



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Efecto de rasgos funcionales sobre el éxito de invasión
en plantas invasoras de áreas protegidas del centro
sur de Chile

Tesis para optar al título profesional de Biólogo

Por: Alfredo Alejandro Abarca Zamorano

Profesor Guía: Dr. Alfredo Saldaña Mendoza

Concepción, Chile, 2023

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Profesor guía

Dr. Alfredo Saldaña Mendoza

Universidad de Concepción

Concepción

Profesores evaluadores

Dr. Nicol Fuentes Parada

Universidad de Concepción

Concepción

Dr. Patricio López Sepúlveda

Universidad de Concepción

Concepción

Coordinador seminario de título

Dr. Víctor Hernández Santander

Universidad de Concepción

Concepción

Agradecimientos

Agradezco a mi profesor guía Alfredo Saldaña por apoyarme durante el desarrollo de esta investigación, siendo sin lugar a duda un pilar fundamental en su desarrollo. Agradezco a mi madre, por construir las bases de mi ser y por comprarme libritos de Dinosaurios y dejar que me obsesionara con la Encarta 98. Agradezco a mi abuela, por siempre estar pendiente de mis estudios y por siempre estar ahí deseando lo mejor. Agradezco a mi tío, porque en ti mi nombre ha sido inspirado. Agradezco a todos aquellos seres que influyeron en que esto se llevase a cabo.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS.....	5
ÍNDICE DE TABLAS	6
RESUMEN.....	7
INTRODUCCIÓN.....	9
METODOLOGÍA.....	16
RESULTADOS.....	19
DISCUSIÓN.....	36
CONCLUSIÓN	42
REFERENCIAS	43

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Valores promedio \pm ES (error estándar) de la abundancia relativa de cada grupo de rasgos funcionales relacionados con tipo de fruto a escala local. Las diferencias significativas entre grupos se muestran como diferencia en las letras de cada atributo, de tal forma que no existen diferencias entre los atributos a, pero sí existen diferencias entre los atributos a y el atributo b.

Figura 2. Valores promedio \pm ES de la frecuencia de cada grupo de rasgos funcionales relacionados al tipo de fruto a escala de paisaje. Las diferencias significativas entre grupos se muestran como diferencia en las letras de cada atributo.

Figura 3. Valores promedio \pm ES de la cobertura de cada grupo de rasgos funcionales relacionados al tipo de fruto y a escala regional. Las diferencias significativas entre grupos se muestran como diferencia en las letras de cada atributo. Cuando dos o más letras aparecen sobre el atributo, quiere decir que ese atributo no presenta diferencias significativas con ninguno de los atributos que presenten las letras que posee.

Figura 4. Valores promedio \pm ES de la abundancia relativa de cada grupo de rasgos funcionales relacionados a la forma de reproducción a escala local.

Figura 5. Valores promedio \pm ES de la abundancia relativa de cada grupo de rasgos funcionales relacionados a la estrategia de vida a escala local. Las diferencias significativas entre grupos se muestran como diferencia en las letras de cada atributo.

Figura 6. Interacciones entre tipos de frutos y estrategia de vida para explicar la abundancia relativa a escala local.

Figura 7. Interacciones entre ciclos de vida y estrategias de vida para explicar la abundancia relativa a escala local.

Figura 8. Interacciones entre forma de reproducción y estrategias de vida para explicar la abundancia relativa a escala local.

Figura 9. Interacciones entre forma de reproducción y tipo de dispersión para explicar la abundancia relativa a escala local.

Figura 10. Interacciones entre tipo de dispersión y estrategia de vida para explicar la abundancia relativa a escala local.

Figura 11. Interacciones entre tipo de fruto y estrategia de vida para explicar la frecuencia relativa a escala de paisaje.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Lista de bases de datos y literatura para construcción de base de datos

Tabla 2. Rasgos funcionales significativos para el éxito de invasión en cada escala

Tabla 3. Diferencias significativas entre tipos de fruto para la escala local.

Tabla 5. Diferencias significativas entre tipos de frutos para la escala de paisaje

Tabla 6. Diferencias significativas entre tipos de frutos para la escala regional

Tabla 7. Diferencias significativas entre estrategias de vida para la escala local

Tabla 8. Riqueza de especies invasoras encontradas en las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile clasificadas por familias.

Tabla 9. Interacciones y su significancia.

Tabla 10. Tamaño de los efectos para los rasgos funcionales que afectan el éxito de invasión de las especies

Efecto de los rasgos funcionales sobre el éxito de invasión en plantas invasoras de áreas protegidas del centro sur de Chile

Effect of functional traits on invasion success in invasive plants from protected areas of south-central Chile

Abarca-Zamorano A. ¹

¹Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

Abarca, A.: aabarca2017@udec.cl

Disciplina: Ecología de invasiones

RESUMEN

Las invasiones biológicas producen cambios negativos en los ecosistemas. Los rasgos funcionales son características que tienen un efecto en el proceso de invasión. La mejor forma de luchar contra este proceso es la prevención de la entrada de especies potencialmente invasoras. Identificar los rasgos que subyacen al proceso de invasión puede ayudar a la toma de decisiones de organismos sociopolíticos. En Chile, la zona centro sur es un hotspot para la biodiversidad y zona prioritaria para la conservación. Rasgos como el tipo de dispersión, el tipo de reproducción, el hábito de crecimiento, el tipo de fruto, el ciclo de vida o la estrategia de vida son rasgos que pueden tener un efecto sobre el éxito de invasión. Identificar la magnitud de estos rasgos en las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile es importante para la toma de decisiones en la conservación de la biodiversidad. Consideramos que para distintas escalas existirán diferencias en los rasgos funcionales que se relacionen con el éxito de invasión. En la escala local, la reproducción vegetativa, el tipo de fruto nuez agregada y las estrategias de vida RS y CSR fueron atributo de importancia. De igual forma, se hallaron interacciones entre atributos que fueron significativos. El mayor tamaño de efecto siempre lo tuvo el tipo de fruto nuez agregada, tanto para escala local, como de paisaje y regional. La relación entre el éxito de invasión y el tipo de fruto nuez agregada podría estar relacionado con la hipótesis de presión de propágulo. Este estudio puede ayudar a entender los patrones que subyacen al proceso de invasión y con ello contribuir a la

toma de decisiones y la prevención de la entrada de más especies invasoras en las áreas protegidas del centro sur de Chile.

Palabras clave: Fruto nuez agregada, estrategia de vida de Grime, tipo de dispersión, hábito de crecimiento, reproducción vegetativa.

ABSTRACT

Biological invasions produce negative changes in ecosystems. Functional traits are characteristics that have an effect on the invasion process. The best way to combat this process is to prevent the entry of potentially invasive species. Identifying the traits underlying the invasion process can aid decision-making by sociopolitical organizations. In Chile, the central-southern region is a hotspot for biodiversity and a priority conservation area. Traits such as dispersal type, reproductive type, growth form, fruit type, life cycle, and life strategy are traits that can have an effect on invasion success. Identifying the magnitude of these traits in protected areas in the central-southern zone of Chile is important for decision-making in biodiversity conservation. We consider that at different scales, there will be differences in the functional traits that are related to invasion success. At the local scale, vegetative reproduction, aggregated nut fruit type, and RS and CSR life strategies were important attributes. Similarly, interactions were found between attributes that were significant. The aggregated nutlet fruit type always had the highest effect size, both at the local, landscape, and regional scales. The relationship between invasion success and aggregated nutlet fruit type may be related to the propagule pressure hypothesis. This study can help to understand the patterns underlying the invasion process and thus contribute to decision-making and prevention of further invasive species entry into the protected areas of central-southern Chile.

Keywords: Aggregate nutlet fruit, Grime's life strategy, dispersal type, growth form, vegetative reproduction.

INTRODUCCIÓN

1. LAS ESPECIES INVASORAS Y LAS INVASIONES BIOLÓGICAS

Las especies invasoras son una consecuencia de la naturalización de especies introducidas por el ser humano, trasladadas de manera casual o accidental por él hacia ambientes sin su presencia, en donde logran establecerse en abundancia y frecuencia, compitiendo así con especies nativas; fenómeno llamado invasiones biológicas (Mooney & Hobbs 2000). El proceso de naturalización de especies invasoras debe imaginarse como un cuello de botella. Producto de factores variados como los rasgos funcionales de estas mismas, la intensidad con la que estas especies son introducidas o lo degradado que se encuentren los ecosistemas, sólo algunas especies son capaces de prosperar, reproducirse y permanecer en la zona, pasando a llamarse especies naturalizadas; pocas de estas tienen la capacidad de además de permanecer y reproducir una población estable, expandirse a nuevos nichos y competir la vida preexistente a su llegada. Es en este punto cuando se les conoce como especies invasoras (Blackburn et al 2011, Castro-díez 2004, Coullatti & Maclsaac 2004, Richardson et al 2000). Las invasiones biológicas tienen como consecuencia el desplazamiento de especies nativas, su hibridación, contaminación genética, la alteración de las redes entre las especies de la comunidad, la alteración de las condiciones del ecosistema, entre otros (Castro-Díez 2004).

