

La perturbación antropogénica controla el establecimiento temprano de plantas no nativas en un bosque de transición de Chile

Cristóbal Herrera¹, Alejandro Marchant², José Max Troncoso³ & Eduardo Fuentes-Lillo^{4,5*}

1. Facultad de Ingeniería y Negocios, Universidad Adventista de Chile, Chile. | 2. School of Education and Social Sciences, Adventist University of Chile, Chile. |

3. Universidad Arturo Prat, Victoria, Chile. | 4. Laboratorio de Invasiones Biológicas, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. |

5. Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago, Chile.

* Corresponding author: Eduardo Fuentes-Lillo (efuentes@ieb-chile.cl)

Abstract

Biodiversity plays a fundamental role in human well-being; however, increasing anthropogenic pressures have significantly altered native ecosystems worldwide. Among the main drivers of biodiversity loss, biological invasions stand out as a major global change process. The level of invasion is highly context-dependent, varying across spatial and temporal scales, as well as according to species-specific traits, which limits the existence of a universal pattern of invasion success. In this context, the Pilmaiquén native forest, located in the commune of Coihueco (Ñuble Region, Chile), is embedded within a matrix of anthropogenic disturbance that may facilitate the introduction of non-native plant species. The objective of this study was to evaluate the relative importance of anthropogenic factors, functional traits, and propagule pressure in determining the establishment success of non-native plants in the Pilmaiquén forest. We conducted a multifactorial field experiment using seeds of nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing species, sown under three levels of disturbance and two levels of propagule pressure. Establishment probability was assessed under these experimental conditions. Our results indicate that establishment probability increases with anthropogenic disturbance. However, under low propagule pressure, nitrogen-fixing species exhibited higher establishment success. Overall, our findings suggest that invasion success in the Pilmaiquén forest is primarily driven by anthropogenic disturbance, while in less disturbed areas, propagule pressure and nitrogen fixation play a key role in facilitating establishment.

Keywords: propagule pressure, disturbance, anthropogenic, ecosystem, native, invasive.

Resumen

La biodiversidad cumple un rol fundamental en el bienestar humano; sin embargo, el aumento de las presiones antropogénicas durante las últimas décadas ha generado una alteración significativa de los ecosistemas nativos. Entre los principales factores que contribuyen a la pérdida de biodiversidad destacan las invasiones biológicas, las cuales constituyen un proceso de cambio global. El nivel de invasión es altamente dependiente del contexto, variando en el espacio y el tiempo, así como según las características propias de las especies invasoras, lo que dificulta establecer patrones generales de comportamiento invasivo. En este contexto, el bosque nativo Pilmaiquén, ubicado en la comuna de Coihueco (Región de Ñuble), se encuentra inserto en una matriz de perturbación antropogénica que podría favorecer la introducción de plantas no-nativas. El objetivo de este estudio fue evaluar la importancia relativa de los factores antropogénicos, los rasgos funcionales y la presión de propágulos en el éxito de establecimiento de plantas no-nativas en este ecosistema. Para ello, se desarrolló un experimento multifactorial de siembra de semillas de especies no-nativas fijadoras y no fijadoras de nitrógeno, bajo tres niveles de perturbación y dos niveles de presión de propágulos. Se evaluó la probabilidad de establecimiento bajo estas condiciones experimentales. Los resultados indicaron que la probabilidad de establecimiento aumenta con la perturbación antropogénica. Sin embargo, bajo condiciones de baja presión de propágulos, las especies fijadoras de nitrógeno presentan mayor éxito de establecimiento. En conjunto, estos resultados sugieren que el éxito de invasión en el bosque Pilmaiquén estaría principalmente determinado por la perturbación antropogénica, mientras que en ambientes menos perturbados, la presión de propágulos y la fijación de nitrógeno serían factores clave. Palabras clave: invasão biológica, restinga, controle químico, custos de controle, plantas exóticas invasoras.

Palabras claves: Presión de propágulos, perturbación, antropogénico, ecosistema, nativo, invasivo.

Introducción

La biodiversidad sustenta múltiples servicios ecosistémicos esenciales para el bienestar humano, incluyendo la regulación del clima, el ciclo del agua, la provisión de alimentos y valores culturales (Anderson *et al.*, 2009; De Groot *et al.*, 2010). No obstante, el incremento de las actividades antropogénicas —principalmente asociadas al cambio de uso de suelo, la deforestación y el cambio climático— ha generado profundas alteraciones en la estructura y dinámica de las comunidades ecológicas (Vilá *et al.*, 2015).

