante todo el proceso. Agradezco especialmente sus valiosos comentarios que contribuyeron significativamente a mejorar este trabajo, así como su generosidad al compartir su pasión y emoción por la dinámica y los procesos de los ecosistemas, los cuales fueron una fuente de inspiración constante para mí a lo largo de este camino.

También extendiendo mi gratitud al Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (FONDAP/ANID 1523A0002) y al Laboratorio de Ecología de Bosques, por abrirme sus puertas, compartir su conocimiento y por el respaldo que brindaron al desarrollo de esta investigación.

Mi agradecimiento especial a Alex Alba, dueño del Parque Punta Cóndor, por su confianza y generosa acogida en el área de estudio, lo que fue un pilar fundamental para la realización de este trabajo. Asimismo, agradezco profundamente al profesor Mauro González y a Pascual Alba por su constante disposición, acompañamiento en terreno y, especialmente, por facilitar el acceso a sus predios, lo que hizo posible el desarrollo de esta investigación en un entorno tan valioso.

Finalmente, gracias a mis compañeras y compañeros Venus, Sigrid, Gabriela y Nicolás, por su tiempo, apoyo y compañía en los terrenos. Su ayuda fue fundamental para llevar a cabo este estudio y su presencia hizo de cada jornada una experiencia significativa y enriquecedora.

Resumen

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas para la biodiversidad global, afectando el funcionamiento y la estructura de ecosistemas nativos. En Pilolcura, Región de Los Ríos, se introdujeron cortinas de *Pinus radiata* en 1983 y 1988 con fines de protección contra el viento, lo que ha generado abundantes establecimientos de plántulas que alteran la composición de los bosques siempreverdes locales, reconocidos por su riqueza de especies endémicas. Este estudio tuvo como objetivo comprender los patrones y la dinámica espaciotemporal de la invasión de *P. radiata* en bosques degradados mediante herramientas dendroecológicas y Sistemas de Información Geográfica (SIG), aplicando fechado de anillos de crecimiento, análisis espacial y un modelo de regresión lineal para estimar la edad de individuos jóvenes en base a su altura. Se registraron 276 individuos establecidos por medio de semillas, cuya distribución reveló un patrón de invasión por olas sucesivas, con un pulso de reclutamiento masivo entre 2018 y 2021, coincidente con la madurez reproductiva de las cortinas. Los establecimientos se concentraron en áreas abiertas como pastizales (43 ind/ha), mientras que el matorral arbóreo mostró menor colonización con 18 ind/ha. Se identificaron focos secundarios de dispersión, reconociendo individuos reproductivos aislados que actúan como nuevos centros de propagación, alcanzando hasta 670 metros desde la fuente semillera más cercana. Estos hallazgos evidencian un proceso activo de la invasión influido por factores ambientales, ecológicos y antrópicos, siendo un aporte clave para orientar estrategias de manejo temprano, priorizando la erradicación de individuos reproductivos aislados y el monitoreo de zonas vulnerables.

1. INTRODUCCIÓN

La Región de Los Ríos, en el sur de Chile, alberga una importante extensión del bosque templado valdiviano, un ecosistema reconocido por su alta biodiversidad y elevado nivel de endemismo. Dentro de esta región, los bosques de la Cordillera de la Costa destacan por su valor ecológico, ya que constituyen uno de los sistemas naturales más antiguos del sur de América. Esto por su historia como refugio glacial y aislamiento geográfico que ha favorecido la persistencia de comunidades vegetales únicas (Smith *et al.* 2005). El bosque templado valdiviano, clasificado por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) como uno de los 35 hotspots de biodiversidad mundial destaca no solo por su riqueza de especies endémicas, sino también por su acelerada tasa de destrucción y degradación asociada a actividades humanas (Myers *et al.* 200, Bertzky *et al.* 2013). Este ecosistema cumple funciones fundamentales para el equilibrio ambiental, como la regulación del ciclo hidrológico, el reciclaje de nutrientes, la conservación de la biodiversidad, la protección del suelo y la moderación del clima, aportando múltiples servicios ecosistémicos esenciales para las comunidades humanas y la estabilidad ecológica (Oyarzún *et al.* 2005). No obstante, su integridad se ha visto comprometida por diversas presiones antrópicas, entre ellas la deforestación, pérdida de hábitat (Miranda *et al.* 2017), introducción de especies exóticas (Echeverría *et al.* 2006; Heilmayr *et al.* 2016; Locher-Krause *et al.* 2017; Gallego *et al.* 2024) y sustitución del bosque nativo por plantaciones de *Pinus* spp. (Smith *et al.* 2005), lo que ha generado impactos significativos sobre su estructura y funcionamiento.

Las invasiones de coníferas exóticas representan una amenaza común en ecosistemas de todo el mundo. Entre estas especies, *Pinus radiata* D. Don, originaria de Estados Unidos, ha tenido un impacto significativo en Chile. Su introducción inicial ocurrió en el siglo XVII con fines ornamentales, y posteriormente, en 1885, fue utilizada para estabilizar dunas costeras y recuperar suelos degradados (Peña *et al.* 2008, Simberloff *et al.* 2010, Pauchard *et al.* 2014). A fines del siglo XIX, en el contexto de un programa de introducción de especies impulsado por el Instituto Forestal, se establecieron más de 100 parcelas de prueba con especies del género *Pinus*, incluso en áreas protegidas (Peña *et al.* 2008).

Desde 1974 el cultivo de *P. radiata* fue subsidiado por el Estado, debido a su alta productividad para la industria maderera (Simberloff *et al.* 2009, Camus *et al.* 2014). Sin embargo, esta decisión se basó únicamente en criterios de viabilidad, crecimiento y forma, sin considerar su potencial como especie exótica invasora (Peña *et al.* 2008). Como resultado, *P. radiata* ha invadido amplias zonas, alterando ecosistemas nativos y desplazando especies de flora autóctona (Pauchard *et al.* 2004). Aunque el proceso

de invasión desde plantaciones comerciales ha sido ampliamente documentada (Peña *et al.* 2008, González *et al.* 2022, Gallego *et al.* 2024), también se ha observado que la introducción de individuos aislados con fines no comerciales puede desencadenar procesos de invasión biológica similares (Leal *et al.* 2024).

Según el Ministerio del Medio Ambiente (MMA), una invasión biológica ocurre cuando una especie exótica expande su rango de distribución geográfico a áreas donde no se encontraba previamente, generando impactos en el ecosistema receptor. Esto constituye una de las principales causas de pérdida de biodiversidad, especialmente en ecosistemas aislados y frágiles (Gallego *et al.* 2024).

El carácter invasivo de *Pinus radiata* se atribuye a una combinación de rasgos funcionales y condiciones ecológicas que favorecen su establecimiento y expansión en ecosistemas no nativos. Esta especie presenta bajos requerimientos para la germinación y el establecimiento, así como una alta tolerancia a condiciones edafoclimáticas adversas (Rejmánek 1996, Pauchard *et al.* 2014). Su rápido crecimiento, junto con una producción temprana de semillas, que inicia entre los 5 y 6 años y se intensifica a partir de los 10 a 12 años, contribuye significativamente a su capacidad de colonización. Las semillas aladas, fácilmente dispersadas por el viento, generan una elevada presión de propágulos en cortos periodos de tiempo, lo que constituye un mecanismo clave en la dinámica invasiva de coníferas (Richardson *et al.* 1990, Simberloff *et al.* 2002, 2009).

A nivel de familia, el éxito invasivo de las pináceas ha sido asociado con características como el pequeño tamaño de sus semillas, la brevedad del período juvenil y la frecuencia de eventos reproductivos masivos (Rejmánek y Richardson 1996). Sin embargo, estos atributos intrínsecos no son suficientes para explicar por completo el comportamiento invasivo, ya que interactúan con factores contextuales que modulan su efectividad (Simberloff *et al.* 2002, Nuñez *et al.* 2011). Entre estos factores se incluyen: la adecuación climática del sitio invadido (Nuñez y Medley 2011), la estructura y composición de la comunidad receptora (Richardson *et al.* 1994), la cobertura del suelo, y la presencia o ausencia de herbívoros (Relva *et al.* 2010).

El régimen de disturbios también desempeña un papel determinante, ya que puede modificar la disponibilidad de nichos y facilitar la entrada de especies exóticas (Hobbs y Huenneke 1992, Lonsdale 1999). En particular, el uso forestal intensivo incrementa la presión de propágulos y altera las condiciones del hábitat, favoreciendo la invasión (McGregor *et al.* 2012). Asimismo, la facilitación por parte de especies ya establecidas, la liberación de enemigos naturales —es decir, la ausencia de herbívoros o patógenos específicos—, y un tiempo de residencia prolongado que incrementa las probabilidades de

adaptación local, son factores que pueden potenciar el proceso invasivo. En contraste, los mecanismos que limitan el establecimiento son la competencia con especies nativas, la herbivoría y la disponibilidad restringida de asociaciones micorrícicas, las cuales son esenciales para el desarrollo de plántulas en etapas tempranas (Pauchard *et al.* 2014).

Langdon *et al.* (2010) describen que las pináceas siguen un patrón de invasión compuesto por dos etapas: (a) inmigración y establecimiento, y (b) expansión poblacional (Anexo 1). Mientras que la primera etapa depende del sitio y la especie, la segunda sigue un patrón espacial que inicia desde un núcleo de dispersión (árboles semilleros), con regeneración densa en las cercanías, hasta individuos dispersos a media y larga distancia. Una vez que esta regeneración alcanza la madurez reproductiva, se genera una segunda oleada de invasión, aumentando la presión de propágulos y dificultando el control a escala de paisaje (Langdon *et al.* 2010). Esto subraya la necesidad de comprender sus patrones de crecimiento e invasión para implementar estrategias de manejo temprano (Marck *et al.* 2000).

Entre los principales impactos generados por la invasión de *Pinus radiata* se encuentra el desplazamiento de flora y fauna nativa, lo que altera la composición de especies dominantes, reduce significativamente la riqueza y cobertura de especies nativas, y puede incluso provocar extinciones locales (Richardson *et al.* 1994, Peña *et al.* 2008, Franzese *et al.* 2016). Estos efectos se deben a la competencia por recursos, su rápido crecimiento y la acumulación de hojarasca sobre el suelo, que modifica las condiciones del sotobosque (Burdon 2023). Además, altera los ciclos de nutrientes, el régimen hídrico, el régimen de lluvias y los patrones de incendios, afectando la estabilidad ecológica y aumentando la frecuencia e intensidad de incendios, especialmente en ecosistemas no adaptados a este tipo de perturbaciones (Simberloff *et al.* 2010, Pauchard *et al.* 2014, Raffaele *et al.* 2015).

En zonas invadidas por esta especie, se han documentado cambios en la estructura de la vegetación, especialmente sobre áreas de vegetación nativa sin presencia especies leñosas (Rundel *et al.* 2014), así como modificaciones en la riqueza y abundancia de insectos (Corley *et al.* 2018), aves (Lantschner *et al.* 2008) y pequeños mamíferos. Lo que, sumado a un mayor uso de estos ambientes por mamíferos exóticos, sugiere que los efectos sobre la biodiversidad pueden ser persistentes y expandirse a nuevas áreas invadidas (Lantschner *et al.* 2011, 2013).

Un caso emblemático es el de la Reserva Nacional Malalcahuello, donde la invasión de *Pinus contorta* ha alcanzado 78 hectáreas en aproximadamente 40 años. Esta invasión se originó a partir de plantaciones de prueba establecidas entre 1969 y 1970, generando impactos negativos sobre la regeneración de *Araucaria araucana* por competencia (Peña *et al.* 2008). En dicho estudio, se utilizó la

densidad de plantas por hectárea, la altura media de los individuos y el diámetro a la altura del pecho (DAP) para construir un modelo de regresión lineal que permitiera estimar la edad de 58 individuos, a partir del análisis de sus anillos de crecimiento.

Estudios realizados en distintos países han documentado patrones alarmantes de propagación de *Pinus* spp. y sus efectos sobre ecosistemas nativos. En Chile, *Pinus contorta* ha registrado densidades de hasta 16.650 individuos por hectárea en menos de 30 años, con plántulas detectadas hasta a 3 km de las fuentes de semillas (Langdon *et al.* 2010). Un caso especialmente crítico es el documentado por González *et al.* (2022) y Leal *et al.* (2024) en la Cordillera de la Costa de la Región del Maule, donde tras el megaincendio de 2017 se produjo una invasión masiva de *Pinus radiata* en fragmentos de bosque nativo, dominados por *Nothofagus alessandrii*. En estos sectores, se registraron densidades promedio de 76.217 individuos por hectárea, con focos que superaron los 176.000 individuos por hectárea en áreas de alta severidad. Estos establecimientos postfuego, favorecidos por la liberación de semillas desde conos serótinicos de árboles adultos quemados, promovió la homogeneización del dosel vegetal y alteró los patrones de diversidad, desplazando a especies nativas como *Cryptocarya alba* y *Nothofagus glauca*. Además, advierten que la combinación de incendios severos, invasión de especies exóticas y cambio climático está llevando a estos ecosistemas a un estado de trampa de paisaje, caracterizado por una pérdida de resiliencia ecológica y un aumento en la frecuencia e intensidad de incendios, lo que perpetúa un ciclo de degradación difícilmente reversible.