La introducción de plantas invasoras es uno de los grandes problemas del ecosistema junto y en sinergia con otras preocupaciones como la destrucción de los hábitats o el cambio climático (Williamson 1996). La llegada de especies invasoras produce cambios significativos en las comunidades, rompiendo redes tróficas milenarias, alterando las propiedades del suelo y destruyendo ciclos vitales para el sustento de los ecosistemas nativos (Vilà et al 2010, Simberloff et al 2013). Es por esto que las especies invasoras generan un impacto a la naturaleza. Existen diversos factores que participan en este proceso como las características propias del ambiente, los rasgos funcionales de las especies invasoras e incluso la historia filogenética de las especies (Catford et al 2009).

Existen distintas características que facilitan el proceso de invasión de una especie, como un tipo de dispersión específica para un ambiente o un tipo de reproducción particular que, en función del hábitat, ayude al asentamiento o a cualquiera de las fases de este proceso (Lockwood et al 2013). Identificar estos rasgos funcionales es de gran importancia para la determinación temprana de un “síndrome de invasión”, que permita prever si una especie puede o no ser invasora en un ambiente determinado, lo que facilita la toma de decisiones por organismos político-sociales reguladores (Coulatti & Maclsaac 2004, Pyšek & Richardson 2010).

Los rasgos funcionales son características de los individuos de una especie, cuyas variables son llamadas atributos. Se considera rasgo funcional a cualquier característica que de manera indirecta presente efectos en el crecimiento, reproducción o supervivencia (Violle et al. 2007). El estudio de estos rasgos funcionales permite predecir relaciones entre las plantas y su ambiente (Pérez-Harguindeguy et al. 2016).

Las invasiones biológicas, además de tener un efecto directo e indirecto sobre las especies nativas en su diversidad, tienen en su mayoría un gran valor social por su componente económico. Las invasiones biológicas pueden generar grandes pérdidas económicas, por ejemplo, reduciendo el volumen de cosechas por la aparición de malezas invasoras, lo que aumenta el esfuerzo de control de plagas (Carvallo 2009). En Chile el Servicio Agrícola Ganadero (SAG) realiza exhaustivos controles aduaneros con el propósito de impedir la entrada de especies potencialmente invasoras, invirtiendo en el proceso grandes cantidades de dinero (Ministerio del Medio Ambiente 2017). Se ha intentado cuantificar el impacto económico de las invasiones biológicas, tarea compleja, ya que además de los efectos directos de la invasión, existen efectos indirectos como el efecto sobre los sistemas de agua o sobre la salud humana. En Argentina se ha intentado estimar cuantitativamente este efecto de algunas invasiones y sus consecuencias directas. Si sumado se añaden los gastos por términos de control de invasión o de control de plagas ya establecidas, se estima un monto cercano a los 3.500 millones de dólares en el año 2016, cercano al 0,65% del producto interno bruto del mismo periodo. Sin embargo, debido a la naturaleza compleja del proceso, el monto puede ascender si

añadimos otras variables que se ven afectadas por estas invasiones (Fao y MAyDS 2021).

La manera más sencilla de impedir la aparición de nuevas especies invasoras es la prevención de la entrada de especies potencialmente invasoras. Para esto es necesario tener claro cuáles son aquellos rasgos funcionales que, como población, permiten a algunas u otras especies establecerse y posteriormente propagarse por el país. Cuando la especie ya se ha propagado por el territorio, el trabajo de erradicación se vuelve costoso, por lo que la prevención es la mejor herramienta (Castro-Díez 2004). Dentro de las invasiones biológicas existe una fase de latencia que puede extenderse en grandes ventanas de tiempo (Catford et al 2009). Actuar antes de que esta latencia termine y pase a una fase de crecimiento exponencial es fundamental (Kowarik 1995, Pyšek & Hulme 2005). Debido a la dificultad de predecir qué especie será invasora, las investigaciones se han centrado en entender los patrones que subyacen el proceso, con el propósito de regular y manejarlas (Carlton & Ruiz 2005).

Este estudio abarcará las áreas protegidas del centro sur de Chile que están consideradas como un hotspot para la diversidad global por su alto endemismo y aislamiento biogeográfico (Cowling et al. 1996, Myers et al. 2000). Es por este motivo que prevenir la entrada de especies invasoras, identificando qué patrones o rasgos subyacen al proceso de invasión es importante. No obstante, si bien la zona seleccionada ocupa un largo rango geográfico, las áreas protegidas nacionales en las zonas mediterráneas y templadas de Chile cubren menos de un 10% del paisaje (Armesto et al. 1998, Pauchard & Villarroel 2002). Paradójicamente, la mayoría de las especies invasoras se encuentran presentes en aquellas zonas que representan un gran riesgo en términos de conservación de la biodiversidad (Arroyo et al. 2000, Fuentes et al. 2010). Específicamente, las especies invasoras compiten por espacio, nutrientes, agua y luz con las especies nativas, desplazando e impidiendo su establecimiento (D' Antonio & Mahal 1991, Pauchard et al. 2003)

2. RASGOS RELACIONADOS CON EL ÉXITO DE INVASIÓN

Existen evidencias contundentes con respecto a la relación que existe entre algunos rasgos funcionales de las especies invasoras y su éxito de invasión (Catford et al

2009, Pyšek & Hulme 2005, Pyšek & Richardson 2007, Lloret et al. 2005). El objetivo de este estudio es relacionar el éxito de invasión en la escala local, de paisaje y regional con distintos rasgos funcionales, para las especies invasoras encontradas en las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile, para de esta forma, dilucidar cuáles son aquellos rasgos de mayor importancia en el proceso de invasión de especies en las áreas protegidas estudiadas. Con esto, se podrá tener en consideración los rasgos evaluados para identificar qué especies introducidas o en peligro de introducción pueden terminar siendo invasoras, perjudicando la diversidad del hotspot y generando pérdidas sociales, económicas y culturales relacionadas a los ecosistemas nativos.

La dispersión es el proceso mediante el cual una especie logra desplazarse en las distintas escalas espaciales (Matthysen 2012). En el caso de las plantas, que son inmóviles en su generalidad, este mecanismo lo realizan con sus semillas o partes vegetativas, utilizando vectores de desplazamiento como pueden ser los animales (zoocoria), el viento (anemocoria), el agua (hidrocoria), entre otros (Howe & Smallwood 1982). De esta manera son capaces de colonizar y realizar el proceso de propagación implícito en una invasión biológica. El tipo de dispersión, entonces, puede tener una relación directa con el éxito de la invasión, ya que de este puede depender la presencia de las especies a lo largo del territorio (Muller-Landau et al. 2008, Pyšek & Hulme 2005, Jordano 1995, Van der Pijil 1982). Se ha encontrado que el tipo de dispersión basado en el transporte de semillas por animales (zoocoria) es un factor importante en la dispersión de especies invasoras (Green 2016), por ejemplo, con “aves de agua” (Wetlands International 2012) que influyen en una amplia variedad de especies invasoras en distintos contextos ambientales (Green 2016). En Grecia, con su clima mediterráneo, también se ha determinado a la zoocoría como el principal factor de dispersión de semillas de especies invasoras (con un 43%), así como también destaca la dispersión por el viento, o anemocoría, con un 28% (Arianoutsou 2010).

El tipo de reproducción hace referencia a si la planta se reproduce de manera vegetativa (por ejemplo, mediante bulbos, rizomas y turiones) o mediante semillas, frutos o esporas. La reproducción vegetativa está frecuentemente relacionada a las invasiones biológicas (Kolar & Lodge 2001). Por ejemplo, en el norte de la Patagonia

se ha encontrado que una reproducción vegetativa vigorosa es fundamental para algunas de las especies invasoras del lugar (Thomas et al 2012).

El hábito de crecimiento también es una característica que tiene relación al éxito de invasión, ya que dependiendo de si una especie crece como hierba, arbusto, enredadera o árbol, esta presentará unas u otras peculiaridades en sus requerimientos y capacidades, exhibiendo posibilidades de convertirse en una especie invasora (Chiuffo et al. 2022, Brown et al. 1998). Existen publicaciones en las que se relacionan hierbas con las invasiones biológicas en todos los continentes (D'Antonio & Vitousek 1992). Se considera que el hábito de crecimiento está relacionado con el éxito de invasión de especies (Chiuffo et al. 2022, Pyšek & Richardson 2007).