Dentro de los principales motores de pérdida de biodiversidad, las invasiones biológicas representan un fenómeno global que afecta directamente a la biota nativa (Pauchard *et al.*, 2016). Estas ocurren cuando especies no-nativas logran establecerse, dispersarse y expandir

su distribución en nuevos territorios, generando cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Richardson *et al.*, 2000; Castro-Díez *et al.*, 2019).

En las últimas décadas, el estudio de las invasiones biológicas ha crecido considerablemente, tanto en su dimensión teórica como aplicada, debido a la creciente evidencia de su impacto sobre la biodiversidad y el bienestar humano (Essl *et al.*, 2020; Seebens *et al.*, 2021). En Chile, gran parte de los estudios se han centrado en plantas, principalmente abordando patrones de distribución y aspectos autoecológicos en etapas avanzadas de invasión. Sin embargo, los estudios orientados a comprender los factores que determinan el éxito de establecimiento y sus impactos ecológicos han sido relativamente escasos (Quiroz *et al.*, 2009; Fuentes-Lillo & Pauchard, 2020).

El grado de invasión varía considerablemente entre ecosistemas debido a diferencias en condiciones abióticas, interacciones bióticas y contextos espaciales y temporales, lo que impide definir patrones universales de invasividad (González-Moreno *et al.*, 2014). Entre los factores más relevantes que explican el éxito de las invasiones se encuentran los factores antropogénicos, la presión de propágulos y los rasgos funcionales de las especies.

Las actividades humanas facilitan la invasión mediante la generación de perturbaciones, cambios en las condiciones microclimáticas y aumento en la disponibilidad de recursos, así como mediante el incremento de la presión de propágulos (Lembrechts *et al.*, 2016; Branco *et al.*, 2019). Asimismo, la proximidad a zonas urbanas o agrícolas incrementa la frecuencia de introducción de especies no-nativas, actuando como fuentes constantes de propágulos (Guillemaud *et al.*, 2011).

La presión de propágulos —definida como la cantidad y frecuencia de llegada de individuos— ha sido identificada como uno de los factores más determinantes del éxito de invasión (Simberloff, 2009). Experimentalmente, se ha demostrado que mayores niveles de presión de propágulos aumentan significativamente la probabilidad de establecimiento, especialmente en ambientes perturbados (Lembrechts *et al.*, 2016). Sin embargo, la resistencia biótica, asociada a la cobertura y diversidad de especies nativas, puede limitar este proceso (Pollnac *et al.*, 2012).

Por otro lado, los rasgos funcionales de las especies invasoras, como la fijación de nitrógeno, la producción de semillas o la forma de vida, influyen directamente en su capacidad de establecimiento y expansión (Blesh, 2018; Tonin *et al.*, 2019). En particular, las especies fijadoras de nitrógeno pueden modificar los ciclos de nutrientes y facilitar la invasión de otras especies, como ha sido documentado en diversos ecosistemas (Vitousek & Walker, 1989).

El bosque nativo Pilmaiquén, ubicado en la comuna de Coihueco, representa un ecosistema de transición entre climas mediterráneos y templados, que ha sido históricamente afectado por perturbaciones antropogénicas como incendios, tala y cambio de uso de suelo. Actualmente, este bosque se encuentra inmerso en una matriz agrícola y forestal que favorece la introducción y dispersión de especies no-nativas.

En este contexto, aún no está claro cuáles son los factores que determinan el ingreso y establecimiento de estas especies al interior del bosque. Por lo tanto, este estudio tuvo como objetivo evaluar la importancia relativa de la perturbación antropogénica, la presión de propágulos y la fijación de nitrógeno en el éxito de establecimiento de especies no-nativas.

Hipotetizamos que la interacción entre alta perturbación, alta presión de propágulos y rasgos funcionales como la fijación de nitrógeno

incrementa significativamente el éxito de establecimiento de especies no-nativas.