En Argentina, *Pinus contorta* invade la estepa patagónica regenerándose naturalmente a los 12 años, disminuyendo la diversidad de plantas nativas y afectando comunidades de aves (Zalba 2000, Sarasola *et al.* 2006,). En Nueva Zelanda, ha pasado de ocupar 10.000 ha en 1960 a 150.000 ha en 2001 (Ledgard 2001), superando el límite altitudinal nativo por 200 metros (Wardle 1985). En Sudáfrica, ha causado una disminución del 6,7% del caudal de ríos (Le Maitre *et al.* 2002) y ha convertido áreas de fynbos en bosques monoespecíficos (Higgins y Richardson 1998).

Dado que una vez establecida, una especie exótica invasora como *Pinus radiata* es difícil de erradicar, la etapa temprana de la invasión representa una ventana crítica para implementar estrategias de manejo costo-efectivas (Pauchard *et al.* 2016). En particular, el patrón escalonado de expansión sugiere que el control de individuos aislados o pequeños parches es fundamental para evitar una propagación irreversible (Simberloff *et al.* 2009). En este contexto, los Sistemas de Información Geográfica (SIG) se presentan como herramientas clave, ya que permiten monitorear la distribución actual de la especie y

predecir áreas potencialmente afectadas, aportando información crítica para el diseño de estrategias de control (Salazar *et al.* 2013).

Este estudio busca comprender el proceso de invasión de *Pinus radiata* mediante la identificación de patrones históricos y recientes de establecimiento, a través del análisis espacial y la integración de técnicas dendroecológicas junto a sistemas de información geográfica (SIG). Esta aproximación permitirá reconstruir la dinámica temporal y espacial del proceso de invasión, proporcionando una base sólida para interpretar el comportamiento de la especie en el paisaje. Asimismo, facilitará la identificación de zonas prioritarias para la intervención, el diseño de estrategias de restauración ecológica y la prevención de su expansión hacia áreas de alto valor de conservación, como el Parque Punta Cóndor.

A pesar del valor económico de *Pinus radiata*, su expansión no controlada en ambientes nativos representa una amenaza concreta para la biodiversidad de los bosques de Pilolcura. Estos ecosistemas han sido históricamente afectados por diversas presiones antrópicas, como la sustitución del bosque nativo por plantaciones exóticas, la explotación forestal para obtención de madera, la extracción de leña y el sobrepastoreo (Pliscoff *et al.* 2005). Tales perturbaciones han favorecido la aparición de especies invasoras, como el espinillo (*Ulex europaeus*) (Ramírez *et al.* 2003), así como la dispersión de *P. radiata* desde individuos previamente introducidos, como los analizados en este estudio. Esta situación es especialmente crítica en sectores donde la magnitud de la invasión aún no ha sido cuantificada ni gestionada de forma efectiva. Tal es el caso del presente estudio, lo que refuerza su relevancia para la conservación y el manejo temprano de ecosistemas vulnerables. Por ello, los objetivos son:

Objetivo general: Comprender la dinámica de invasión espacio-temporal de *Pinus radiata* en bosques siempreverdes degradados del sector de Pilolcura, comuna de Valdivia, Región de Los Ríos.

Objetivos específicos

- I. Determinar el patrón temporal de establecimientos de *P. radiata* mediante técnicas dendroecológicas.
- II. Caracterizar la distribución espacio-temporal actual del proceso de invasión de *P. radiata*.
- III. Identificar focos secundarios de dispersión y zonas con mayor probabilidad de colonización futura.

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El presente estudio se desarrolla en un área de 55,5 hectáreas, ubicada en la localidad de Pilolcura, en la zona norte costera de la Cordillera de la Costa, aproximadamente a 30 kilómetros al oeste de la ciudad de Valdivia, Región de Los Ríos (figura 1). Esta zona forma parte del ecosistema del Bosque Costero Valdiviano, específicamente del tipo forestal Siempreverde, subtipo Bosques de Olivillo (*Aextoxicon punctatum*) (Donoso 1981), caracterizado por su alta biodiversidad y endemismo.

Dentro del área de estudio se identificaron dos cortinas plantadas de individuos adultos de *Pinus radiata* que actúan como fuentes de dispersión de semillas (figura 1; Anexo 3). La cortina C1, tiene una extensión de 85,5 metros, mientras que la cortina C2 mide 78 metros. Ambas se localizan en las coordenadas aproximadas E 640898 y N 5606174, y fueron delimitadas espacialmente mediante herramientas SIG. Estas se encuentran a aproximadamente 200 metros del Parque Punta Cóndor, una reserva privada de aproximadamente 95 hectáreas, reconocida por su valor ecológico y diversidad de especies albergando bosques centenarios dominados por *Aextoxicon punctatum*, lo que refuerza la importancia de conservar este ecosistema ante amenazas como la invasión que aborda este estudio.

El área de estudio presenta un relieve compuesto por quebradas y cerros, intercalado con planicies litorales hacia el sector occidental (Ramírez 2008). El clima de la zona es templado lluvioso con influencia mediterránea, con temperaturas medias anuales cercanas a los 12 °C y una precipitación promedio de 2.500 mm, la cual disminuye durante el verano sin generar una estación seca definida (Uribe *et al.* 2012). Posee suelos de origen volcánico, predominantemente del tipo ñadi, con textura franco-limosa que varía entre extremos arcillosos y arenosos. Estos suelos son moderadamente profundos, con buen drenaje y una alta susceptibilidad a la erosión hídrica y eólica (CIREN 2003).

Según la clasificación de pisos vegetaciones de Luebert y Pliscoff (2004), el área corresponde al tipo de bosque laurifolio templado costero de *Weinmannia trichosperma* y *Laureliopsis philippiana*, dominado por comunidades de *Aextoxicon punctatum* - *Eucryphia cordifolia* y *Eucryphia cordifolia* - *Weinmannia trichosperma*. Constituido por una gran diversidad de especies arbóreas, entre las que destacan *Saxegothea conspicua*, *Gevuina avellana*, *Caldcluvia paniculata*, *Luma apiculata*, *Myrceugenia planipes*, *Dasyphyllum diacanthoides* y *Drimys winteri*. La mayoría de las especies posee la capacidad de regenerarse bajo un dosel cerrado, lo que permite que, en ausencia de perturbaciones alogénicas, el bosque mantenga una estructura multietaria gracias a una regeneración continua.

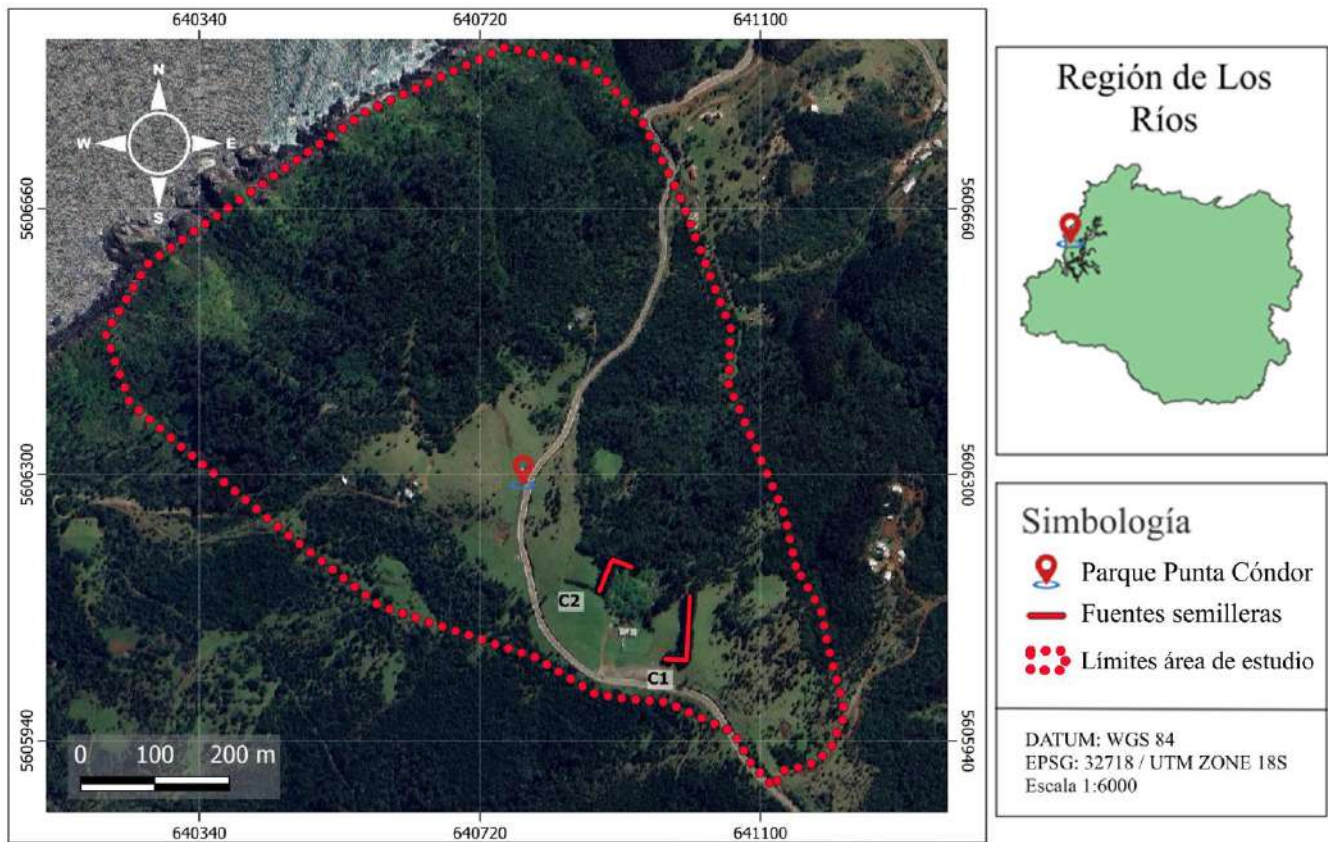


Figura 1. Área de estudio ubicada en Pilolcura, Región de Los Ríos. Abarca una superficie de 55,5 hectáreas. En ella se identifican dos cortinas de *Pinus radiata* como fuentes semilleras: C1, con una extensión de 85,5 metros y situada a 254 msnm, y C2, con una extensión de 78 metros y ubicada a 230 msnm. Asimismo, se destaca la caseta de recepción del Parque Punta Cóndor, la cual se localiza aproximadamente a 200 metros de las fuentes de dispersión.

2.2 Ubicación y muestreo de la invasión de plantas de *Pinus radiata*

Mediante un muestreo exhaustivo realizado durante diciembre a enero de 2023 y noviembre de 2024, se registraron un total de 301 individuos de *Pinus radiata* presentes en el área de estudio. A cada ejemplar se le midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) o, cuando correspondía, el diámetro a la altura del tocón (DAT), además de la altura total y las coordenadas geográficas, utilizando un GPS Garmin Map 65 con un margen de error aproximado de 5 metros. En los individuos a los que se les extrajo un tarugo mediante taladro de incremento, se registró el DAP. En cambio, para aquellos en los que se obtuvo una sección transversal (i.e., rodela), se midió el DAT, ya que su altura era inferior a 1,3 metros, lo que impedía aplicar la medición estándar del DAP. La altura se determinó con un hipsómetro en individuos adultos, mientras que en ejemplares de menor tamaño se utilizó una cinta métrica (Anexo 4).

Para determinar la fecha de plantación de las cortinas de *P. radiata* se tomaron muestras dendrocronológicas utilizando un taladro de incremento (Anexo 5). Además, se muestrearon todos los individuos de regeneración natural presentes en el área, es decir, árboles establecidos de forma espontánea como parte del proceso de invasión. La selección se realizó priorizando individuos con buen estado fitosanitario, excluyendo aquellos multifustales, secos, dañados o ramoneados. Estos últimos no fueron intervenidos, pero igualmente se registraron sus datos de diámetro, altura y coordenadas con el fin de predecir su edad a través de un modelo de regresión lineal simple.

2.2.1 Procesamiento, análisis y fechado de muestras

Para la observación detallada de los anillos anuales, las muestras tanto de tarugos de incremento como rodela fueron sometidas a procedimientos dendrocronológicos estándar, que incluyeron el secado, montaje en molduras (para los tarugos) y lijado progresivo con lijas de diferentes granos, siguiendo los protocolos descritos por Stokes y Smiley (1996). Luego de este proceso, las muestras fueron observadas bajo lupa estereoscópica (Anexo 6) para identificar y validar visualmente la presencia y forma de los anillos, utilizando el patrón celular como criterio para su delimitación.