El tipo de fruto es un rasgo funcional que se ha relacionado con el éxito de invasión (Aronson et al 2007, Pyšek & Richardson 2007), El fruto lomento es un fruto seco y dehiscente que, en lugar de abrirse, se rompe en secciones que contienen una sola semilla. El fruto cápsula es un fruto dehiscente con múltiples carpelos que se puede abrir dividiéndose en dos lados. El fruto aquenio es un fruto con pericarpio seco e indehiscente. El fruto nuez agregada es un fruto formado por una sola flor y es un conglomerado de muchos frutos indehiscentes y de pericarpio seco (Kühn et al 2004).

El ciclo de vida de una especie está relacionado con el éxito de invasión (Pyšek & Richardson 2007), y una especie puede ser anual, bianual o perenne. Las especies con ciclo de vida anual son especies cuyo ciclo de vida dura como máximo un año. Las especies bianuales son especies que crecen de manera vegetativa por aproximadamente un año, para luego alcanzar su fase generativa con la que completa su ciclo de vida. Las especies perennes son especies que viven más de dos años y realizan más de una fase generativa en su vida (Kühn et al 2004).

La estrategia de vida de Grime (Grime 1979) es un sistema de clasificación de tres estrategias ecológicas diferentes: especies tolerantes al estrés, especies ruderales y especies competidoras. Las especies de estrategia competidora (C) corresponden a árboles, arbustos y hierbas con alto poder competitivo debido a sus características morfológicas y fisiológicas. Las especies con estrategia de vida ruderal (R) suelen

ser plantas anuales y herbáceas que producen muchas semillas y pueden fácilmente ser fácilmente pioneros en la colonización de un hábitat. Las especies tolerantes al estrés (S) son especies generalmente con poco crecimiento y con adaptaciones fisiológicas que le permiten adaptarse a condiciones que pueden ser complejas de tolerar, como por ejemplo un exceso de minerales, de acidez o sequía. Los rasgos pueden presentarse en estados intermedios (Kühn et al 2004). Este sistema de clasificación tiene potencial para explicar el éxito de invasión a varias escalas (Vicente et al 2013).

El éxito de la invasión biológica puede ser medido por ejemplo con la abundancia relativa de una especie introducida, pero también con otras características como el rango longitudinal o la frecuencia relativa. Estas distinciones en su uso dependen principalmente de la escala en la que se evalúe, viéndose determinado en cuanto se evalúe una comunidad o un paisaje específicos. Los rasgos funcionales y sus atributos pueden interactuar entre sí. Entiéndase interacción como un fenómeno emergente en el que la suma de dos atributos otorga más que la simple adición de estos.

3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

El éxito de invasión de las especies invasoras de las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile se ve afectado por rasgos funcionales asociados a como las especies son capaces de llegar, establecerse y colonizar, de modo que:

1. A escala de sitio, rasgos funcionales como el tipo de fruto nuez agregada tenga mayor abundancia relativa con respecto a otros tipos de fruto; especies con reproducción vegetativa sean más abundantes que las de reproducción exclusiva por semillas; el tipo de dispersión anemócora, así como el hábito de crecimiento herbáceo tiene que ser más relevante para el éxito de invasión; y las especies con ciclo de vida corto sean más abundantes que las de ciclo de vida largo. Sumado a lo anterior, consideramos que la estrategia de vida competitiva sería más relevante para su éxito a escala local.

2. A escala de paisaje, rasgos funcionales como el tipo de fruto nuez agregada tenga más frecuencia relativa con respecto a otros tipos de fruto; especies con dispersión zoocora y anemócora sean más frecuentes que otros tipos de dispersión,

así como el hábito de crecimiento herbáceo tiene que ser más relevante para el éxito de invasión; y las especies con ciclo de vida cortos sean más abundantes que la de ciclo de vida largo. Sumado a lo anterior, consideramos que las estrategias de vida intermedias serían más relevantes que una especializada.

3. A escala regional, el tipo de fruto nuez agregada sea el más relevante. Consideramos que, de la misma forma, la dispersión anemócora seguiría siendo la extensa territorialmente. Suponemos que el hábito de crecimiento, el ciclo de vida y la reproducción vegetativa dejarán de ser relevantes a esta escala. Sumado a lo anterior, consideramos que una estrategia de vida intermedia será más relevante que una especializada.

4. OBJETIVO GENERAL

Identificar la magnitud de la relevancia en el éxito de invasión de distintos rasgos funcionales para las especies invasoras de las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile.

a. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Identificar cuáles son los rasgos relevantes para el éxito de invasión para cada escala.
2. Identificar el tamaño del efecto de los rasgos evaluados con respecto al éxito de invasión.

METODOLOGÍA

1. SITIO DE ESTUDIO

Las áreas protegidas del centro sur de Chile incluidas en este estudio están ubicadas en un amplio gradiente climático y latitudinal, desde 33°40'S a 39°30's; desde un clima mediterráneo hasta un bosque templado lluvioso (Arroyo et al. 1995a, 1995b). Las áreas protegidas estudiadas fueron las de Río Clarillo, Río Cipreses, Radal 7 tazas, Laguna del Laja, Ralco, Conguillio y Villarrica. Todas estas áreas protegidas fueron elegidas para representar un gradiente latitudinal.

2. BASE DE DATOS

Se utilizó una base de datos de rasgos de especies invasoras cuyo registro fue de siete áreas protegidas del área centro sur de Chile (Fuentes N., datos sin publicar). Las especies invasoras de plantas fueron muestreadas usando un análisis de nicho jerarquizado. Las unidades de muestreo fueron parcelas (50 x 2 m) localizadas ambas en la matriz circundante de paisajes de cada una de las áreas protegidas. El muestreo fue estratificado considerando la variación de los elementos del paisaje, ambos en el área protegida y en las matrices que le rodean. Para cada parcela fueron obtenidas: plantas nativas e invasoras con sus coberturas-abundancias basadas en la escala de dominio de Braun-Blanquet (van der Maarel 1979) e información básica de la ubicación geográfica.

Para evaluar el éxito de invasión de los rasgos de las plantas invasoras, se utilizó una base de datos con varios rasgos para cada especie invasora, acorde a la literatura (Pysek et al 1995, Lloret et al 2003, Pysek & Richardson 2007). La información presente en la base de datos fue extraída de literatura especializada y otras bases de datos (Tabla 1). A partir de esta literatura el éxito de invasión para la escala local fue determinado como la abundancia relativa, mientras que para el paisaje fue la frecuencia relativa y para la escala regional, la cobertura. Se determinó que los atributos para el rasgo funcional de tipo de fruto serían aquenio, cápsula, lomento y nuez agregada. Para dispersión fue anemocoria, hidrocoria, sin especialización y zoocoria. Para el hábito de crecimiento fue hierba, arbusto, árbol

y enredaderas. Para el ciclo de vida fue anual, bianual y perenne. Para la forma de reproducción fue vegetativa y semillas y sólo semillas. Para la estrategia de vida fue CS, SR, CSR y RC.

3. ANÁLISIS DE DATOS

Se realizó un análisis para la determinación de la relación entre el éxito de invasión de las especies invasoras y los rasgos funcionales de la base de datos. Para este análisis, el primer paso fue determinar la normalidad y heterocedasticidad de los rasgos funcionales mediante un análisis de normalidad de Shapiro-Wilk (Razali & Wah 2011) y un análisis de homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene (Gastwirth et al 2009). Se realizó una ANOVA (Cuevas et al 2004, St & Wold 1989) para cada rasgo funcional que cumpliera con normalidad y homogeneidad de varianzas, mientras que para los rasgos que no cumplieran con alguno de los supuestos se utilizó ANOVA de Welch (Tomarken & Serlin 1986), esto siempre y cuando la variable independiente fuese categórica y con más de dos categorías. Si la variable independiente sólo tenía dos categorías, se realizó un análisis simple de F de Fisher. Los valores de p que se desprenden de estos análisis tuvieron como valor de corte 0.05, de tal manera que cualquier resultado cuyo valor p fuese menor a 0.05 significó el rechazo de la hipótesis nula de igualdad de medias. Para los análisis cuyo valor de p fue considerado como significativo se realizó un análisis a posteriori con su respectiva corrección (Holland & Copenhaver 1988, Weisstein 2004) para determinar cuál de las categorías mostró diferencias significativas con las otras categorías evaluadas. El análisis a posteriori utilizado fueron las pruebas de comparaciones múltiples de Tukey (Keselman & Rogan 1977). Para todos los resultados de ANOVA significativos, se realizó una prueba de normalidad de los residuos con Shapiro-Wilk (Razali & Wah 2011). Los datos y sus diferencias significativas fueron presentados en diagramas de caja. Para analizar las interacciones de los rasgos funcionales y sus atributos se utilizó ANOVA de dos vías con su posterior prueba de Tukey corregida. Los datos fueron analizados con PAST (Hammer et al, 2001). El tamaño del efecto de ANOVA utilizado fue η^2 cuadrado y se determinó como el cociente de la división entre la suma de cuadrados entre grupos con la suma de cuadrados total. Para la ANOVA de dos vías, se consideró

como el cociente de la división de la suma de cuadrados del factor o interacción con la suma de cuadrados del mismo factor o interacción con la suma de cuadrados dentro del grupo.