Metodología

El bosque Pilmaiquén corresponde a un relicto de bosque esclerófilo-mediterráneo ubicado en la comuna de Coihueco, Región de Ñuble, Chile ($36^{\circ}39'27.3''\text{S}$, $71^{\circ}55'38.2''\text{W}$) (Figura 1a). El área presenta un clima templado cálido mediterráneo, con una temperatura media anual de aproximadamente 13°C , humedad relativa cercana al 72% y precipitaciones anuales en torno a 1.400 mm. Este ecosistema se caracteriza como un bosque de transición entre sistemas mediterráneos y templados, donde coexisten especies típicas del bosque esclerófilo (p. ej., *Peumus boldus*, *Quillaja saponaria*, *Cryptocarya alba*) y del bosque templado (*Nothofagus* spp.). La matriz circundante está dominada por actividades agrícolas (principalmente cultivos de arándano (*Vaccinium corymbosum*)), praderas y presencia de ganado, lo que refleja un historial de perturbación asociado a cambio de uso de suelo, tala e incendios (Echeverría *et al.*, 2007).

Para evaluar los factores que determinan el establecimiento de especies no-nativas, se instalaron 27 parcelas de 1 m^2 distribuidas aleatoriamente a lo largo de un gradiente de perturbación, definido en función de la cobertura arbórea (baja, media y alta), estimada visualmente siguiendo a Seipel *et al.* (2012). Cada parcela fue subdividida en dos subparcelas de igual tamaño, representando dos niveles de presión de propágulos: baja (5 semillas) y alta (30 semillas) (Figura 1b).

El experimento se diseñó como un arreglo factorial que combinó tres niveles de perturbación, dos niveles de presión de propágulos y dos tipos de rasgos funcionales (especies fijadoras y no fijadoras de nitrógeno). En cada subparcela se sembraron cuatro especies no-nativas representativas de sistemas agrícolas y altamente invasivas: *Eschscholzia californica*, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense* y *Agrostis* sp. Estas especies fueron seleccionadas por su relevancia ecológica, alta producción de semillas y asociación con ambientes perturbados.

Las parcelas fueron monitoreadas durante 60 días, registrando tanto la germinación como el establecimiento de individuos. La probabilidad de establecimiento se analizó mediante modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial y función de enlace logit, utilizando el software R (R Core Team, 2019).

Resultados

Los resultados mostraron que la probabilidad de establecimiento de las especies no-nativas estuvo significativamente influenciada por la perturbación ($p < 0.001$), la presión de propágulos ($p = 0.009$) y los rasgos funcionales asociados a la fijación de nitrógeno ($p = 0.033$), así como por sus interacciones (Tabla 1).

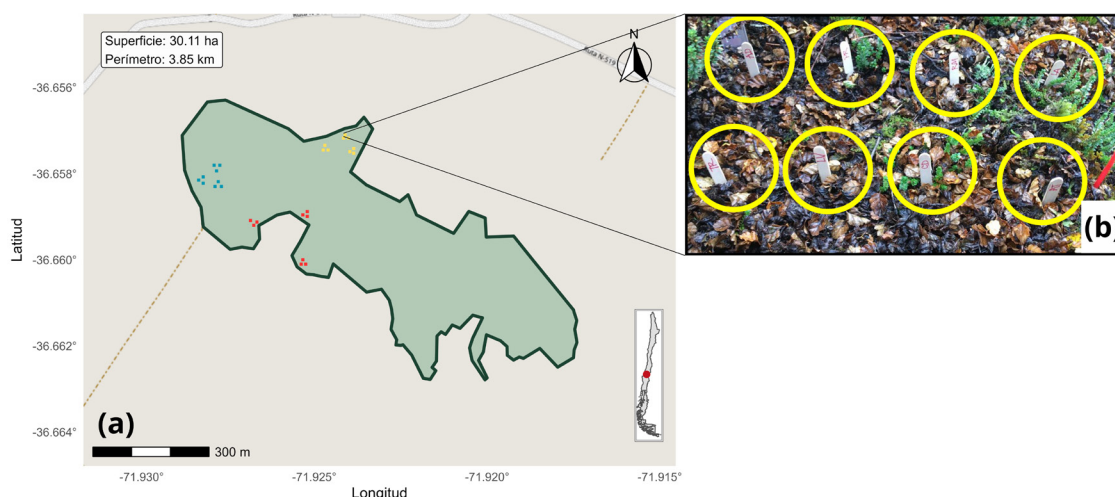


Figure 1. Sitio de estudio y diseño experimental

En condiciones de baja presión de propágulos, la probabilidad de establecimiento aumentó consistentemente con la intensidad de perturbación, siendo este efecto más pronunciado en las especies fijadoras de nitrógeno (*Medicago sativa* y *Trifolium pratense*) (Figura 2a). Un patrón similar se observó bajo alta presión de propágulos, donde el establecimiento también incrementó con la perturbación, destacando *Eschscholzia californica* y *M. sativa* como las especies con mayor éxito (Figura 2b).