Posteriormente, todas las muestras fueron escaneadas a alta resolución y procesadas en el software Coorecorder 9.5 (Larsson 2013, Maxwell y Larsson 2021) para medir el ancho de los anillos de crecimiento y asignar un año calendario a cada uno (Anexo 7). Debido a que las mediciones generadas por el programa están en unidades relativas, los datos fueron convertidos a milímetros utilizando el software CDendro 9.5, donde también se integraron las series individuales en una colección (.pos) y se exportaron a un archivo único (.rwl). En esta etapa, se consideraron en paralelo los tarugos de individuos establecidos vía semilla y sin anomalías visibles de los tarugos pertenecientes a las cortinas, ya que algunas muestras presentaban anillos borrosos o suprimidos, lo cual dificultaba un fechado confiable. En particular, varias muestras provenientes de las cortinas semilleras presentaban patrones de crecimiento irregular como supresiones, que no se observaron en los individuos establecidos por semillas en el proceso de invasión.

La verificación del fechado se realizó con el programa COFECHA, parte de la librería DPL (Dendrochronology Program Library 404), tanto para las muestras provenientes de las cortinas plantadas como para los individuos establecidos mediante semillas (por separado). Se analizaron las muestras segmentándolas en periodos móviles de cinco años, desplazados cada dos (con tres años de

solapamiento), evaluando las correlaciones cruzadas locales para detectar errores de datación y validar la coherencia temporal de las series. Los resultados fueron entregados en un archivo .out, donde se identificaron las muestras con correlaciones mayores a 0.5. Con estas series confiables, se creó una colección en CDendro con la que se construyó una serie maestra, que representa el promedio del ancho de los anillos de crecimiento anual a través de una curva utilizando múltiples muestras. Ésta fue progresivamente fortalecida incorporando nuevas muestras con buenos índices de correlación.

Esta serie maestra fue utilizada como referencia dentro de Coorecorder para asistir el fechado de aquellas muestras con anillos anómalos o menos definidos, ya que el programa permite visualizar en tiempo real la correlación entre una muestra individual y la serie patrón. De este modo, la serie para individuos establecidos mediante semillas se fue fortaleciendo progresivamente, alcanzando un total de 19 tarugos integrados sobre un total inicial de 28.

Adicionalmente, para los tarugos en los que no se alcanzó la médula, pero se obtuvo el arco, se estimó el número de anillos faltantes mediante el método geométrico incorporado en Coorecorder 9.5. Se consideraron únicamente aquellos casos donde el número estimado fue menor a cuatro anillos y se aplicó la corrección a un total de 7 muestras con el fin de obtener una edad más cercana a la real y mejorar la precisión en la determinación del año de establecimiento.

2.3 Análisis de datos

2.3.1 Registro y georreferenciación de datos

Los datos recolectados tanto en terreno como durante el procesamiento de las muestras fueron integrados en una hoja de cálculo de Microsoft Excel, en la cual se registraron sistemáticamente las mediciones de DAP/DAT, altura, coordenadas geográficas y la cantidad de anillos identificados para cada muestra dendrocronológica.

Las coordenadas geográficas de los individuos muestreados fueron exportadas desde un GPS Garmin Map 65 y cargadas como una capa de puntos en el software QGIS 3.34.7. Posteriormente, estos puntos fueron superpuestos sobre una imagen satelital obtenida desde Google Earth Pro correspondiente al 21 de diciembre de 2023, lo que permitió generar un mapa detallado de la distribución espacial de los individuos de *Pinus radiata* en el área de estudio.

Los puntos fueron clasificados en dos categorías: individuos de regeneración natural (R) y fuentes dispersoras de semillas (C1 y C2). Esta clasificación permitió delimitar la extensión ocupada por cada cortina y definir espacialmente el área afectada por la invasión. Para ello, se trazaron un total de cinco polígonos, cada uno representando distintas unidades espaciales de análisis:

1. Área total de estudio
2. Área matorral arbóreo
3. Área pastizal (sin vegetación boscosa)
4. Área afectada dentro del matorral arbóreo (zona con presencia de invasión de pino)
5. Área afectada dentro de la categoría de pastizal (zona con presencia de invasión de pino)

Esta delimitación fue fundamental para los análisis posteriores de densidad y dinámica de invasión según el tipo de cobertura de suelo.

2.3.2 Áreas de alta densidad e invasión reciente

Se desarrollaron análisis espaciales en el Sistema de Información Geográfica (Qgis), basados en la georreferenciación y clasificación previa de todos los individuos de pino establecidos vía semilla. Para lo que fue necesario conocer la edad de todos los individuos establecidos, sin embargo, solo una fracción de ellos contaba con muestras dendrocronológicas, debido a restricciones en el muestreo asociadas al estado fitosanitario y morfología del crecimiento (*i.e.*, individuos con múltiples fustes). Para resolver esta limitación, se desarrolló un modelo de regresión lineal simple que permitió predecir la edad de los individuos sin muestras, utilizando como variable predictora la raíz cuadrada de la altura. Este modelo mostró un buen ajuste y su construcción, validación y fundamentos estadísticos se detallan en la sección 2.3.3 Modelo de regresión lineal de predicción de edad.

Una vez integradas las edades reales y predichas en QGIS, se clasificaron todos los individuos en rangos etarios (0-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10, 11-15, 16-20 y 21-33), asignando un color distintivo a cada clase. Esta simbología por rangos de edad permitió representar espacialmente la cronología de establecimiento, facilitando la identificación visual de sectores con reclutamiento reciente.

En paralelo, se calcularon las densidades de individuos (establecidos mediante semillas) por hectárea, la cual permite evaluar la abundancia relativa de las especies presentes (McElhinny *et al.* 2005) utilizando

los polígonos previamente definidos en el punto 2.3.1. Para ello, primero se empleó la herramienta “Contar puntos en polígonos” disponible en la caja de herramientas de procesos de QGIS, la cual permite cuantificar cuántos puntos encuentran dentro de cada polígono. Posteriormente, se calculó el área de cada polígono en hectáreas utilizando la calculadora de campos, mediante la fórmula $\text{Sarea} / 10000$, considerando que el área predeterminada se entrega en metros cuadrados. Finalmente, se obtuvo la densidad de individuos por hectárea dividiendo la cantidad de individuos dentro de cada polígono por su área en hectáreas (N° individuos / ha). Lo que permitió cuantificar y contrastar la intensidad de la invasión según tipo de cobertura de suelo.

2.3.3 Modelo de regresión lineal para la predicción de edad

Para estimar la edad de individuos de *Pinus radiata* sin información directa de datación, se desarrolló un modelo de regresión lineal utilizando como variable predictora la altura de los árboles. El análisis se realizó en el software RStudio (4.4.2), utilizando los paquetes tidyverse para la manipulación y visualización de datos, ggfortify para la exploración gráfica de modelos, y car y lmtest para la evaluación de supuestos estadísticos mediante pruebas de normalidad, homocedasticidad y autocorrelación.

Se realizó un análisis exploratorio de los datos y se generaron subconjuntos para separar aquellos individuos con y sin información etaria. Luego, para construir el modelo se filtraron los individuos clasificados como regeneración (establecimientos vía semillas) que contaban con información de edad. Del total de 138 individuos con información de edad, se utilizaron 130 para la creación del modelo, excluyendo muestras con fechado incompleto (sin identificación clara del número total de anillos), ya que estas no ofrecían un valor real de edad útil para predicción.

Se exploró la relación entre de DAP y altura en relación con la edad y se ajustaron cuatro modelos de regresión lineal simple con transformaciones sobre las variables predictoras con el fin de mejorar el ajuste de este y cumplir con los supuestos de regresión lineal (Osoborne 2010, Rojas 2022):

- $\text{Edad} \sim \sqrt{\text{Altura}}$
- $\text{Edad} \sim \log(\text{Altura})$
- $\text{Edad} \sim \sqrt{\text{DAP}}$
- $\text{Edad} \sim \log(\text{DAP})$

En todos los casos, la variable dependiente fue la edad (años), y las independientes fueron Altura (m) y DAP (cm) transformadas. La comparación de estos modelos mostró que el modelo basado en la raíz cuadrada de la altura ($\text{Edad} \sim \sqrt{\text{Altura}}$) ofrecía mejor ajuste visual y estadístico, por lo que fue seleccionado como modelo definitivo.

Los datos atípicos u outliers que no se ajustaron al modelo (Zhang 2013), fueron eliminados con el fin de mejorar la relación y reducir la varianza en los residuos (Osborne y Overbay 2004) mediante análisis de residuos y distancias de Cook.

Una vez ajustado el modelo definitivo, se verificaron los supuestos estadísticos clásicos de regresión sobre sus residuos (diferencias entre los valores observados y los estimados por los modelos). La normalidad de los residuos fue evaluada mediante la prueba de Shapiro-Wilk, obteniéndose un valor p de 0.7969. Este resultado indica que no se rechaza la hipótesis nula de normalidad, lo que sugiere que los residuos se distribuyen aproximadamente de forma normal. En cuanto a la homoscedasticidad, se aplicó la prueba de Breusch-Pagan, la cual arrojó un valor p de 0.417, indicando que no existen evidencias significativas de heterocedasticidad y, por lo tanto, que la varianza de los errores se mantiene constante a lo largo de las observaciones.

La independencia de los errores fue evaluada mediante la prueba de Durbin-Watson, obteniéndose un valor de 0.2259, lo que indica una autocorrelación positiva considerable en los residuos. Este resultado es coherente con la estructura espacial y temporal de los datos, ya que los individuos muestreados se encuentran en proximidad geográfica y comparten una misma fuente de semillas. En estudios ecológicos, este tipo de dependencia es común y suele estar asociada a procesos de dispersión limitada y establecimiento sincrónico, que generan agrupamientos espaciales de individuos con características similares (Nathan y Muller-Landau 2000).

Aunque la autocorrelación en los residuos puede afectar la validez de los estimadores en modelos orientados a la inferencia causal, su impacto en modelos de predicción descriptiva, como el presente, es generalmente menor. En este tipo de enfoques, el objetivo principal es capturar patrones observados dentro del mismo contexto espacial, más que estimar efectos generalizables. Por tanto, la autocorrelación, no compromete la utilidad del modelo para fines predictivos (Shmueli 2010).

El modelo presentó un ajuste estadísticamente sólido, con un coeficiente de determinación $R^2=0.8643$, lo que indica que el 86,43 % de la variabilidad observada en la edad de los individuos fue explicada por la raíz cuadrada de su altura. Tal como se muestra en anexo 2, se observa

una relación positiva entre la raíz cuadrada de la altura y la edad de los individuos establecidos vía semillas. El error estándar residual fue de 1,17 años, lo que sugiere que las predicciones tienen una desviación promedio baja respecto a los valores observados.

Los intervalos de confianza al 95 % para los coeficientes fueron los siguientes: para el intercepto: entre 0,6591 y 1,4105 años y para el coeficiente de $\sqrt{Altura}$: entre 2,9518 y 3,4115. Esto indica que, por cada unidad de incremento en la raíz cuadrada de la altura, la edad aumenta en promedio entre 2,95 y 3,41 años. La ecuación obtenida fue: $Edad = 1,0348 + 3,1817\sqrt{Altura}$.

Una vez validado, el modelo fue aplicado a todos los individuos que no contaban con información de edad (*i.e.*, aquellos sin muestras dendroecológicas), así como a aquellos cuya muestra era incompleta, específicamente por la ausencia de arco de crecimiento o médula. Luego, la edad predicha fue redondeada al número entero más cercano. Estos valores fueron integrados al conjunto original de datos a través de una unión por ID, conservando las edades obtenidas de las muestras recolectadas y completando las faltantes. El dataset final fue exportado como archivo Excel para su incorporación en el análisis espacial dentro de Qgis

2.3.4 Focos secundarios de dispersión y zonas potenciales de colonización

Para identificar los posibles focos secundarios de dispersión (individuos establecidos vía semilla que han alcanzado la madurez reproductiva) y con ello, las zonas que podrían ser potencialmente colonizadas por la invasión de *P. radiata*, se elaboró un mapa de calor en el software QGIS a partir la capa de puntos georreferenciados que representaban la ubicación de cada individuo establecido de *P. radiata*, con su respectiva edad como atributo.

La herramienta utilizada fue “Heatmap (Kernel Density Estimation)”, aplicando como campo ponderador la variable edad, de esta manera el diámetro de cada punto en el mapa resultante fue simbolizado con un tamaño proporcional a la longevidad del individuo muestreado. Mientras que la densidad local fue calculada en función de la proximidad a otros individuos y representada mediante una escala de grises gradual, donde las zonas más claras representan mayor densidad.