Tabla 1. Lista de bases de datos y literatura para construcción de base de datos

Referencias de literatura y bases de datos

- Australian Government, Weeds in Australia
 - Kühn I, Durka W & Klotz S. 2004. BioFlora new plant-trait database as a tool for plant invasión ecology
 - California Invasive Plant Council – Cal-IPC
 - Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe – DAISIE
 - Germplasm Resources Information Network (GRIN)
 - Global Compendium of Weeds (GCW)
 - Holm L, Pancho JV, Herberger JP & Plucknett DL. 1991. A Geographical Atlas of World Weeds. Wiley- Interscience, New York.
 - Holm L, Plucknett DL, Pancho JV & Herberger JP. 1997. The world’s worst weeds. University Press of Hawaii
 - Matthei O. 1995. Manual de las malezas que crecen en Chile. Alfabeta Impresores, Chile
 - Red Interamericana de Información sobre Biodiversidad (IABIN). Red de Información sobre Especies Invasoras (I3N)
 - USDA, NRCS. 2010. The PLANTS Database. National Plant Data Center, Baton Rouge, LA 70874-4490 USA.
 - Weber E. 2003. Invasive plant species of the world: a reference guide to environmental weeds. CABI Publishing, UK.
 - Zuloaga F, Morrone O & Belgrano M. 2008. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Missouri Botanical Garden Press
-

RESULTADOS

1. RASGOS FUNCIONALES Y ÉXITO DE INVASIÓN

En el conjunto de áreas protegidas evaluadas en esta tesis, el tipo de dispersión, hábito de crecimiento, ciclo de vida y forma de reproducción, fueron rasgos funcionales sin efecto significativo para los valores de éxito de invasión a todas las escalas evaluadas (*i.e.*, valor de importancia a escala local; frecuencia a escala de paisaje; y rango geográfico a escala regional). En la escala local el tipo de fruto, la forma de reproducción y la estrategia de vida, fueron rasgos funcionales significativos con respecto al éxito de invasión medido como valor de importancia (Tabla 2). Tanto a escala de paisaje como a escala regional, el tipo de fruto se mostró como un rasgo funcional significativo para el éxito de invasión (Tabla 2).

Tabla 2. Rasgos funcionales significativos para el éxito de invasión en cada escala.

Escala	Rasgo funcional	F	valor de p
	Tipo de fruto	9,897	2,1E-6
Local	Forma de reproducción	1,486	0,049
	Estrategia de vida	7,071	0,0001
Paisaje	Tipo de fruto	4,334	0,006
Regional	Tipo de fruto	4,496	0,005

Se encontró que el tipo de fruto nuez agregada tuvo gran relevancia en todas las escalas de invasión, mientras que otros tipos de fruto como lomento, aquenio o cápsula no mostraron tener relación alguna. La única excepción fue en el caso de

la escala regional, en la que no se hallaron diferencias significativas entre nuez agregada y lomento (Tablas 3, 4 y 5, Figuras 1, 2 y 3).

Tabla 3. Diferencias significativas entre tipos de fruto para la escala local.

	Lomento	Cápsula	Nuez agregada	Aquenio
Lomento		0,8991	0,000513*	0,9675
Cápsula	0,9826		4,793E-05*	0,9927
Nuez agregada	5,575	6,357		6,882E-05*
Aquenio	0,6518	0,3888	6,243	

Valores de Q de Tukey's bajo la diagonal, los valores de p están sobre ella. Los valores significativos denotados con un asterisco

Tabla 4. Diferencias significativas entre tipos de frutos para la escala de paisaje

	Lomento	Cápsula	Nuez agregada	Aquenio
Lomento		0,9618	0,04938*	0,9903
Cápsula	0,6891		0,02033*	0,9962
Nuez agregada	3,703	4,173		0,02116*
Aquenio	0,4278	0,3123	4,153	

Valores de Q de Tukey's bajo la diagonal, los valores de p están sobre ella. Los valores significativos denotados con un asterisco.

Tabla 5. Diferencias significativas entre tipos de frutos para la escala regional

	Lomento	Cápsula	Nuez agregada	Aquenio
Lomento		0,9917	0,06801	0,9999
Cápsula	0,4062		0,01582*	0,9908
Nuez agregada	3,519	4,298		0,01358*
Aquenio	0,07747	0,4211	4,372	

Valores de Q de Tukey's bajo la diagonal, los valores de p están sobre ella. Los valores significativos denotados con un asterisco.

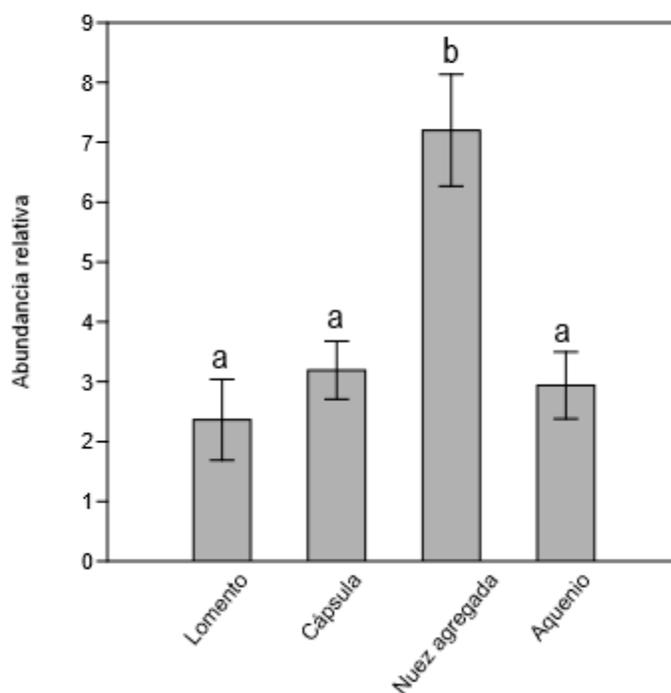


Fig. 1. Valores promedio \pm ES (error estándar) de la abundancia relativa de cada grupo de rasgos funcionales relacionados con tipo de fruto a escala local. Las diferencias significativas entre grupos se muestran como diferencia en las letras de cada atributo, de tal forma que no existen diferencias entre los atributos a, pero sí existen diferencias entre los atributos a y el atributo b.

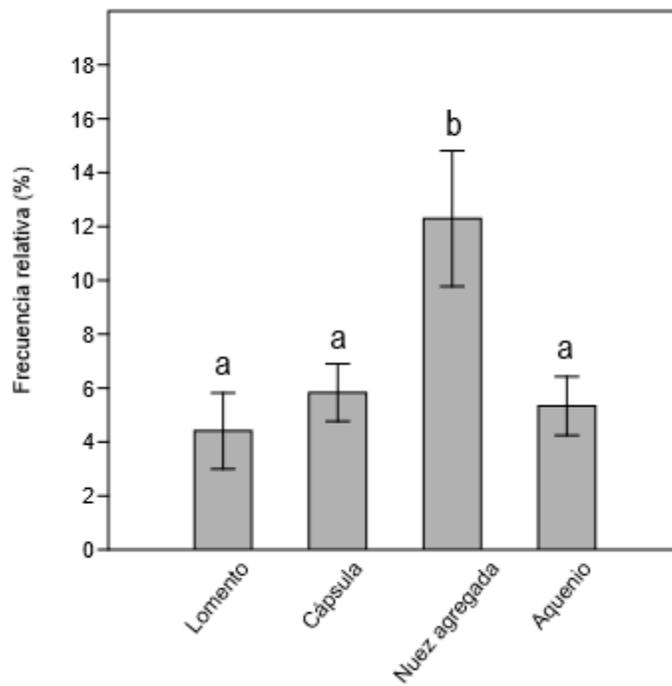


Fig. 2. Valores promedio \pm ES de la frecuencia de cada grupo de rasgos funcionales relacionados al tipo de fruto a escala de paisaje. Las diferencias significativas entre grupos se muestran como diferencia en las letras de cada atributo.