En términos de germinación, el número de individuos emergidos fue mayor en condiciones de alta perturbación, independientemente del nivel de presión de propágulos (Figura 3). Sin embargo, bajo alta presión de propágulos, *E. californica*, *M. sativa* y *T. pratense* presentaron los mayores valores de germinación, lo que sugiere una respuesta diferencial entre especies frente a las condiciones experimentales.

Tabla 1. Resultado de los modelos lineales generalizados para cada variable analizada.

Factores	Estimado	Std. error	z - value	P - value
Intercepto	-5.838	1.113	-5.243	<0.001***
Especies	-0.444	0.523	4.227	<0.001***
PP	1.329	0.514	2.587	0.009**
Perturbación	1.429	0.248	5.743	>0.001***
Trait	-0.938	0.135	4.326	0.033**
PP * Trait	-0.617	0.707	-0.872	0.047*

Discusión

El proceso de invasión biológica está determinado por la interacción entre la llegada de propágulos, los rasgos de las especies invasoras y la resistencia del ambiente receptor (Lonsdale, 1999; Shea & Chesson, 2002). Nuestros resultados evidencian que la perturbación antropogénica es el principal factor que favorece el establecimiento de especies no-nativas en el bosque Pilmaiquén, lo que concuerda con estudios previos que destacan el rol de la perturbación en la reducción de la resistencia biótica y el aumento de la disponibilidad de recursos (Hierro et al., 2005; Lembrechts et al., 2016).

El incremento en la probabilidad de establecimiento bajo mayores niveles de perturbación sugiere que la remoción de cobertura vegetal y la

disminución de la competencia facilitan la colonización de especies no-nativas. Este patrón ha sido ampliamente documentado en ecosistemas de montaña y otros sistemas perturbados, donde las especies invasoras encuentran nichos disponibles para su establecimiento.

La presión de propágulos también emerge como un factor clave en la dinámica de invasión. Nuestros resultados muestran que mayores niveles de presión de propágulos incrementan significativamente la probabilidad de establecimiento, lo que coincide con la teoría que establece que el aumento en el número de individuos introducidos reduce la probabilidad de extinción inicial (Maron & Vilà, 2001). Sin embargo, en condiciones de baja presión de propágulos, las especies fijadoras de nitrógeno presentaron mayor éxito, lo que sugiere que los rasgos funcionales pueden compensar limitaciones en la llegada de propágulos.

En particular, la fijación de nitrógeno representa una ventaja competitiva en ambientes donde los nutrientes son limitantes, permitiendo a estas especies modificar las condiciones del suelo y facilitar su propio establecimiento, e incluso el de otras especies invasoras (Vitousek & Walker, 1989; Lorenzo & Rodríguez-Echeverría, 2015). Este resultado refuerza la idea de que los rasgos funcionales son determinantes en etapas tempranas de invasión.

Por otro lado, *Eschscholzia californica* mostró el mayor éxito de establecimiento, lo que puede explicarse por su alta producción de semillas y su afinidad por ambientes perturbados, características comúnmente asociadas a especies invasoras exitosas (Leger & Rice, 2003).

Finalmente, se observó evidencia de herbivoría en etapas tempranas, particularmente en zonas de menor perturbación, lo que podría estar contribuyendo a limitar el establecimiento de especies no-nativas. Este resultado sugiere que los consumidores pueden desempeñar un rol relevante en la resistencia biótica, aspecto que merece ser explorado en mayor profundidad.