Además, con el objetivo de determinar el patrón de establecimientos en el área de estudio, se elaboró un diagrama conceptual de la invasión progresiva en función de la edad de los individuos y la distancia a la fuente de semillas más cercana (en metros). Para esto, se clasificaron los datos en tres

rangos etarios: “primera ola” que incluye establecimientos ≥ 20 años y corresponde a los primeros individuos establecidos como parte de la invasión (colonizadores iniciales), “segunda ola” conformada por individuos desde los 10 a 19 años y que se han establecido durante una edad avanzada desde la introducción de *P. radiata* en el área de estudio y por último “reclutamiento reciente” que incluye individuos menores de 10 años. La distancia a la fuente de semillas más cercana fue calculada previamente en Qgis mediante un análisis de proximidad entre cada punto y las cortinas introducidas.

3. RESULTADOS

3.1 Caracterización general del muestreo

Se registraron un total de 301 individuos de *Pinus radiata* en el área de estudio. De estos, 25 correspondieron a árboles adultos localizados en dos cortinas lineales identificadas como fuentes semilleras (C1 y C2), de las cuales se recolectaron 13 muestras en C1 y 12 en C2 (cuadro 1), todas mediante tarugos de incremento. Los 276 individuos restantes fueron clasificados como individuos establecidos de forma espontánea a partir de la dispersión de semillas. Dentro de este grupo, se obtuvieron muestras dendroecológicas en 138 individuos: 111 mediante rodela y 27 mediante tarugos. Respecto a los 138 individuos restantes, solo se registraron sus variables morfológicas (DAP/DAT, altura total) y geográficas. Del total de individuos registrados, aproximadamente el 9% corresponde establecimientos vía semilla con muestra de tarugo, al igual que el 36.9% muestreado por medio de rodela, y el 45.8% solo fue muestreado con sus variables morfológicas y ubicación. En cuanto a los árboles adultos de las cortinas (C1 y C2), todos fueron muestreados exclusivamente mediante tarugos.

Cuadro 1. Distribución del total de individuos muestreados según origen y tipo de muestra.

Origen de Individuo	Tipo de Muestra	Nº Individuos	% sobre total (n = 301)
Fuente semillera C1	Tarugo	13	4.3%
Fuente semillera C2	Tarugo	12	4%
Establecimiento vía semilla	Rodela	111	36.9%
Establecimiento vía semilla	Tarugo	27	9%
Establecimiento vía semilla	DAP/DAT y Altura	138	45.8%
Total	—	301	100%

3.1.1. Distribución espacial *P. radiata* en el área de estudio

La figura 2 muestra la distribución espacial de los 276 individuos de *Pinus radiata* establecidos por regeneración natural dentro del área de estudio. Se observó que la mayor concentración de individuos se localizó en las cercanías de las cortinas semilleras, identificadas como C1 y C2, con una densidad particularmente alta hacia el sector occidental. Esta distribución no fue uniforme, sino que presentó un patrón claramente agrupado, con mayor densidad en zonas abiertas y menor presencia en sectores con cobertura vegetal más densa.

Hacia los extremos sur y este desde las fuentes de dispersión, la invasión disminuyó notoriamente, lo que sugiere una reducción en la capacidad de colonización a medida que aumenta la distancia respecto a las fuentes de semillas, lo que se confirma por la escasa presencia de establecimientos hacia sector norte de las fuentes de semillas. Asimismo, se identificaron focos de establecimientos dentro del matorral arbóreo, aunque con menor densidad en comparación con las zonas de pastizal, lo que indica un avance gradual de la invasión hacia sectores de matorral arborescente (Anexo 8).

Estos patrones espaciales reflejaron una dinámica de establecimiento influida tanto por la proximidad a las fuentes semilleras como por las condiciones del entorno inmediato. La distribución observada sugiere que el tipo de cobertura vegetal y la distancia a las fuentes de semillas influyeron directamente en la densidad y agrupamiento de los individuos establecidos.

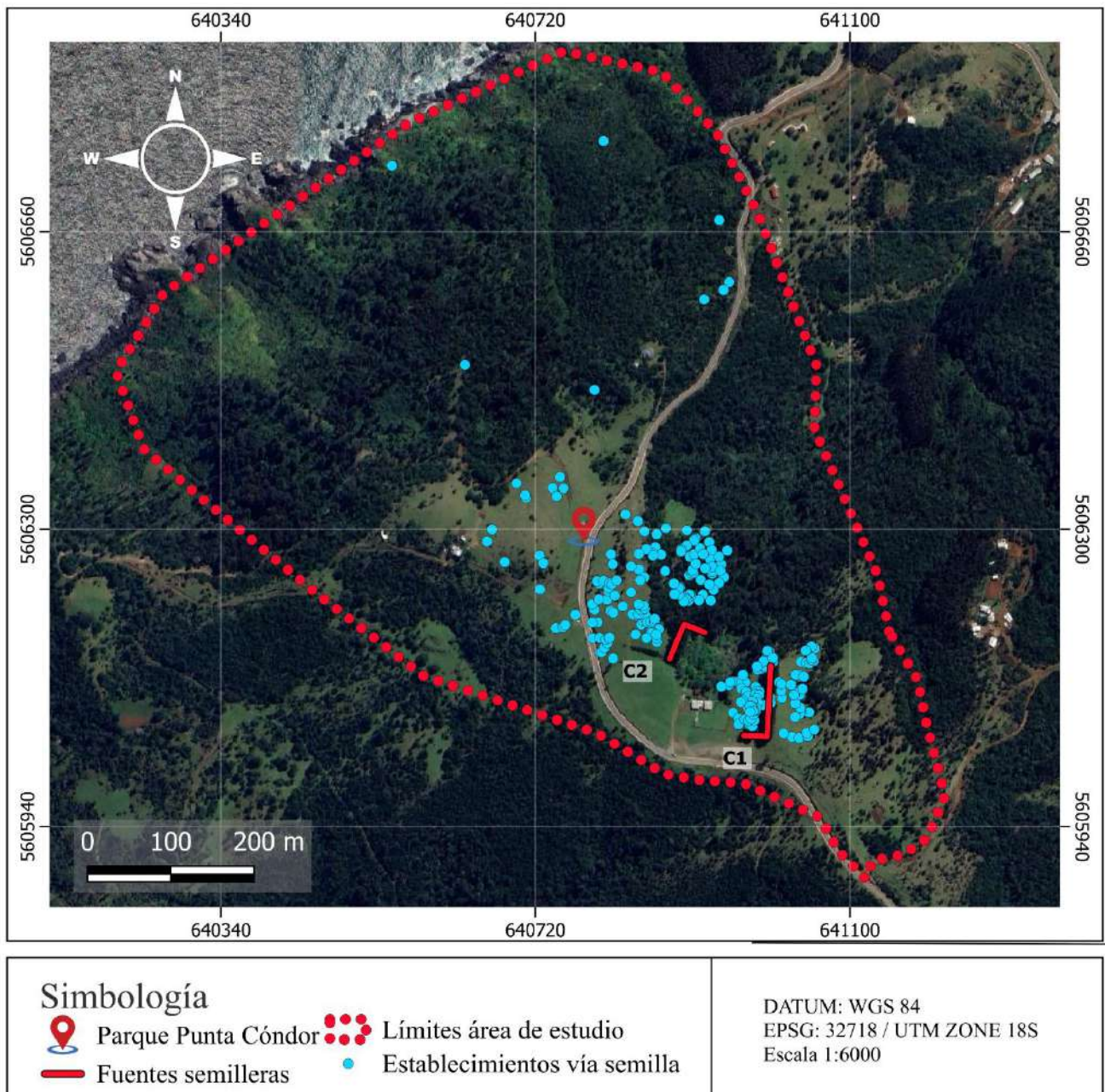


Figura 2. Distribución espacial de los individuos de *Pinus radiata* establecidos por semilla como parte del proceso de invasión en el área de estudio. Se observa el límite del área, las fuentes de semillas (C1 y C2), y los individuos georreferenciados, representados en color celeste.

3.2 Determinación de la fecha de establecimiento de las cortinas e invasión de *P. radiata*

El fechado de las muestras extraídas desde las cortinas de *Pinus radiata* (C1 y C2) permitió estimar su año de plantación. Se determinó que la cortina C1, fue establecida en el año 1983, lo que corresponde a una edad de 40 años hasta la fecha de muestreo (2023), mientras que la cortina C2, fue

plantada en 1988, alcanzando 35 años en la misma fecha. Esto indica que las fuentes de semillas se introdujeron con una diferencia de 5 años en el área de estudio, estableciendo un punto de origen temporal desde el cual comienza el reclutamiento de nuevos individuos en el paisaje.

La figura 3 muestra el número de individuos de *P. radiata* establecidos vía semilla por año calendario (n=276). Se evidencia un marcado pulso de establecimiento durante el periodo 2018–2019, en el cual se registraron 156 individuos, lo que representa aproximadamente el 56 % del total. De estos, 123 se establecieron en 2019 y 33 en 2018, marcando el punto más crítico del avance de la invasión.

El segundo rango más representativo corresponde a los años 2020–2021, donde se establecieron 67 individuos, seguido por 2016–2017 con 18, 2012–2013 con 9, y 2014–2015 con 8 individuos. En conjunto, el 95 % de los individuos se establecieron entre 2012 y 2023, lo que evidencia que, aunque el proceso de invasión comenzó en la década de 1990, se trata de un fenómeno reciente, activo y acelerado. Este patrón coincide con la edad reproductiva de las cortinas semilleras, las cuales habrían alcanzado entre 30 y 35 años durante los rangos con mayor tasa de establecimientos (2018–2021), intensificando la presión de propágulos sobre el entorno.

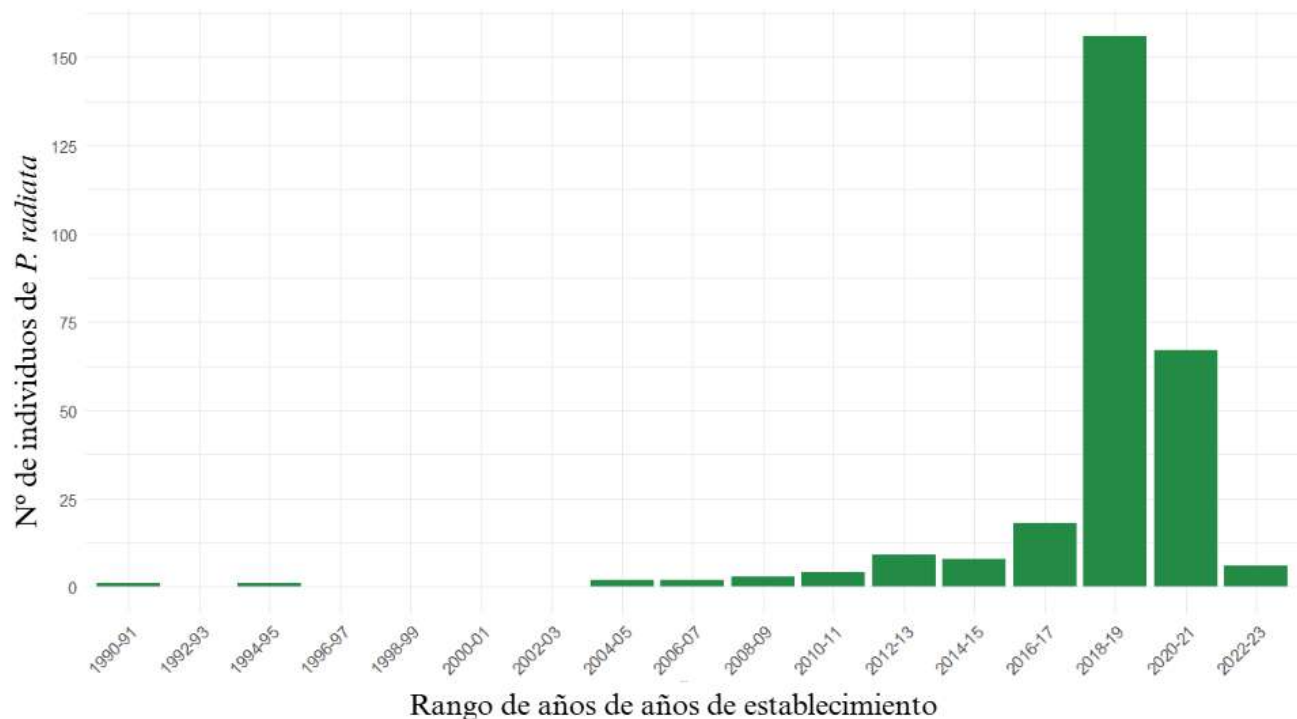


Figura 3. Número de individuos de *Pinus radiata* establecidos vía semilla por año calendario. Se evidencia un pulso principal de establecimientos entre 2018 y 2021, destacando el periodo de 2018-2019 como los años con mayor abundancia de establecimientos.