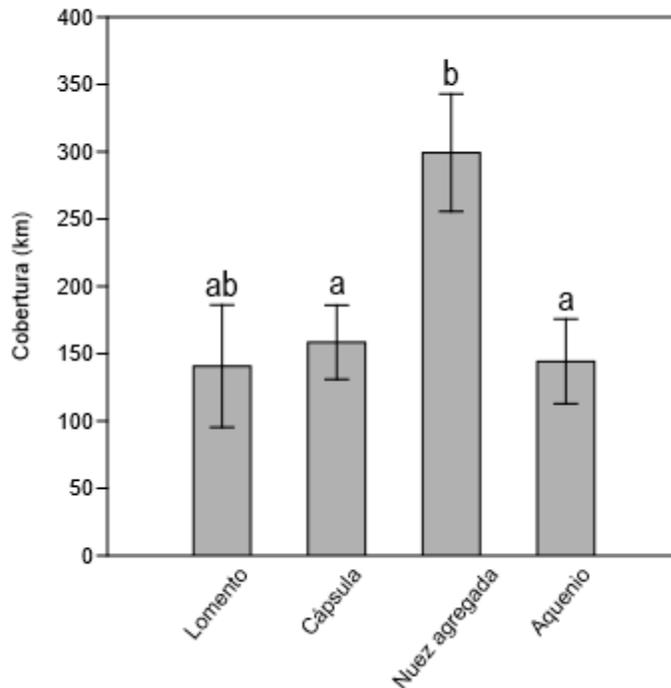


Fig. 3. Valores promedio \pm ES de la cobertura de cada grupo de rasgos funcionales relacionados al tipo de fruto y a escala regional. Las diferencias significativas entre grupos se muestran como diferencia en las letras de cada atributo. Cuando dos o más letras aparecen sobre el atributo, quiere decir que ese atributo no presenta diferencias significativas con ninguno de los atributos que presenten las letras que posee.

Con respecto al éxito de invasión a nivel de paisaje medido como la frecuencia relativa, se encontró que las primeras seis especies más frecuentes (*Rumex acetosella*, *Hypochaeris radicata*, *Vulpia myuros*, *Rosa rubiginosa*, *Aira caryophyllea* y *Lactuca virosa*) fueron todas especies con frutos nuez agregada. La capacidad de las especies invasoras de reproducirse de manera vegetativa fue significativa para el éxito de invasión a escala de paisaje (Tabla 2 y Figura 4), permitiendo a las especies con la presencia de esta característica, mostrarse con mayor frecuencia relativa frente a otras especies que no la poseen. No se encontraron más relaciones significativas con otros rasgos funcionales, a ninguna escala, más que los dichos

anteriormente con relación a las especies invasoras estudiadas con la capacidad de reproducirse de manera vegetativa.

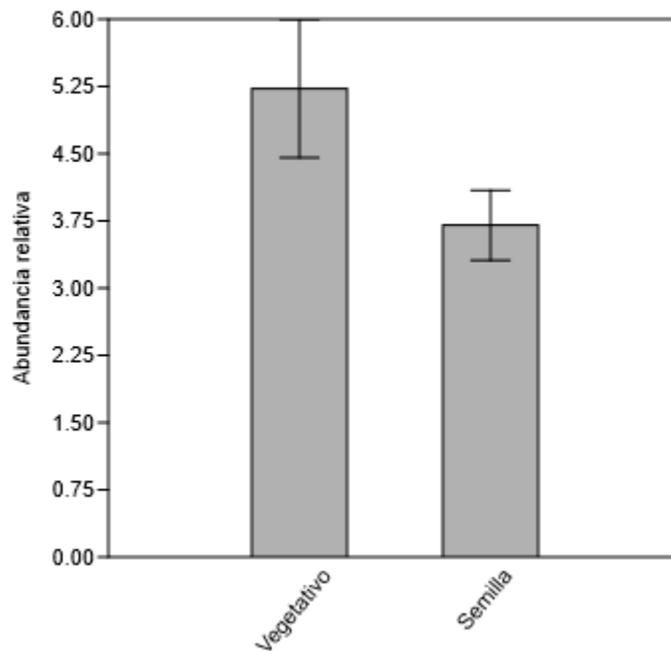


Fig. 4. Valores promedio \pm ES de la abundancia relativa de cada grupo de rasgos funcionales relacionados a la forma de reproducción a escala local.

Las especies cuyas estrategias de vida fueron intermedias entre las ruderales y tolerantes al estrés, así como aquellas que además de esto, fueron intermedias con las de estrategia competidora, mostraron diferencias significativas entre grupos (Tabla 6).

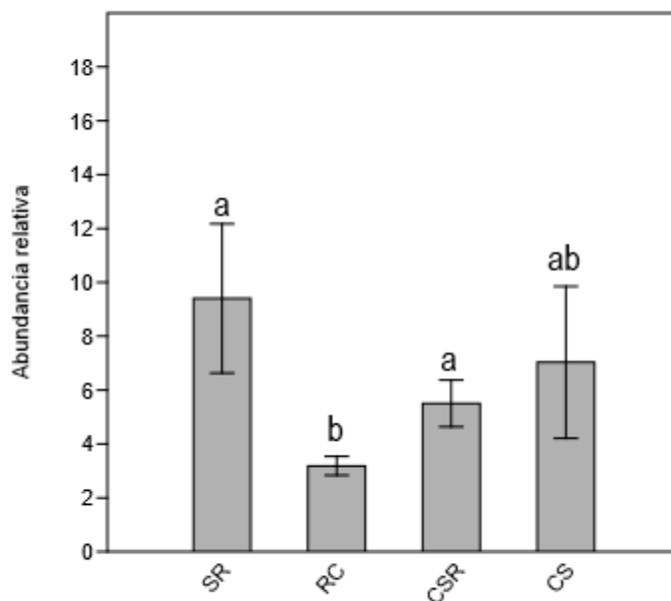


Fig. 3. Valores promedio \pm ES de la abundancia relativa de cada grupo de rasgos funcionales relacionados a la estrategia de vida a escala local. Las diferencias significativas entre grupos se muestran como diferencia en las letras de cada atributo.

Tabla 6. Diferencias significativas entre estrategias de vida para la escala local

	SR	RC	CSR	CS
SR		0,001145*	0,1202	0,803
RC	5,286		0,02926*	0,2667
CSR	3,132	3,918		0,8988
CS	1,278	2,568	0,9838	

Valores de Q de Tukey's bajo la diagonal, los valores de p están sobre ella. Los valores significativos denotados con un asterisco

2. ÉXITO DE INVASIÓN; FAMILIAS Y ESPECIES RELEVANTES

No se encontraron diferencias en la abundancia a escala local ($F=1.311$ y $p=0.1633$), ni de paisaje ($F=1.592$ y $p=0.2084$) ni de rango latitudinal ($F=0.4054$ y $p=0.9144$), entre las familias de plantas introducidas consideradas en este estudio.

Existe una especie con mayor abundancia relativa de manera significativa dentro del grupo de las especies con fruto nuez agregada ($F= 2,986$ y $p=9,425E-06$) con respecto a las otras especies invasoras con fruto nuez agregada: *Rumex acetosella* (abundancia relativa media de 28,2). Dentro de las especies con estrategia de vida CSR o SR se encontró que *Hypochaeris radicata* (abundancia relativa media de 23,3) y *Rumex acetosella* (abundancia relativa media de 28,2) fueron significativamente ($F=3,566$ y $p=8,678E-08$) mejores explicando la abundancia relativa que el resto de las especies con estrategias CSR o SR. Para el tipo de reproducción vegetativa ninguna especie destacó por sobre el resto en abundancia. Cuando no se consideraron los datos de *Rumex acetosella* en el análisis de varianzas del rasgo funcional, este siguió mostrando diferencias significativas ($F=7,221$ y $p=8,891E-05$). Cuando ni *Rumex acetosella* ni *Hypochaeris radicata* fueron consideradas en el análisis de varianzas de las estrategias de vida, este análisis siguió mostrando diferencias significativas entre las medias de los grupos ($F=6,69$ y $p=0,00018$); sin embargo, las especies CSR dejaron de mostrarse significativas con respecto a RC, quedando solo SR como el atributo que explica de mejor forma la abundancia local.

Tabla 7. Riqueza de especies invasoras encontradas en las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile clasificadas por familias.

Familia	Riqueza de especies
Asteraceae	21
Caryophyllaceae	6
Chenopodiaceae	1
Fabaceae	13
Polygonaceae	4
Pinaceae	2
Poaceae	23
Apiaceae	5
Boraginaceae	1
Brassicaceae	2
Convolvulaceae	1
Euphorbiaceae	1
Geraniaceae	4
Hypericaceae	1
Lamiaceae	2
Linaceae	1
Malvaceae	1
Oleaceae	1
Plantaginaceae	1
Rosaceae	6
Scrophulariaceae	6

3. INTERACCIÓN ENTRE RASGOS FUNCIONALES PARA EL ÉXITO DE INVASIÓN

Para la escala regional ninguna interacción entre los rasgos funcionales estudiados fue significativa (Tabla 8). Para la escala de paisaje la interacción significativa fue entre el tipo de fruto y la estrategia de vida (Tabla 9). Para la interacción del tipo de fruto y la estrategia de vida a escala local (Fig. 5, tabla 9), se observa que cuando las especies con tipo de fruta aquenio y cápsula presentan los rasgos CSR y SR, estos se relacionan significativamente con el éxito de invasión en comparación a cuando estos rasgos (CSR y SR) se presentan en especies con frutos nuez agregada. Se muestra también que cuando una especie posee frutos nuez agregada y también la estrategia de vida CSR o SR, son significativamente mayores

en abundancia relativa que las especies con frutos nuez agregada que tienen la estrategia de vida RC.