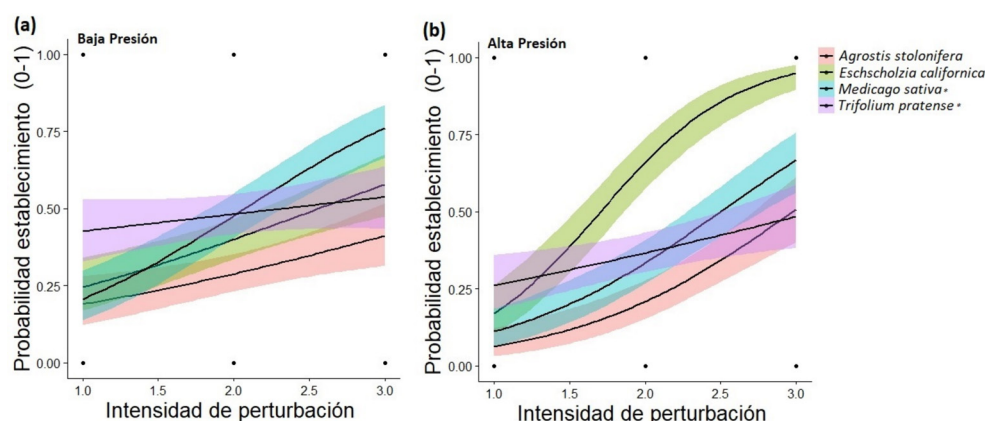


Figure 3. Numbers of *Yucca filamentosa* plants treated and retreated in Praia Mole, Florianópolis, Brazil. Size classification range is the same as used for *Furcraea foetida* (Figure 2).

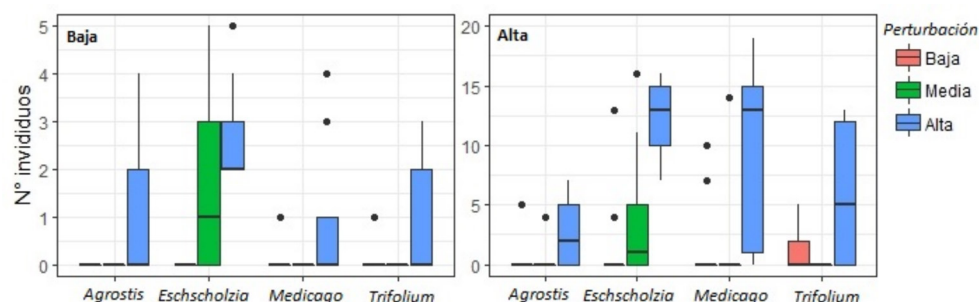


Figure 3. Numbers of *Yucca filamentosa* plants treated and retreated in Praia Mole, Florianópolis, Brazil. Size classification range is the same as used for *Furcraea foetida* (Figure 2).

En conjunto, nuestros resultados indican que la interacción entre perturbación antropogénica, presión de propágulos y rasgos funcionales determina el éxito de establecimiento de especies no-nativas. Desde una perspectiva de manejo, estos hallazgos sugieren que la reducción de la perturbación en los bordes del bosque y el control de fuentes de propágulos —especialmente en matrices agrícolas— son estrategias clave para limitar futuras invasiones.

Conclusión

Nuestros resultados demuestran que la perturbación antropogénica constituye el principal motor del establecimiento de especies no-nativas en el bosque Pilmaiquén, al reducir la resistencia biótica y generar condiciones favorables para la colonización. Asimismo, la presión de propágulos emerge como un factor determinante que incrementa la probabilidad de establecimiento, particularmente en ambientes altamente perturbados. Adicionalmente, los rasgos funcionales, específicamente la fijación de nitrógeno, desempeñan un rol clave en condiciones de baja presión de propágulos, al conferir ventajas competitivas que permiten a ciertas especies superar limitaciones iniciales de establecimiento. Esto sugiere que la interacción entre factores antropogénicos y atributos biológicos de las especies es fundamental para comprender las dinámicas de invasión en etapas tempranas. En conjunto, estos resultados indican que el éxito de invasión en este ecosistema está determinado por la sinergia entre perturbación, presión de propágulos y rasgos funcionales. Desde una perspectiva aplicada, la reducción de perturbaciones en el borde del bosque, junto con el control de fuentes de propágulos provenientes de matrices agrícolas, representa una estrategia clave para prevenir la expansión de especies no-nativas. Finalmente, este estudio aporta evidencia empírica sobre los mecanismos que facilitan el establecimiento de plantas no-nativas en ecosistemas de transición del centro-sur de Chile, contribuyendo al diseño de estrategias de manejo y conservación orientadas a reducir el riesgo de invasión.

Agradecimientos: EFL agradece al fondo ANID-BASAL FB210006

Jose Max Troncoso fue financiado por la Dirección de Investigación de la UNACH a través del Proyecto de Investigación UNACH 2019-103.