3.2.1. Determinación de edades a partir de anillos de crecimiento y estimación del modelo

Del total de individuos de *Pinus radiata* establecidos vía semilla ($n = 276$), 138 cuentan con edades determinadas directamente mediante análisis de anillos de crecimiento (111 rodels y 27 tarugos), mientras que los 138 restantes fueron estimados a través de un modelo de regresión lineal simple basado en la raíz cuadrada de la altura.

La distribución etaria de los individuos en el cuadro 2, al igual que en la figura 3, revela un patrón de establecimiento altamente concentrado en los últimos años. Las edades más frecuentes se sitúan entre 3 y 5 años, representando más del 75% del total, lo que evidencia un reciente y masivo proceso de invasión.

El modelo de regresión lineal predijo principalmente edades de 3 (10,9%) y 4 años (31,9%) para los individuos sin muestras dendroecológicas (cuadro 2). El modelo presentó un buen desempeño, con un coeficiente de determinación $R^2=0.8643$ y un error estándar residual de 1,17 años, lo que indica una alta capacidad explicativa y una baja desviación promedio en las predicciones. Para más detalles sobre el modelo y su ajuste, ver sección 2.3.3 y anexo 2 (gráfico relación lineal entre edad y la raíz cuadrada de la altura).

Al comparar las edades observadas directamente con las predichas por el modelo, se evidencia una mayor concentración de predicciones en los rangos etarios más jóvenes (3 y 4 años). Mientras que las edades determinadas a través del conteo de anillos presentan una mayor dispersión, incluyendo individuos de hasta 33 años. En edades superiores a 10 años, se identificaron una menor cantidad de individuos, representando una fracción mínima del total ($< \text{al } 10\%$). Estos casos corresponden a las primeras olas de establecimientos, previas a la madurez reproductiva de las cortinas semilleras.

Este patrón de reclutamiento reciente sugiere condiciones ambientales favorables y una alta capacidad reproductiva de las fuentes de semillas en los últimos años. La coincidencia entre la madurez reproductiva de las cortinas (30–35 años) y el pulso de establecimiento observado entre 2018 y 2021 refuerza la hipótesis de que estas estructuras han actuado como fuentes efectivas de semillas, promoviendo la expansión de los establecimientos en el área de estudio.

Cuadro 2. Distribución etaria de individuos de *Pinus radiata* establecidos vía semilla (n=276) determinados mediante el conteo de anillos de crecimiento y estimados por el modelo de regresión lineal (en años). Se presentan los valores absolutos y porcentuales respecto al total de individuos para cada método, así como el número total de individuos por edad. La mayoría de los individuos se concentra entre los 3 y 5 años, reflejando un patrón de establecimiento reciente. Las edades superiores a 10 años representan una fracción menor del total (<10%), indicando eventos de establecimientos más antiguos y esporádicos.

Edad indv. establecidos vía semilla	Nº indv. determinados por anillos	% indv. determinados por anillos respecto al total (n=276)	Nº indv. estimados por modelo	% indv. estimados por modelo respecto al total (n=276)	Nº total individuos
1	5	1,8	0	0,0	5
2	6	2,2	5	1,8	11
3	24	8,7	30	10,9	54
4	29	10,5	88	31,9	117
5	29	10,5	10	3,6	39
6	5	1,8	1	0,4	6
7	9	3,3	1	0,4	10
8	3	1,1	2	0,7	5
9	3	1,1	0	0,0	3
10	5	1,8	0	0,0	5
11	5	1,8	1	0,4	6
12	2	0,7	0	0,0	2
13	3	1,1	0	0,0	3
14	1	0,4	0	0,0	1
15	1	0,4	0	0,0	1
16	2	0,7	0	0,0	2
17	1	0,4	0	0,0	1
18	3	1,1	0	0,0	3
29	1	0,4	0	0,0	1
33	1	0,4	0	0,0	1
Total	138	50,0	138	50,0	276

3.2.2 Distribución espacial y estructura etaria de los establecimientos vía semilla

La distribución espacial de los individuos de *Pinus radiata* establecidos naturalmente se representó mediante la clasificación por rangos etarios (figura 4), lo que permitió identificar patrones de establecimiento en distintas unidades del paisaje dentro del área de estudio. Los 276 individuos invadiendo vía regeneración por semillas se encontraron distribuidos en un área total de 55,5 ha, lo que corresponde a una densidad de 5 individuos por hectárea.

La mayor densidad se concentró en el área abierta del paisaje categorizada como pastizal, que abarca 14 ha y contiene 206 individuos, con una densidad de 14,7 individuos por hectárea. En contraste, en la unidad de matorral arbóreo (41,2 ha), se registraron solo 70 individuos, mayoritariamente en las cercanías de las fuentes de semillas, con una densidad de 1,7 individuos por hectárea. Esto evidencia una menor colonización en ambientes con vegetación arbórea densa. La invasión de *P. radiata* pudo ingresar hasta 125 metros en el bosque contiguo a la cortina 2, lo que indica una vez más, la limitada capacidad de penetración en coberturas densas, observándose una mayor capacidad de establecimiento en áreas

abiertas y con menor competencia estructural. Las áreas con mayor concentración de invasión por *Pinus radiata*, delimitadas como zonas afectadas en la figura 4, abarcan un total de 17,1 hectáreas. Estas se localizan principalmente en torno a las cortinas semilleras C1 y C2, alcanzando densidades de 43 ind/ha en sectores de pastizal (4,8 ha) y 6 ind/ha en zonas de matorral arbóreo (12,3 ha).

En cuanto a la estructura etaria, los individuos se distribuyeron de manera variable a lo largo del gradiente espacial. Las clases de edad más jóvenes (0–6 años) se concentraron principalmente en las áreas más próximas a las fuentes de semillas, mientras que individuos más longevos (≥ 15 años) se encontraron tanto cerca de estas como en puntos más distantes. Este patrón sugiere un proceso de invasión por olas sucesivas de establecimiento, donde los eventos secundarios de reclutamiento se expandieron gradualmente hacia sectores más alejados.

Se determinó que el individuo más lejano registrado respecto a las fuentes semilleras se ubicó a 662 metros de la cortina más cercana (C2) y a 763 metros de la más lejana (C1), lo que evidencia la alta capacidad de dispersión a larga distancia que posee la especie.

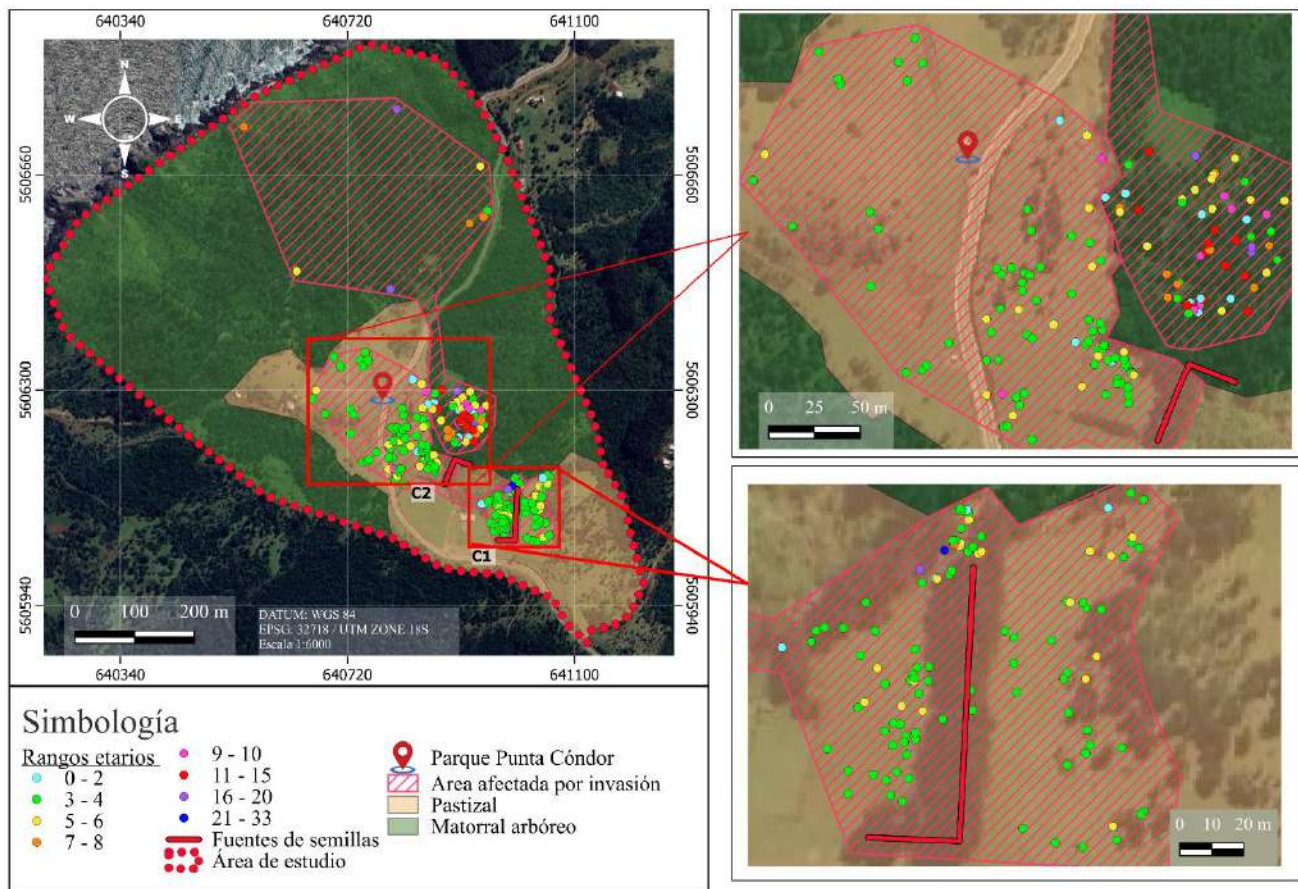


Figura 4. Distribución espacial de los establecimientos de *Pinus radiata* establecidos mediante semillas en el área de estudio (55,5 ha) según rangos etarios. Se distinguen zonas de matorral arbóreo y pastizal, áreas afectadas por invasión, y la ubicación de las cortinas semilleras (C1 y C2).

3.3 Focos secundarios y zonas con potencial de colonización

Considerando la distribución espacial de la invasión de *P. radiata*, se examinó el potencial de avance de invasión a través de nuevos focos secundarios de dispersión. Algunos de estos focos se ubican a distancias intermedias entre las dos cortinas semilleras y en sectores no adyacentes a las mismas (individuos aislados). Estos presentan edades superiores a los 10 años, lo que sugiere que han logrado establecerse exitosamente y ahora actúan como nuevos centros de propagación activa dentro del paisaje.

La distribución espacial de estos focos secundarios no es aleatoria, ya que tienden a ubicarse en zonas con baja cobertura vegetal a corta distancia de áreas previamente colonizadas. Esto contrasta con los individuos aislados ubicados más al norte y dentro del bosque, donde la competencia por recursos es mayor y las condiciones para el establecimiento son menos favorables. La figura 5 muestra que las zonas

con mayor densidad de individuos coinciden con áreas abiertas y cercanas a focos secundarios. Además, el tamaño de los puntos es proporcional a la edad de los individuos, lo que permite visualizar claramente la presencia de árboles más antiguos en zonas alejadas de las fuentes originales. Se destaca un individuo ubicado cerca del mar, como un potencial foco secundario debido a su localización en un lugar abierto.