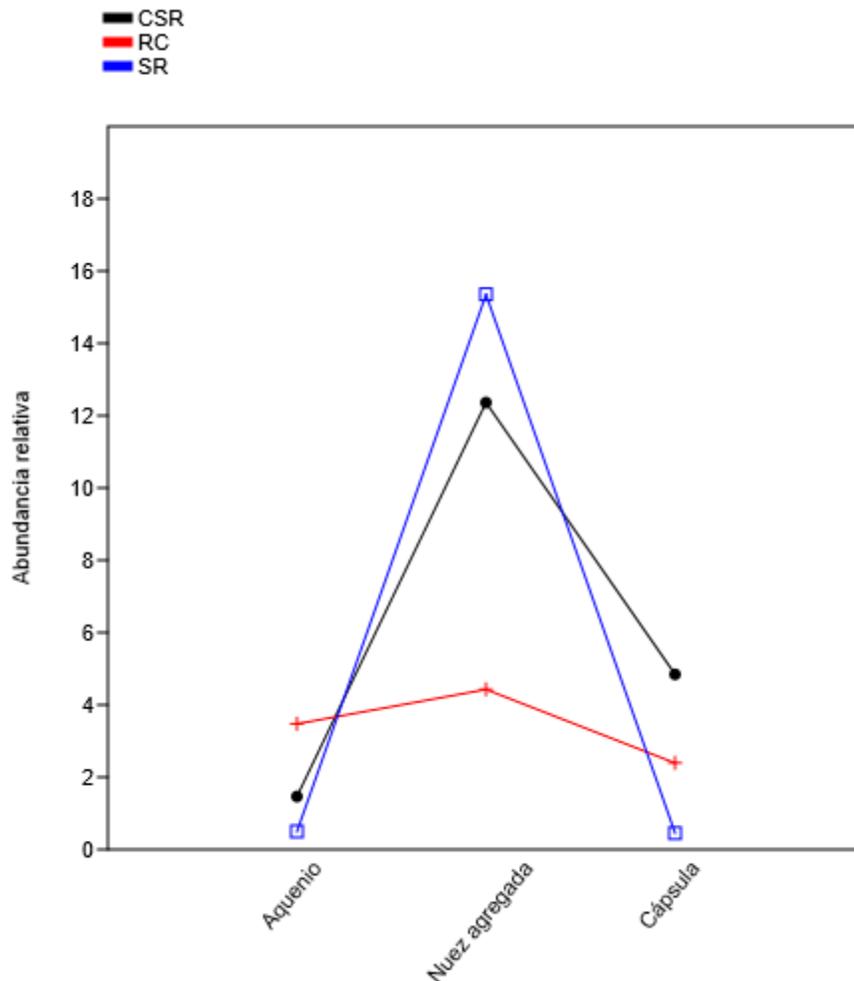


Fig. 5. Interacciones entre tipos de frutos y estrategia de vida para explicar la abundancia relativa a escala local.

La interacción entre ciclo de vida y estrategia de vida fue significativa (Fig. 6, Tabla 9) y muestra que las especies que presentan ciclo de vida perenne y a su vez estrategia de vida CSR, son significativamente más abundantes que las especies anuales con estrategia CSR. Las especies perennes con estrategia de vida CSR mostraron mayor abundancia relativa en comparación con las especies perennes con estrategia de vida RC.

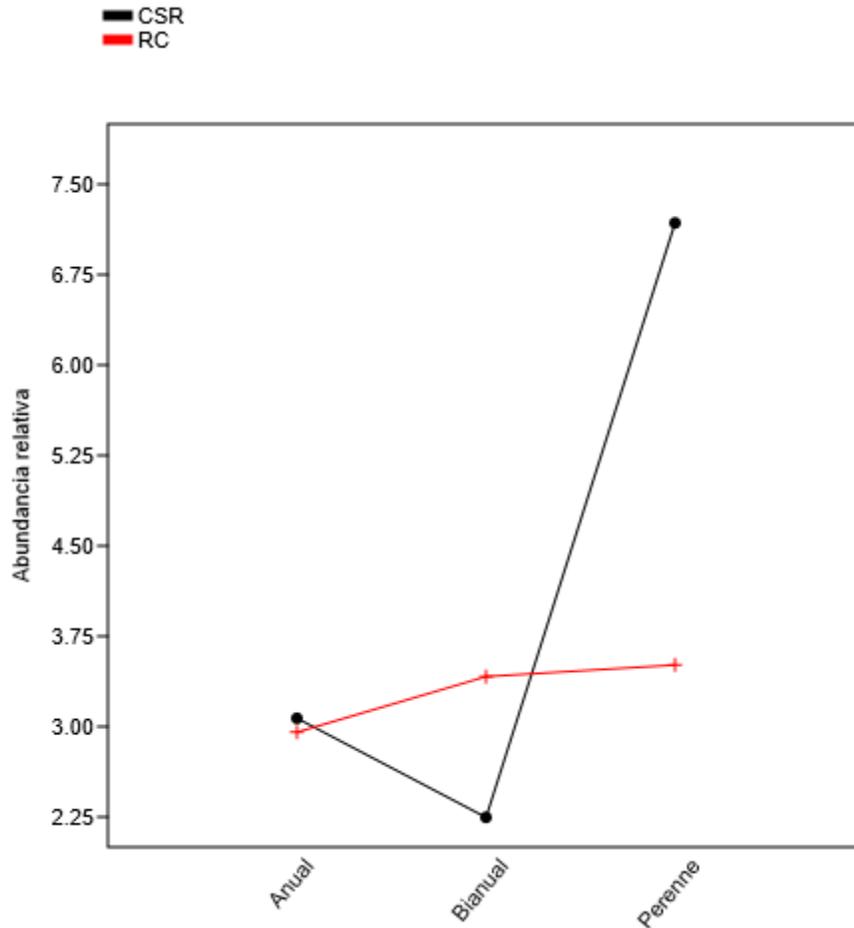


Fig. 6. Interacciones entre ciclos de vida y estrategias de vida para explicar la abundancia relativa.

Las especies con la capacidad de reproducirse vegetativamente y que tienen una estrategia de vida CSR fueron significativamente más exitosas localmente que las especies con esta misma capacidad vegetativa y que tienen una estrategia de vida RC (Fig.7, Tabla 9). Las especies con la capacidad de reproducirse de manera vegetativa fueron más abundantes relativamente que las especies que no tienen la posibilidad de reproducirse vegetativamente y que sí tienen una estrategia de vida CSR. Es importante destacar que cuando se evaluó el ciclo de vida en conjunto a la estrategia de vida en la ANOVA de dos vías, se obtuvo significancia en este grupo; mientras que para la ANOVA de una vía no se encontró que fuera un rasgo importante.

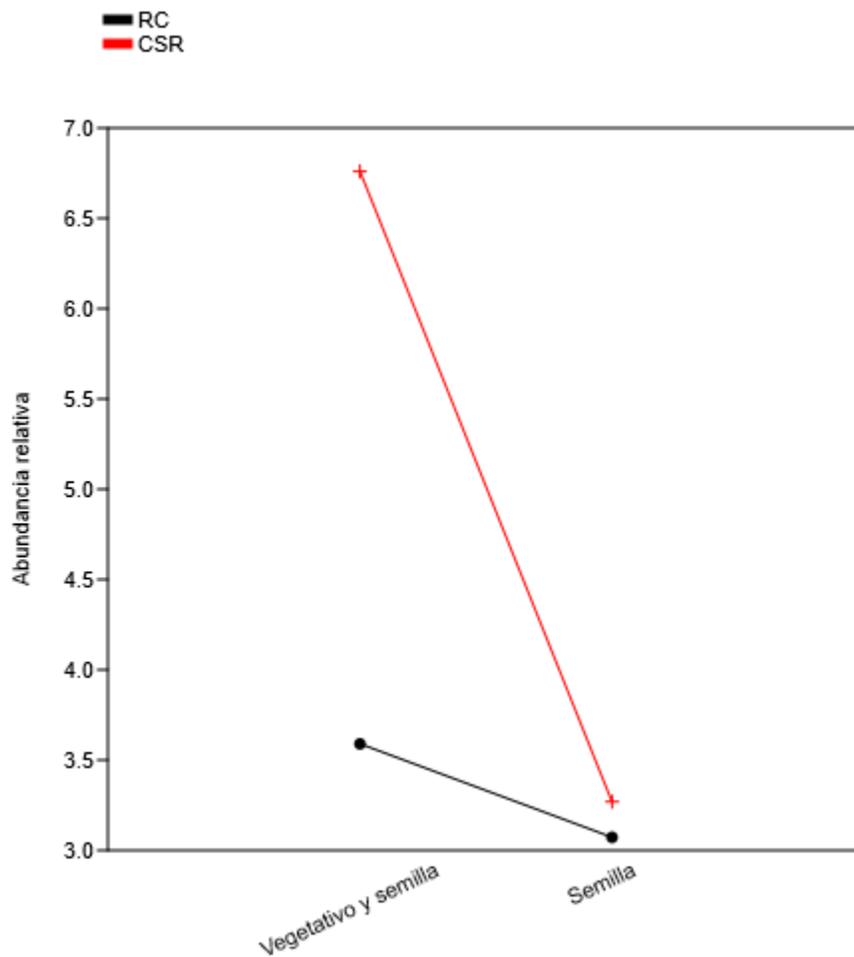


Fig. 7. Interacciones entre forma de reproducción y estrategias de vida para explicar la abundancia relativa.