Referencias

- Alexander, J. M., Chalmandrier, L., Lenoir, J., Burgess, T. I., Essl, F., Haider, S., Kueffer, C., McDougall, K., Milbau, A., Nuñez, M. A., Pauchard, A., Rabitsch, W., Rew, L. J., Sanders, N. J., & Pellissier, L. (2018). Lags in the response of mountain plant communities to climate change. *Global Change Biology*, 24(2), 563-579. <https://doi.org/10.1111/gcb.13976>
- Altamirano, A., Cely, J. P., Etter, A., Miranda, A., Fuentes-Ramirez, A., Acevedo, P., ... & Vargas, R. (2016). The invasive species *Ulex europaeus* (Fabaceae) shows high dynamism in a fragmented landscape of south-central Chile. *Environmental monitoring and assessment*, 188(8), 1-15. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5498-6>
- Anderson, B. J., Armsworth, P. R., Eigenbrod, F., Thomas, C. D., Gillings, S., Heinemeyer, A., & Gaston, K. J. (2009). Spatial covariance between biodiversity and other ecosystem service priorities. *Journal of Applied Ecology*, 46(4), 888-896. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01666.x>
- Blesh, J. (2018). Functional traits in cover crop mixtures: Biological nitrogen fixation and multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 38-48. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13011>
- Branco, M., Nunes, P., Roques, A., Fernandes, M. R., Orazio, C., & Jactel, H. (2019). Urban trees facilitate the establishment of non-native forest insects. *NeoBiota*, 52, 25-46. <https://doi.org/10.3897/neobiota.52.36358>
- Castro-Díez, P., Valladares, F., & Alonso, A. (2005). La creciente amenaza de las invasiones biológicas: Ecosistemas, 13(3).
- González-Moreno, P., Díez, J. M., Ibáñez, I., Font, X., & Vilà, M. (2014). Plant invasions are context-dependent: Multiscale effects of climate, human activity and habitat. *Diversity and Distributions*, 20(6), 720-731. <https://doi.org/10.1111/ddi.12206>
- Cook, S.A. (1962). Genetic system, variation, and adaptation in *Eschscholzia californica*. *Evolution*, 16, 278-299. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1962.tb03220.x>
- D'Antonio, C.; J Levine & M Thomsen. 2001. Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. *J. Med. Ecol.*, 2:233-245
- Davis, M.A., & Thompson, K. (2000). Eight Ways to Be a Colonizer; Two Ways to Be an Invader: A Proposed Nomenclature Scheme for Invasion Ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81(3), 226-230. [https://doi.org/10.1890/0012-9623\(2000\)081\[0198:E\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9623(2000)081[0198:E]2.0.CO;2)
- De Groot, R. S., Fisher, B., Christie, M., Aronson, J., Braat, L., Haines-Young, R., ... & Portela, R. (2010). Integrating the ecological and economic dimensions in biodiversity and ecosystem service valuation. In *The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB)*.
- Dhamala, N.R., Eriksen, J., Carlsson, G., Soegaard, K., Rasmussen, J., 2017. Highly productive forage legume stands show no positive biodiversity effect on yield and N-2- fixation. *Plant Soil* 417 (1-2), 169-182. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3249-2>
- Echeverría, C., Newton, A. C., Lara, A., Benayas, J. M. R., & Coomes, D. A. (2007). Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 426-439. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00311.x>
- Fuentes Lillo, E., & Pauchard, A. (2020). Invasiones en montañas: ¿Cuánto hemos avanzado en los últimos 10 años y cuáles son los desafíos para los ecosistemas de los Andes?. *Gayana Botánica*, 76(2), 141-155. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432019000200141>
- Fuentes-Lillo, E., Lembrechts, J. J., Cavieres, L. A., Jiménez, A., Haider, S., Barros, A., & Pauchard, A. (2021). Anthropogenic factors overrule local abiotic variables in determining non-native plant invasions in mountains. *Biological Invasions*, 23(12), 3671-3686. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02602-8>
- Fuentes, N., Sánchez, P., Pauchard, A., Urrutia, J., Cavieres, L., & Marticorena, A. (2014). Plantas Invasoras del Centro-Sur de Chile: Una Guía de Campo. Laboratorio de Invasiones biológicas (LIB).
- Guillemaud, T., Ciosi, M., Lombaert, É., & Estoup, A. (2011). Biological invasions in agricultural settings: Insights from evolutionary biology and population genetics. *Comptes Rendus Biologies*, 334(3), 237-246. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.12.008>
- Haretche, F & C Rodríguez. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecología Austral*, 16:105-113.
- Hierro, J. L., Maron, J. L., & Callaway, R. M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: The importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93(1), 5-15. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00953.x>
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of applied ecology*, 46(1), 10-18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- Lembrechts, J. J., Pauchard, A., Lenoir, J., Nuñez, M. A., Geron, C., Ven, A., Bravo-Monasterio, P., Teneb, E., Nijs, I., & Milbau, A. (2016). Disturbance is the key to plant invasions in cold environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(49), 14061-14066. <https://doi.org/10.1073/pnas.1608980113>
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP (2007) Invasion ecology. Blackwell Publishing, 304 pp.
- Lonsdale, W. M. (1999). Global Patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1522:GPOPIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOPIA]2.0.CO;2)