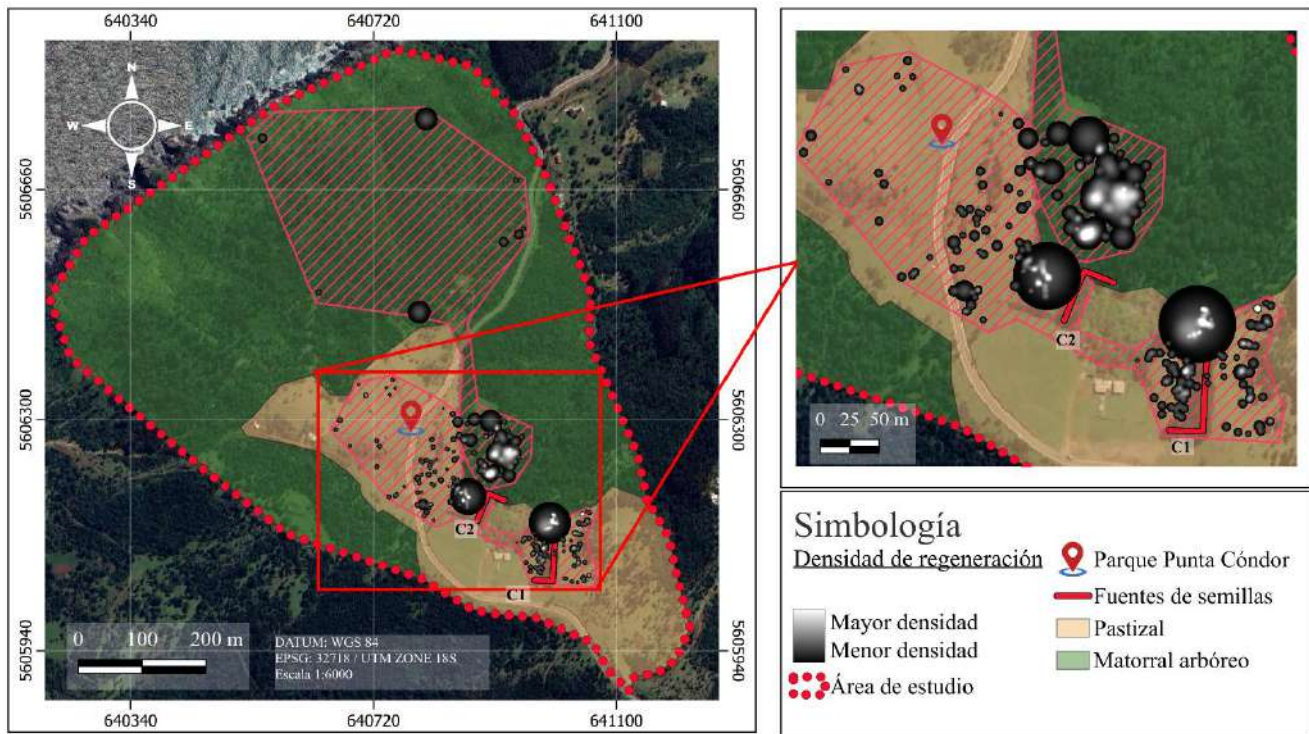


Figura 5. Mapa de los establecimientos de *Pinus radiata* en el área de estudio. Los colores claros indican mayor densidad de individuos y el tamaño de los puntos es proporcional a la edad de los individuos. Se identifican focos secundarios de dispersión alejados de las fuentes de semillas, así como zonas abiertas con alta probabilidad de colonización futura.

Este patrón se ve reforzado por el análisis de la figura 6, la cual muestra una relación clara entre la edad de los individuos y su distancia a la fuente de semillas más cercana. Los individuos más antiguos (≥ 20 años), corresponden a la primera ola de invasión, que se concentra en las cercanías de las fuentes de semillas, lo que sugiere un establecimiento inicial de limitado alcance. En cambio, los individuos de la segunda ola (10–19 años) y los establecimientos recientes (< 10 años) aparecen agrupados en las cercanías de las cortinas, incluyendo áreas aisladas, lo que indica una expansión progresiva del proceso de invasión a medida que las cortinas alcanzan su madurez reproductiva.

La dispersión no es completamente simétrica, ya que se observa una mayor expansión hacia sectores abiertos del paisaje, especialmente hacia el norte y noroeste. Esto sugiere que la topografía, el tipo de cobertura vegetal y la conectividad espacial influyen en la dirección y alcance de la invasión. En conjunto, los resultados indican que la dinámica de establecimientos de *P. radiata* no depende

exclusivamente de la proximidad a las fuentes de semillas originales, sino que también está influida por la aparición de nuevos focos de establecimiento y la expansión periférica. Esta dinámica por olas sucesivas de invasión, con individuos más jóvenes establecidos a mayores distancias, permite identificar zonas aún no afectadas, pero con alto riesgo de colonización futura, así los individuos de edades más avanzadas presentan una amenaza como potencial zona que será colonizada por la invasión, lo que es clave para orientar medidas de monitoreo y control.

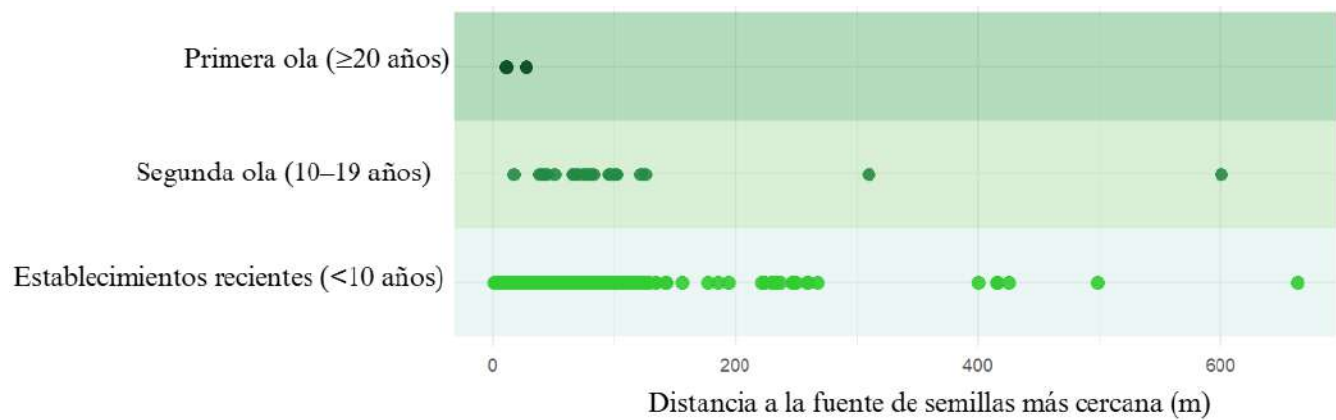


Figura 6. Relación entre la edad de los individuos de *Pinus radiata* establecidos por dispersión de semillas y la distancia a la fuente de propagación más cercana. El gráfico distingue tres fases de invasión: establecimientos recientes (<10 años), segunda ola (10–19 años) y primera ola (≥20 años).

4. DISCUSIÓN

La dinámica de invasión de *Pinus radiata* en Pilolcura se configura como un proceso espacialmente estructurado y temporalmente escalonado, influido por factores ecológicos, climáticos y antrópicos. La distribución etaria y espacial del proceso de invasión de *P. radiata* permite identificar un patrón por fases, en el que se observa una primera ola de establecimiento cercana a las fuentes semilleras y una segunda ola más dispersa, con focos secundarios que actúan como nuevos núcleos de propagación. Este patrón concuerda con el modelo propuesto por Langdon *et al.* (2010), y refuerza la necesidad de monitorear no solo las fuentes originales, sino también los individuos reproductivos aislados que emergen en sectores distantes.

La dirección preferencial del avance del proceso de invasión hacia el norte y el oeste del área de estudio sugiere una influencia directa del viento estival proveniente desde el Sur. Este viento presenta una alta predominancia durante gran parte del año, soplando desde el sur durante aproximadamente 7,9 meses (entre septiembre a mayo), alcanzando un máximo del 57 % durante febrero respecto al total de vientos registrados con una velocidad de 9 a 10km/h (WeatherSpark 2025). En ese mismo periodo, los vientos del Oeste también presentan una frecuencia considerable, cercana al 30%, lo que podría contribuir adicionalmente al patrón de invasión observado en la cortina 1. Estas condiciones coinciden con el periodo de dispersión de semillas de *P. radiata*, y los factores asociados a estos vientos —como la alta temperatura y la baja humedad— favorecen la apertura de conos serotínicos y la liberación de semillas (Burdon 2023). Aunque de forma más esporádica, el viento Puelche de origen Este podría también participar ocasionalmente del proceso (Montecinos *et al.* 2017)

Este patrón se alinea con lo observado en otras especies del género, como el pino de Alepo, cuya liberación de semillas se sincroniza con eventos secos y cálidos (Nathan y Ne'eman 2000), y cuya dispersión a larga distancia depende críticamente de la ocurrencia de vientos de mayor intensidad (Nathan *et al.* 2001). Aunque solo una pequeña fracción de las semillas logra alcanzar distancias superiores a un kilómetro, la elevada producción de propágulos característica de *P. radiata* puede tener un impacto desproporcionado en la expansión del proceso invasivo (Buckley y Freckleton 2010, Higgins y Richardson 1999). Este efecto se intensifica en ambientes abiertos como los pastizales, donde los árboles adultos, que pueden alcanzar hasta 25 metros de altura, disponen de una plataforma de despegue aerodinámicamente favorable para la dispersión por viento (Brancatelli 2022), como lo es el caso de la cortina más longeva (C1).

La concentración más alta de individuos de *P. radiata* en áreas de pastizal, en contraste con la menor densidad registrada en el matorral arbóreo, pone en evidencia el rol determinante que cumple la cobertura vegetal en el éxito de establecimiento. Este patrón concuerda con lo señalado por Richardson *et al.* (1994) y Nuñez *et al.* (2011), quienes destacan que las coníferas invasoras tienden a prosperar en ambientes abiertos, caracterizados por una elevada disponibilidad lumínica y una competencia estructural reducida. En este contexto, los resultados del presente estudio sugieren que una mayor cobertura arbórea podría funcionar como una barrera natural frente al avance de la invasión, limitando el establecimiento de *P. radiata*. No obstante, la presencia de esta especie en zonas de matorral arbóreo evidencia una capacidad de penetración progresiva hacia coberturas más densas, lo que incrementa el riesgo de alteraciones ecológicas significativas. Esto se debe a que la acumulación de hojarasca generada por *P. radiata* modifica las condiciones del sotobosque, reduce la disponibilidad de luz y altera la composición del suelo, dificultando el establecimiento de especies nativas (Franzese *et al.* 2016, Burdon 2023). Esta transformación del microhábitat, sumada a la competencia por recursos, puede desencadenar procesos de desplazamiento ecológico y pérdida de diversidad florística, especialmente en ecosistemas como el bosque siempreverde costero, que ya enfrenta presiones por fragmentación y sustitución (Echeverría *et al.* 2006, Gallego *et al.* 2024).

El análisis temporal revela un pulso de establecimientos masivo entre 2018 y 2021, que coincide con la madurez reproductiva de las cortinas semilleras. Este evento sugiere una sincronía entre la disponibilidad de propágulos, la exclusión del pastoreo ovino (que hace algunos años se criaba en el área) y condiciones ambientales favorables. En este sentido, es probable que el ganado ovino haya actuado como un mecanismo de control efectivo del establecimiento de nuevos individuos de regeneración por semilla en años anteriores, limitando la expansión de la especie en sus primeras etapas. Existen estudios que respaldan que la herbivoría puede limitar el éxito de especies exóticas (Levine *et al.* 2004, Becerra y Bustamante 2009), y su ausencia puede facilitar la expansión de especies invasoras, como lo predicen las hipótesis de la Liberación de Enemigos y del Enemigo Natural (Maron y Vilá 2001, Keane y Crawley 2002). Este tipo de interacción biótica, muchas veces subestimada, puede actuar como un disparador de eventos de invasión acelerada, especialmente cuando coincide con la madurez reproductiva de las fuentes semilleras como en el caso de este estudio. Además, Zamora (2019) destaca el rol del ganado ovino en el proceso de invasión de *P. radiata* y *P. contorta*, señalando que ambas especies presentaron un crecimiento en altura casi nulo cuando se sometieron a ramoneo y desarrollaron un mayor crecimiento de ramas laterales.

El modelo de regresión lineal desarrollado para estimar la edad de individuos sin muestras dendrocronológicas presenta un ajuste sólido ($R^2 = 0.8643$), lo que, valida su uso como herramienta complementaria en contextos de muestreo limitado, especialmente en la estimación de los primeros eventos de establecimiento, dado que los datos que se utilizaron para crearlo corresponden a observaciones de individuos jóvenes establecidos mediante semillas. En estudios ecológicos, este tipo de autocorrelación espacial y temporal es común y refleja la naturaleza agrupada de los procesos de dispersión y establecimiento (Nathan y Muller-Landau 2000).

La identificación de focos secundarios de dispersión, compuestos por individuos reproductivos aislados, representa un punto crítico en la dinámica de invasión. Estos focos no solo amplían el rango de dispersión, sino que también aumentan la presión de propágulos en sectores previamente no colonizados. Su detección temprana es clave para evitar una expansión irreversible (Pauchard *et al.* 2016). La distribución de estos focos, concentrados en zonas abiertas con buena conectividad espacial, sugiere que la estructura del paisaje y la fragmentación del hábitat influyen directamente en la dirección y alcance de la invasión. Además, una vez que estos individuos se establecen en sitios expuestos como laderas o cumbres, su capacidad de actuar como plataformas de dispersión se incrementa significativamente (Brancatelli 2022), lo que refuerza la urgencia de intervenir antes de que alcancen la madurez reproductiva. En el caso de este estudio, las cortinas semilleras se encuentran ubicadas en la parte alta del terreno, y las zonas con mayor densidad de *P. radiata* se disponen en zonas más bajas en la dirección de viento estival, lo que facilitaría la dispersión de semillas.

El uso combinado de herramientas dendroecológicas y SIG permite integrar dimensiones temporales y espaciales del proceso invasivo, aportando una visión comprensiva de su evolución. Esta aproximación metodológica resulta especialmente útil en ecosistemas fragmentados, donde la dispersión no sigue patrones homogéneos. Sin embargo, el estudio no aborda variables como la viabilidad de semillas, la competencia interespecífica o la tasa de germinación, aspectos que podrían enriquecer futuras investigaciones. En particular, la incorporación de modelos mecanicistas de dispersión, como los aplicados por Nathan *et al.* (2001), permitiría estimar con mayor precisión el alcance potencial de la invasión bajo distintos escenarios climáticos y topográficos.