Las especies cuya dispersión es anemócora son significativamente más exitosas a escala local cuando presentan la capacidad de reproducirse de forma vegetativa en comparación a cuando sólo tienen la posibilidad de hacerlo por semillas (Fig. 8, Tabla 9).

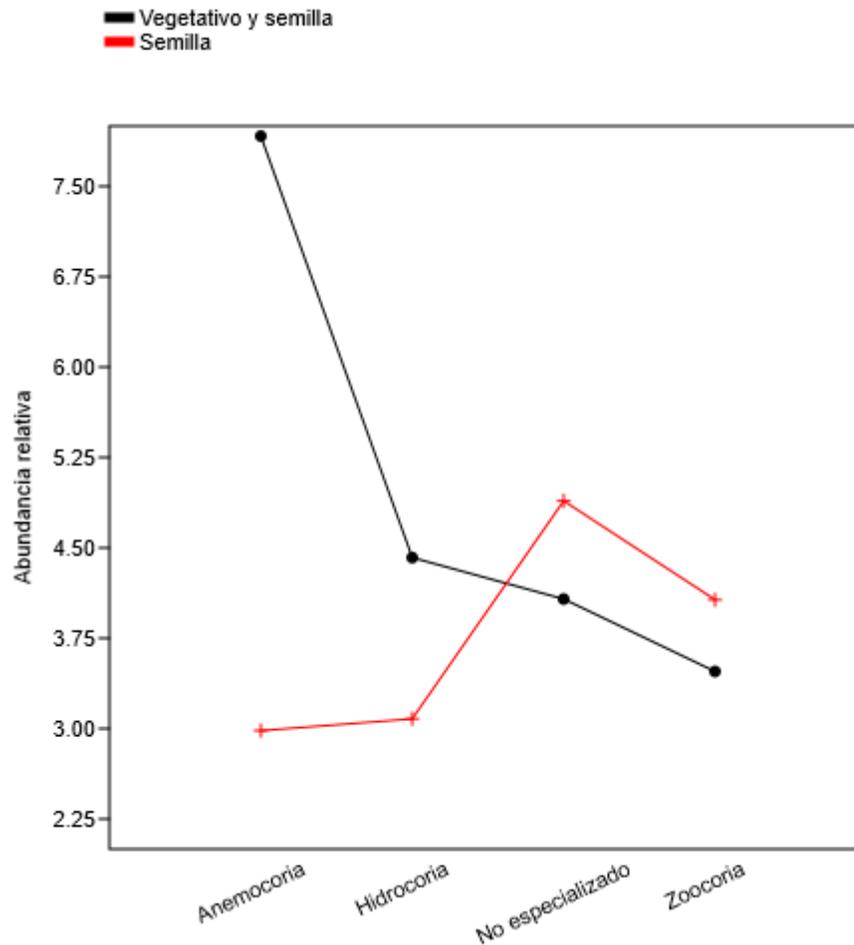


Fig. 8. Interacciones entre forma de reproducción y tipo de dispersión para explicar la abundancia relativa.

Las especies anemócoras, cuando están acompañadas de una estrategia de vida CSR, son significativamente más exitosas localmente que las especies anemócoras con estrategia RC (Fig. 9, Tabla 9). Las especies anemócoras con estrategia de vida CSR fueron también significativamente más abundantes que las especies hidrocoras, de dispersión no especializada y zoocoras que tienen estrategia de vida CSR.

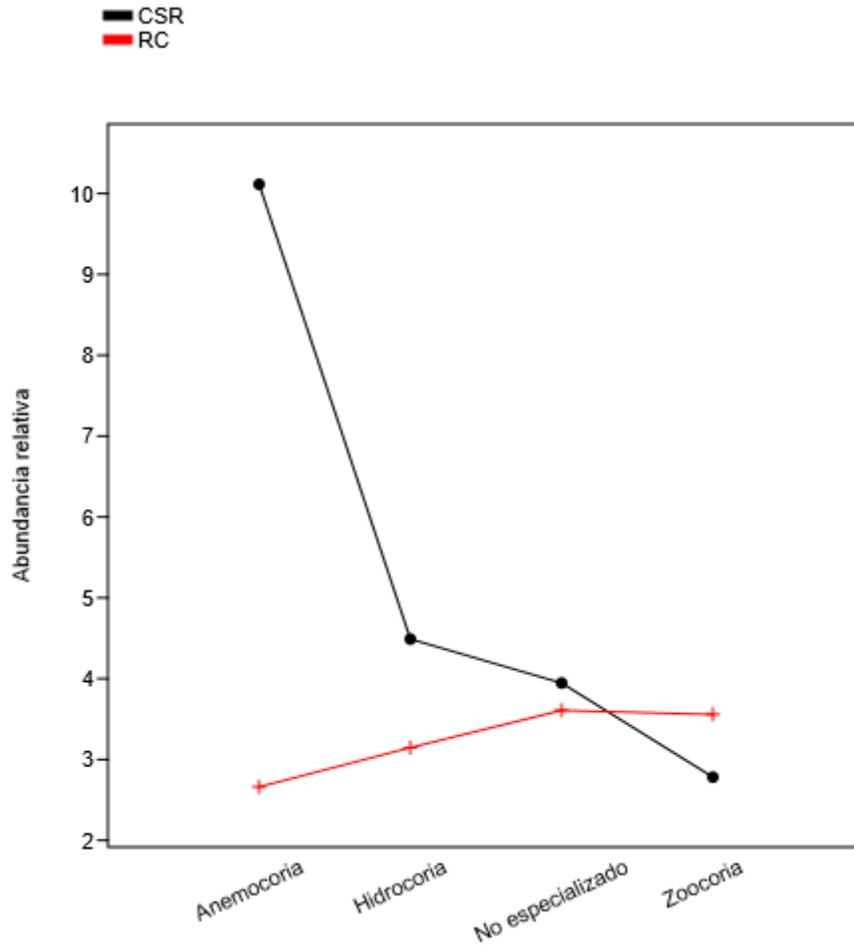


Fig. 9. Interacciones entre tipo de dispersión y estrategia de vida para explicar la abundancia relativa.

Las especies con frutos nuez agregada y con una estrategia de vida CSR fueron significativamente más exitosas a nivel de paisaje (Fig. 10, Tabla 9), teniendo una frecuencia relativa mayor a las especies con frutos aquenio con estrategia de vida CSR e incluso a especies de nuez agregada con estrategia de vida RC.