- Lorenzo, P., & Rodríguez-Echeverría, S. (2015). Cambios provocados en el suelo por la invasión de acacias australianas: . *Ecosistemas*, 24(1), 59-66. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-1.10>
- Maron, J. L., & Vilà, M. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95(3), 361-373. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950301.x>
- Pauchard, A., García, R. A., Pena, E., González, C., Cavieres, L. A., & Bustamante, R. O. (2008). Positive feedbacks between plant invasions and fire regimes: *Teline monspessulana* (L.) K. Koch (Fabaceae) in central Chile. *Biological Invasions*, 10(4), 547-553. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9151-8>
- Pauchard, A., Meyerson, L. A., Bacher, S., Blackburn, T. M., Brundu, G., Cadotte, M. W., & Zenni, R. D. (2018). Biodiversity assessments: origin matters. *PLoS Biology*, 16(11), e2006686. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006686>
- Pauchard, A., Milbau, A., Albiñ, A., Alexander, J., Burgess, T., Daehler, C., ... & Kueffer, C. (2016). Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation. *Biological invasions*, 18(2), 345-353. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-1025-x>
- Pollnac, F., Seipel, T., Repath, C., & Rew, L. J. (2012). Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem. *Biological Invasions*, 14(8), 1753-1763. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0188-y>
- Quiroz, C., Pauchard, A., Cavieres, L., & Anderson, C. (2009). Análisis cuantitativo de la investigación en invasiones biológicas en Chile: tendencias y desafíos. *Revista Chilena de Historia Natural*.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & 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>
- Santiago, L. S., & Wright, S. J. (2007). Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 19-27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01218.x>
- Seebens, H., Bacher, S., Blackburn, T. M., Capinha, C., Dawson, W., Dullinger, S., Genovesi, P., Hulme, P. E., Kleunen, M., Kühn, I., Jeschke, J. M., Lenzner, B., Liebhold, A. M., Pattison, Z., Pergl, J., Pyšek, P., Winter, M., & Essl, F. (2021). Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050. *Global Change Biology*, 27(5), 970-982. <https://doi.org/10.1111/gcb.15333>
- Seipel, T., Kueffer, C., Rew, L. J., Daehler, C. C., Pauchard, A., Naylor, B. J., Alexander, J. M., Edwards, P. J., Parks, C. G., Arevalo, J. R., Cavieres, L. A., Dietz, H., Jakobs, G., McDougall, K., Otto, R., & Walsh, N. (2012). Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world: Mountain invasions at multiple scales. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 236-246. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00664.x>
- Shea, K. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 170-176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- Simberloff, D. (2009). The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 81-102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Theoharides, K. A., & Dukes, J. S. (2007). Plant invasion across space and time: Factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*, 176(2), 256-273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x>
- Tonin, R., Gerdol, R., Tomaselli, M., Petraglia, A., Carbonegani, M., & Wellstein, C. (2019). Intraspecific functional trait response to advanced snowmelt suggests increase of growth potential but decrease of seed production in snowbed plant species. *Frontiers in plant science*, 10, 289. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00289>
- Vilà, M., Rohr, R. P., Espinar, J. L., Hulme, P. E., Pergl, J., Le Roux, J. J., ... & Pyšek, P. (2015). Explaining the variation in impacts of non-native plants on local-scale species richness: the role of phylogenetic relatedness. *Global Ecology and Biogeography*, 24(2), 139-146. <https://doi.org/10.1111/geb.12249>
- Vitousek, P. M., & Walker, L. R. (1989). Biological Invasion by *Myrica Faya* in Hawai'i: Plant Demography, Nitrogen Fixation, Ecosystem Effects. *Ecological Monographs*, 59(3), 247-265. <https://doi.org/10.2307/1942601>