Por otro lado, el hecho de que las cortinas semilleras hayan sido plantadas en los años 1983 y 1988 puede entenderse en el contexto histórico de expansión forestal en Chile, donde la plantación de *P. radiata* fue ampliamente promovida y subsidiada por el Estado debido a su rápido crecimiento, resistencia a condiciones adversas y valor económico para la industria maderera (Peña *et al.* 2008,

Simberloff *et al.* 2009). Esta política pública, centrada en criterios de productividad, no consideró los riesgos ecológicos asociados a la introducción de especies exóticas invasoras, lo que ha derivado en procesos de invasión como el observado en Pilolcura.

Desde una perspectiva de manejo, los resultados respaldan la necesidad de implementar estrategias de control temprano, priorizando la erradicación de individuos aislados reproductivos tanto en sectores abiertos como densos y la vigilancia de zonas con alta conectividad espacial. La literatura internacional coincide en que la prevención, detección temprana y acción precoz son las estrategias más efectivas y costo-eficientes para el manejo de especies invasoras (Foxcroft *et al.* 2017, Leung *et al.* 2012, Brancatelli y Zalba 2018). En este contexto, el control de vectores de dispersión, aunque complejo en el caso del viento, puede complementarse con la eliminación de fuentes semilleras y la restauración de coberturas vegetales nativas que actúen como barreras biológicas. Además, el monitoreo continuo de la estructura etaria y espacial de los individuos establecidos puede servir como indicador temprano de nuevas olas de invasión, permitiendo una respuesta adaptativa más eficiente.

En conjunto, los resultados obtenidos permiten comprender con mayor profundidad la dinámica de invasión de *P. radiata* en Pilolcura, y ofrecen una base sólida para la toma de decisiones en conservación y manejo adaptativo. La evidencia generada refuerza la urgencia de implementar medidas de control temprano, especialmente en sectores abiertos y en torno a focos secundarios, para evitar que el proceso invasivo alcance una fase de expansión irreversible.

5. CONCLUSIONES

El presente estudio permitió caracterizar la dinámica espaciotemporal de invasión de *Pinus radiata* en un ecosistema costero de alto valor ecológico. A través de la integración de herramientas dendroecológicas y análisis espacial, se identificaron patrones claros de establecimiento, dispersión y expansión de esta especie exótica invasora, revelando un proceso activo y estructurado que responde a múltiples factores ambientales, ecológicos y antrópicos.

Los resultados evidencian que los establecimientos *P. radiata* se concentran mayoritariamente en zonas abiertas, como pastizales, donde las condiciones de alta luminosidad y baja competencia estructural favorecen su establecimiento. En contraste, la mayor cobertura del bosque nativo parece actuar como una barrera natural que limita su avance, aunque la presencia de individuos en matorrales sugiere una capacidad de penetración progresiva. La dirección espacial de la invasión, influenciada por los vientos del Sur y Puelche, y la ubicación topográfica de las cortinas semilleras en zonas elevadas, refuerzan la importancia de los factores abióticos en la dispersión de semillas.

El análisis etario reveló un pulso de establecimientos recientes entre 2018 y 2021, coincidente con la madurez reproductiva de las cortinas y la exclusión del pastoreo ovino, lo que sugiere que este último pudo haber actuado como un mecanismo de control natural en etapas previas. Asimismo, la identificación de focos secundarios reproductivos en sectores distantes de las fuentes originales confirma la existencia de una segunda ola de invasión, lo que incrementa la presión de propágulos y el riesgo de expansión hacia nuevas áreas.

Estos hallazgos subrayan la urgencia de implementar estrategias de manejo temprano, priorizando la erradicación de individuos reproductivos aislados y el monitoreo continuo de zonas vulnerables. La evidencia generada no solo contribuye al entendimiento del proceso invasivo de *P. radiata* en ecosistemas costeros del sur de Chile, sino que también entrega insumos concretos para la planificación de acciones de conservación y restauración ecológica en paisajes fragmentados y de alto valor biológico.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Badii M, A Guillen, C Rodríguez, O Lugo, J Aguilar, M Acuña. 2015. Pérdida de biodiversidad: causas y efectos. *Daena: International Journal of Good Conscience* 10(2):156-174.
- Becerra P, R Bustamante. 2009. The effect of herbivory on seedling survival of the invasive exotic species *Pinus radiata* and *Eucalyptus globulus* in a Mediterranean ecosystem of Central Chile. *Forest Ecology Management* 256(9) 1573–1578. DOI:10.1016/j.foreco.2008.04.011
- Bertzky B, Y Shi, A Hughes, B Engels, M Ali, T Badman. 2013. Biodiversidad terrestre y la Lista de Patrimonio Mundial: Identificación de vacíos y potenciales sitios candidatos a ser incluidos en la red de Patrimonio Mundial natural. IUCN, Gland, Suiza. 88pp. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2013-016-Es.pdf>
- Brancatelli G, S Zalba. 2018. Vector analysis: a tool for preventing the introduction of invasive alien species into protected areas. *Nature Conservation*. 24 43-63. DOI:10.3897/natureconservation.24.20607
- Brancatelli G. 2022. Pinos invasores en pastizales naturales de las Sierras Australes Bonaerenses: modelos para optimizar su control. Tesis de doctor en biología. Bahía Blanca, Argentina. Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad nacional del sur. 216p.
- Buckley Y, S Ramula, S Blomberg, J Burns, E Crone, J Ehrlén, T Knight, J Pichancourt, H Queded, G Wardle. 2010. Causes and consequences of variation in plant population growth rate: a synthesis of matrix population models in a phylogenetic context. *Ecology Letters* 13(9) 1182–1197. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01506.x
- Burdon R. 2023. *Pinus radiata* (pino radiata). CABI Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.41699>
- Camus P, S Castro, J Fabian. 2014. Historia y política de la gestión forestal en Chile a la luz del pino insigne (*Pinus radiata*). *Invasiones biológicas en Chile: Causas globales e impactos locales*. Santiago, Chile. p. 357-392.
- Carvalho G. 2009. Especies exóticas e invasiones biológicas. Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de ciencias, Universidad de Chile.

CIREN (Centro de Información de Recursos Naturales, CL). 2003. Estudio Agrológico X Región: descripciones de suelos, materiales y símbolos. ISBN: 956-7153-48-5.

Corley J, R Dimarco, D Fischbein, M Lantschner, A Martínez, M Masciocchi, A Mattiacci, J Paritsis, J Villacide. 2018. A synthesis on the impact of non-native conifer plantations on ant and beetle diversity in northwestern Patagonia. *Southern Forest: a Journal of Forest Science* 80(4) 1–7. DOI:10.2989/20702620.2018.1432536

Donoso C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Santiago, Chile: Proyecto CONAF/PNUD/FAO.

Echeverría C, D Coomes, J Salas, J Rey-Benayas, A Lara, A Newton. 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean Temperate Forest. *Biological conservation* 130 (4): 481-494. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.017>

Foxcroft L, P Pyšek, D Richardson, P Genovesi, S MacFadyen. 2017. Plant invasion science in protected areas. *Biological Invasions* 19 1353–1378. DOI:10.1007/978-94-007-7750-7

Franzese J, J Urrutia, R García, K Taylor, A Pauchard. 2016. Pine invasion impacts on plant diversity in Patagonia: invader size and invaded habitat matter. *Biological Invasions* 19 1015–1027. DOI: 10.1007/s10530-016-1344-6

Gallego P, C Marston, A Altamirano, A Pauchard, P Aplin. 2024. Mapping alien and native forest dynamics in Chile using Earth observation time analysis. *Forest Ecology and management* 560(1):121847. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121847>

González M, M Galleguillos, J Lopatin, C Leal, C Becerra, A Lara, J San Martin. 2022. Surviving in a hostile landscape: *Nothofagus alessandrii* remnant forest threatened by mega-fires and exotic pine invasion in the coastal range of central Chile. *ORYX*. 57(2):228-238. <https://doi.org/10.1017/S0030605322000102>

Heilmayr R, C Echeverría, R Fuentes, E Lambin. 2016. 2016. A plantation-dominated forest transition in Chile. *Applied Geography* 75: 71-81. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2016.07.014>

Higgins S, D Richardson. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. *Ecology and Biogeography* (2009). 450–73 pp. Cambridge University Press, Cambridge.

- Higgins S, D Richardson. 1999. Predicting Plant Migration Rates in a Changing World: The Role of Long-Distance Dispersal. *The American Naturalist* 153(5) 464–475. <https://doi.org/10.1086/303193>
- Hobbs N. 2006. Large herbivores as sources of disturbances in ecosystems. In Danell K, R Bergström, R Duncan, J Pastor. (eds), Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 261–288.
- Keane R, M Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology Evolution* 17(4) 164–170. DOI:10.1016/S0169-5347(02)02499-0
- Langdon B, A Pauchard, M Aguayo. 2010. Pinus contorta invasion in the Chilean Patagonia: local patterns in a global context. *Biological Invasion*. 12:3961-3971. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9817-5>
- Lantschner V, V Rusch, C Peyrou. 2008. Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity and Conservation* 17(5) 969–989. DOI:10.1007/s10531-007-9243-x
- Lantschner V, V Rusch, J Hayes. 2011. Influences of pine plantations on small mammal assemblages of the Patagonian forest-steppe ecotone. *Mammalia* 75(3) 249–255. DOI:10.1515/mamm.2011.031
- Lantschner V, V Rusch, J Hayes. 2013. Do exotic pine plantations favour the spread of invasive herbivorous mammals in Patagonia? *Austral Ecology* 38(3) 338–345. DOI:10.1111/j.1442-9993.2012.02411.x
- Larsson L. 2013. CooRecorder and Cdendro Programs of the Coorecorder/Cdendro package Version 9.5. Disponible en: <https://cdendro.se/forfun/dendro/various1/index.htm>
- Le Maitre D, B Wilgen, C Gelderblom, C Bailey, R Chapman, J Nel . 2002. Invasive alien trees and water resources in South Africa: case studies of the costs and benefits of management. *Forest ecology and management*. 160:143-159. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00474-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00474-1)
- Leal C, J Lopatin, A Contreras, M González, M Galleguillos. 2024. Post-fire *Pinus radiata* invasion in threatened biodiversity hotspot forest: A multi-scale remote sensing assessment. *Forest ecology and management*. 561(19):121-861. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121861>

- Ledgard N. 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zeland. *Forest ecology and management*. 141(1-2):123-135. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00488-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00488-6)
- Leung B, N Roura, S Bacher, J Heikkilä, L Brotons, M Burgman, K Dehnen-Schmutz, F Essl, P Hulme, D Richardson, D Sol, M Vilá, M Rejmanek. 2012. TEASIng apart alien species risk assessments: a framework for best practices. *Ecology Letters* 15(12) 1475–1493. DOI:10.1111/ele.12003
- Levine J, P Adler, S Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7(10) 975–989. DOI:10.1111/j.1461-0248.2004.00657.x
- Locher-Krause K, M Volk, B Waske, F Thonfeld, S Lautenbach. 2017. Expanding temporal resolution in landscape transformation: Insights from a landsat-based case study in Southern Chile. *Ecological Indicators* 75: 132-144. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.036>
- Lonsdale W. (1999) Global patterns of plants invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522–1536.
- Luebert F, P Pliscoff. 2004. Clasificación de pisos de vegetación y análisis de representatividad ecológica de áreas propuestas para la protección en la Ecorregión Valdiviana. World Wildlife Fund, Comisión Nacional del Medio Ambiente, The Nature Conservancy Valdivia, Chile.
- Luebert F, P Pliscoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. [en línea]. Santiago: 2da. (Consultado: 13 julio 2024). Disponible en: <https://hdl.handle.net/20.500.14001/62340>
- Mack R, Chair, D Simberloff, M Lonsdale, H Evans, M Clout, F Bazzaz. 2000. Invasiones biológicas: causas, epidemiología, consecuencias globales y control. *Tópicos en ecología*. 5: 2-22.
- Maron J, M Vilá. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95(3) 361–373.
- Maxwell R, L Larsson. 2021. Measuring tree-ring widths using the CooRecorder software application. *Dendrochronologia*, 67. DOI: 10.1016/J.DENDRO.2021.125841
- McElhinny C, P Gibbons, C Brack, J Bauhus. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218(1-3): 1- 24. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.08.034

Miranda A, A Altamirano, L Cayuela, A Lara, M González. 2017. Native forest loss in the Chilean biodiversity hotspot: revealing the evidence. *Regional environmental Change*. 17: 285-297 <https://doi.org/10.1007/s10113-016-1010-7>

Montecinos A, R Muñoz, S Oviedo, A Martínez, V Villagrán. 2017. Climatological Characterization of Puelche Winds down the Western Slope of the Extratropical Andes Mountains Using the NCEP Climate Forecast System Reanalysis. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 56(3) 677–696. DOI:10.1175/JAMC-D-16-0289.1

Myers N, R Mittermeier, C Mittermeier, G Fonseca, J Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

Nathan R y H Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology y Evolution*, 15(7), 278–285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)

Nathan R, G Ne'eman. 2000. Serotiny, seed dispersal and seed predation in *Pinus halepensis*. Consultado 15 junio 2025. Disponible en: (PDF) Serotiny, seed dispersal and seed predation in *Pinus halepensis*

Nathan R, U Safriel, I Noy-Meir. 2001. Field Validation and Sensitivity Analysis of a Mechanistic Model for Tree Seed Dispersal by Wind. *Ecology* 82 374–388. DOI:10.2307/2679866

Núñez M, K Medley. 2011. Pine invasions: climate predicts invasion success; something else predicts failure. *Divers Distrib* 17, 703–713. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00772.x>

Osborne J, A Overbay. 2004. The power of outliers (and why researches should always check for them). *Pract. Assess. Res. Eval*. 9(6): 1-8. <http://pareonline.net/getvn.asp?v=9&n=6>

Osborne J. 2010. “Improving your data transformations: Applying the Box-Cox transformation”, Practical Assessment, Research, and Evaluation. *Electronic Journal* 15(1): 12.

Oyarzún C, L Nahuelhual, D Núñez. 2005. Los servicios ecosistémicos del bosque templado lluvioso: producción de agua y su valoración económica. *Revista Ambiente y Desarrollo* 20(3) - 21 (1):88-95. Disponible en:

https://www.uvm.edu/~jfarley/UFSC%20AE%20PES/literature/artigos_psa_portugues_espanhol/sa_bosque_producao_agua_valoracao_econ_chile.pdf

Pauchard A, A Escudero, R García, M Cruz, B Langdon, L Cavieres, J Esquivel. 2016. Pine invasions in treeless environments: dispersal overruns microsite heterogeneity. *Ecology and Evolution*. 6(2):447-459. <https://doi.org/10.1002/ece3.1877>

Pauchard A, B Langdon, A Jiménez, L Cavieres, E Peña, M Núñez. 2014. Pináceas invasoras en el sur de Sudamérica: patrones, mecanismos e impactos potenciales. En Jaksic F, Castro S. Invasiones Biológicas en Chile: Causas globales e impactos locales. p 283-308. <https://www.researchgate.net/publication/262674936>

Pauchard A, P Alaback. 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. 10.1111/j.1523-1739.2004.00300.x

Peña E, M Hidalgo, B Langdon, A Pauchard. 2008. Patterns of spread of *Pinus contorta* Dougl. Ex Loud. Invasion in a Natural Reserve in Southern South America. *Forest Ecology and Management* 256(5):1049-1054. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.020>

Pliscoff P, D Tecklin, A Farías, J Sáez. 2005. Análisis de paisaje de conservación para la cordillera de la costa de la región de los lagos. WWF- Programa Ecorregion Valdivia, Chile. 126 p.

Raffaele E, M Nuñez, M Relva. 2015. Plantaciones de coníferas exóticas en Patagonia: los riesgos de plantar sin un manejo adecuado. *Ecología Austral* 25(2) 89–92.

Ramírez C, J Amigo y C San Martín. 2003. Vegetación pratense litoral y dinámica vegetacional antropogénica en Valdivia, Chile. *Agrosur* 31(2): 24-37.

Ramírez P. 2008. La vegetación nativa en el sistema de vida de familias lafkenche de la Provincia de Valdivia: Historia, economía y valoración. Tesis Antropología. Valdivia, Chile. Facultad de Filosofía y Humanidades, Universidad Austral de Chile. 137 p.

Rejmánek M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78: 171-181.

Relva M, M Nuñez, D Simberloff. 2010) Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions* 12(2) 303–311. DOI: 10.1007/s10530-009-9623-0

Richardson D, P Williams, R Hobbs. 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21(5) 511–527. <https://doi.org/10.2307/2845655>

Richardson D, R Cowling, D Le Maitre. 1990. Assessing the risk of invasive success in *Pinus* and *Banksia* in South African mountain fynbos. *Journal of Vegetation Science*. 1(5):629–642. <https://doi.org/10.2307/3235569>

Rojas K. 2022. Transformación, estandarización e imputación de datos. In Rojas K ed. Ciencia de datos para ciencias naturales. San José, Costa Rica. https://bookdown.org/keilor_rojas/CienciaDatos/

Rundel P, I Dickie, D Richardson. 2014. Tree invasions into treeless areas: mechanisms and ecosystem processes. *Biological Invasions* 16(3) 663–675. DOI:10.1007/s10530-013-0614-9

Salazar J, F Barri, G Cardozo. 2013. Distribución espacial y tasa de invasión de flora exótica en la Reserva Nacional de Vaquerías - Provincia de Córdoba (Argentina). *Quaderni di botanica ambientale e applicata*. Universidad de Palermo. P. 3-12. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/8000>

Sarasola M, V Rusch, T Schlichter, C Ghera. 2006. Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la región andino-patagónica. *Ecología Austral*. 16: 143-156. http://www.scielo.org.ar/scielo.phpscript=sci_arttextpid=S1667-782X2006000200006

Shmueli G. 2010. To Explain or to Predict? *Statistical Science* 25(3), 289–310. <https://doi.org/10.1214/10-STS330>

Simberloff D, M Nuñez, N Ledgard, A Pauchard, D Richardson, M Sarasola, B Van Wilgen, S Zalba, R Zenni, R Bustamante, E Peña, S Ziller. 2010. Spread and impact of introduced conifers in South America: lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology* 35(5): 489-504. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02058.x>

Simberloff D, M Núñez, N Ledgard, A Pauchard, D Richardson, M Sarasola, B Van Wilgen, S Zalba, R Zenni, R Bustamante, E Peña, S Ziller. 2009. Spread and impact of introduced conifers in South America:

Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology* 35(5):489-504.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02058.x>

Simberloff D, M Relva, M Nuñez. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native Nothofagus/ Austrocedrus forest. *Biological Invasions* 4(1):35–53.
<https://doi.org/10.1023/A:1020576408884>

Smith C, J Armesto, C Valdovinos. A Hoffmann. 2005. Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile. 742p.

Stokes M, T Smiley. 1996. An introduction to tree-ring dating. Tucson, Editorial de la Universidad de Arizona.

Uribe J, R Cabrera, A de la Fuente, M Paneque. 2012. Atlas bioclimático de Chile (1era ed.). Universidad de Chile. ISBN: 978-956-19-0774-4.

Wardle P. 1985. New Zealand timberlines: Growth and survival of native and introduced trees in the Craigieburn Range, Canterbury. *New Zealand Journal of Botany* 23: 219–234.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1985.10425328>

WeatherSpark. 2025. Clima promedio en Valdivia, Chile durante todo el año. Disponible en: [El clima en Valdivia, el tiempo por mes, temperatura promedio \(Chile\) - Weather Spark](#)

Zalba S. 2000. El pastizal pampeano, los árboles exóticos y la fauna silvestre: un problema con múltiples dimensiones. En: Situación ambiental argentina. Bertonatti C, Corcuera J. 2000. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires, Argentina. 332-337 pp.

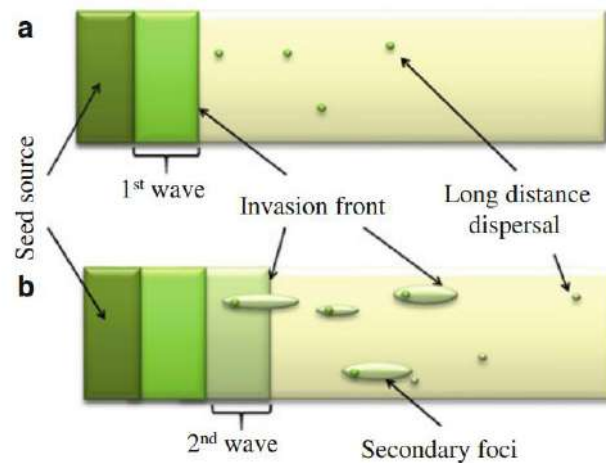
Zamora N. 2019. Efectos de la herbivoría por grande mamíferos en la invasión de especies de coníferas exóticas en Patagonia. Tesis Doctora en Biología. Bariloche, Argentina. Universidad Nacional del Comahue. 153 p.

Zhang J. 2013. Advancements of Outlier Detection: A Survey. ICST Transactions on Scalable Information Systems 13(01-03): e2. <http://dx.doi.org/10.4108/trans.sis.2013.01-03.e2>

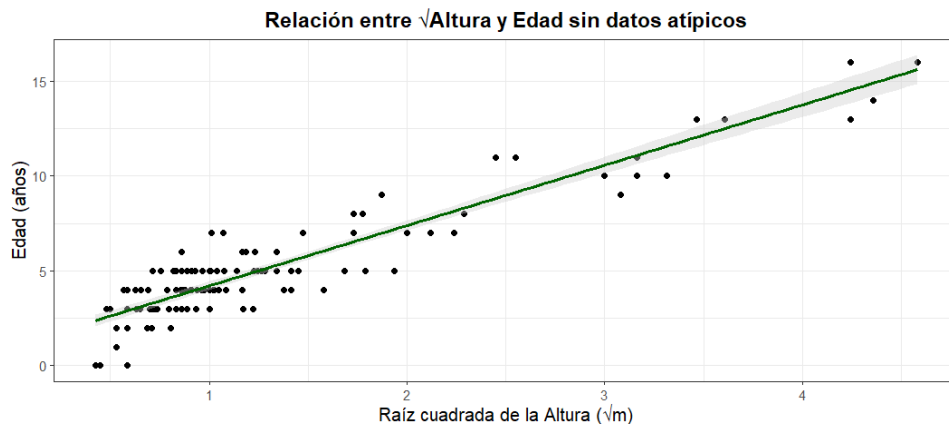
ANEXOS

Anexo 1. Diagrama conceptual de Langdon et al. (2010)

El siguiente esquema ilustra el patrón de invasión típico de especies del género *Pinus*, compuesto por dos fases sucesivas. En la primera (a), la dispersión ocurre desde una fuente semillera principal, generando una “primera ola” de regeneración densa en las cercanías y algunos individuos aislados a mayor distancia. En la segunda fase (b), estos individuos alcanzan la madurez reproductiva y actúan como nuevos focos secundarios de dispersión, dando origen a una “segunda ola” que amplifica la presión de propágulos y la expansión espacial de la invasión.



Anexo 2. Relación lineal entre la edad de los individuos establecidos vía semillas y la raíz cuadrada de su altura. Se observa una relación positiva significativa, ajustada mediante el modelo $Edad = 1,0348 + 3,1817\sqrt{Altura}$ con un $R^2 = 0.8643$ y error estándar residual de 1.17 años.



Anexo 3. Imágenes tomadas con Dron para contextualizar el área de estudio. En primera imagen se observan los dos cortinas de *Pinus radiata*, C1 a la derecha y C2 a la izquierda.



Anexo 4. Registro de altura con cinta métrica para individuos establecidos vía semillas.



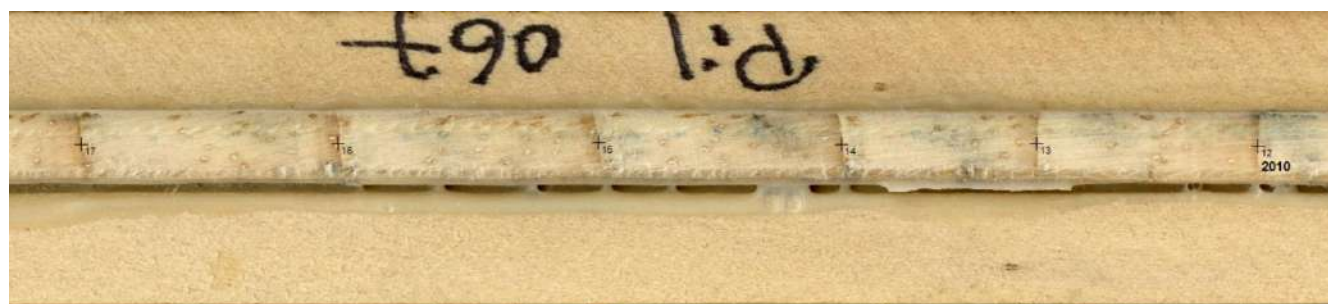
Anexo 5. Toma de muestra de anillos de crecimiento mediante taladro de incremento.



Anexo 6. Fechado bajo lupa estereoscópica.



Anexo 7. Muestras escaneadas y fechado en software Coorecorder 9.5



Anexo 8. Registro de presencias de *P. radiata* dentro del área matorral arbóreo.