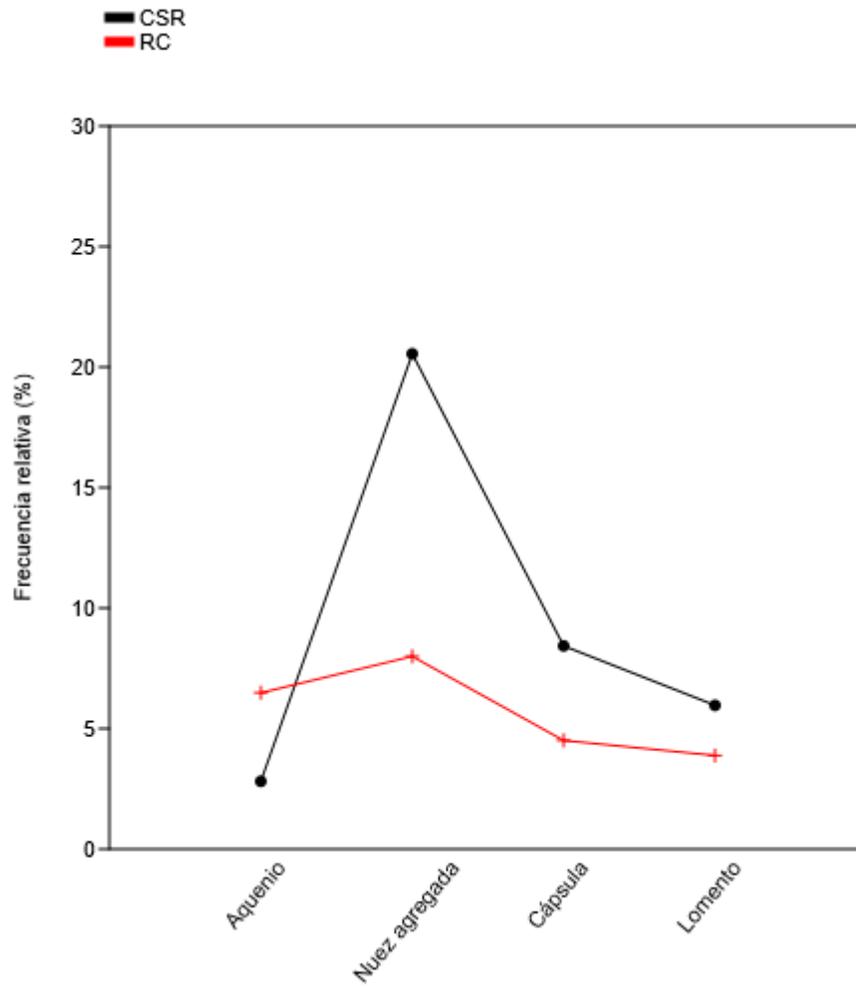


Fig. 10. Interacciones entre tipo de fruto y estrategia de vida para explicar la frecuencia relativa.

Tabla 8. Interacciones y su significancia.

Escala	Interacción	F	p interacción	Rasgo	Rasgo	Q	p
Local	Tipo de fruto y Estrategia	7,813	3,83E-06	Aquenio-CSR	Nuez agregada-CSR	7,844	9,07E-07
				Aquenios-SR	Nuez agregada-SR	5,53	0,00197
				Nuez agregada-CSR	Nuez agregada-RC	7,429	4,31E-06
				Nuez agregada-CSR	Cápsula-CSR	5,765	0,00101
				Nuez agregada-RC	Nuez agregada-SR	8,6	4,46E-08
				Nuez agregada-SR	Cápsula-SR	5,547	0,00188
	Ciclo de vida y Estrategia	3,081	0,04658	Anual-CSR	Perenne-CSR	4,191	0,0261
				Perenne-CSR	Perenne-RC	4,729	0,00776
	Tipo de reproducción y Estrategia	5,026	0,02531	Vegetativo y semilla-RC	Vegetativo y semilla-CSR	3,727	0,02335
				Vegetativo y semilla-CSR	Semilla-CSR	3,613	0,02919
	Tipo de reproducción y Dispersión	3,387	0,01776	Anemocoria-Vegetativo y semilla	Anemocoria-Semilla	5,311	0,00256
	Dispersión x Estrategia	6,286	0,0003296	Anemocoria-CSR	Anemocoria-RC	7,994	3,52E-07
				Anemocoria-CSR	Hidrocoria-CSR	4,119	0,04289
				Anemocoria-CSR	No especializado-CSR	4,914	0,00718

				Anemocoria- CSR	Zoocoria-CSR	5,62	0,0011 0
Paisaje	Tipo de fruto y Estrategia	3,31 8	0,02358	Aquenio-CSR	Nuez agregada-CSR	5,656	0,0017 9
				Nuez agregada- CSR	Nuez agregada- RC	5,204	0,00525

4. TAMAÑO DE LOS EFECTOS DE LOS RASGOS FUNCIONALES

La magnitud de los rasgos evaluados alcanzó un máximo de poder explicativo de la variabilidad del éxito de invasión de un 11,9%. Para la escala de paisaje el mayor tamaño de efecto lo alcanzó el tipo de fruto con un 11,6%. Para la escala local, la estrategia de vida y el tipo de fruto como interacción fueron el valor más alto con un 4,8% (Tabla 10).

Tabla 9. Tamaño de los efectos para los rasgos funcionales que afectan el éxito de invasión de las especies

Rasgo funcional	Escala	Valor eta cuadrado
Tipo de fruto	Regional	0,11989
Tipo de fruto	Paisaje	0,11608
Tipo de fruto y Estrategia de vida (Interacción)	Paisaje	0,10265
Tipo de fruto y Estrategia de vida (Tipo de fruto)	Paisaje	0,09843
Tipo de fruto y Estrategia de vida (Interacción)	Local	0,04896
Tipo de fruto y Estrategia de vida (Tipo de fruto)	Local	0,04558
Tipo de fruto y Estrategia de vida (Estrategia de vida)	Local	0,03119
Tipo de fruto	Local	0,03
Estrategia de vida	Local	0,02873
Tipo de dispersión y Estrategia de vida (Interacción)	Local	0,0279
Tipo de dispersión y Tipo de reproducción (Interacción)	Local	0,01405
Tipo de dispersión y Estrategia de vida (Estrategia de vida)	Local	0,01366
Ciclo de vida y Estrategia de vida (Estrategia de vida)	Local	0,01345
Tipo de reproducción y Estrategia de vida (Estrategia de vida)	Local	0,01338
Tipo de reproducción y Estrategia de vida (Tipo de reproducción)	Local	0,01258
Ciclo de vida y Estrategia de vida (Ciclo de vida)	Local	0,01163
Ciclo de vida y Estrategia de vida (Interacción)	Local	0,00926
Tipo de reproducción y Estrategia de vida (Interacción)	Local	0,00754
Tipo de dispersión y Tipo de reproducción (Tipo de reproducción)	Local	0,00539
Tipo de reproducción	Local	0,00528

DISCUSIÓN

El éxito de invasión local no estuvo relacionado con las familias a la que pertenecían las especies invasoras. No existe, por tanto, una familia de especies invasoras que tenga más abundancia relativa que otras para las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile, aun cuando si existe un patrón marcado de mayor aporte en número

de especies introducidas de las familias Asteracea, Poacea y Fabacea, las cuales han sido descritas como las que mayor cantidad de especies invasoras presentan en Chile (Fuentes et al. 2013) y en el mundo (Pysek 1998).

En la escala local, la reproducción vegetativa, el tipo de fruto nuez agregada y las estrategias de vida RS y CSR fueron atributos con significativa importancia para determinar el éxito de invasión medido como abundancia relativa. Es decir, la probabilidad de encontrar una especie abundante en las áreas protegidas del centro sur de Chile que tenga estos atributos es mayor que a cualquier otro atributo por separado. A escala de paisaje y regional solo se presentó el atributo de fruto nuez agregada como la característica que por sí sola se relacionaba significativamente con el éxito de invasión. Esto quiere decir que a pesar de que para algunos contextos estos rasgos tengan una influencia (Kolar & Lodge 2001, Pyšek & Richardson 2007, Arianoutsou 2010, Thomas et al 2012, Green 2016) ni el tipo de dispersión, ni el hábito de crecimiento, ni el ciclo de vida, ni la forma de reproducción, ni la estrategia de vida son capaces de determinar si una especie tendrá más éxito en frecuencia relativa y en cobertura que otras especies para las áreas protegidas estudiadas.

Los rasgos funcionales de tipo de dispersión y ciclo de vida no mostraron tener relevancia para el éxito de invasión a ninguna escala. Sin embargo, cuando estos rasgos funcionales interactuaron con la estrategia de vida CSR emergió en las especies con estas combinaciones éxito de invasión local significativo. De la misma forma, el éxito de invasión se relaciona con las especies con tipo de fruto nuez agregada y con estrategias de vida CSR y SR en la escala local y con la estrategia CSR a escala de paisaje. Esto puede dar indicios de que al unir atributos específicos de distintos rasgos funcionales puede crear interacciones que tengan efecto sobre las invasiones biológicas, por lo que entender qué interacciones son relevantes para el éxito de invasión de especies puede dar pistas de los patrones que subyacen el proceso de invasión.

Se halló una interacción que se escapó de la tónica “tipo de fruto-estrategia de vida”, y esa fue la interacción entre la reproducción vegetativa y la dispersión anemócora. Se encontró que las especies anemócoras y con capacidad de reproducirse de

forma vegetativa, fueron notoriamente más abundantes de manera relativa que las especies anemócoras sin el atributo funcional de reproducción vegetativa. Esto muestra la importancia de entender el proceso de dispersión de diásporas aéreas (sensu van der Pijl 1982) en el contexto de las áreas protegidas del centro sur de Chile, ya que, si existe un efecto significativo entre esta interacción de rasgos funcionales y el éxito de invasión, es porque los ecosistemas favorecen de alguna forma a estas especies (Howe & Smallwood 1982). Se conoce poco acerca de esta forma de reproducción, por lo que evaluar su importancia en las áreas protegidas del centro sur de Chile podría dar pistas importantes de los patrones que subyacen la invasión de especies (Zona & Howard 2022).

Se encontró un patrón de importancia en los atributos funcionales de fruto nuez agregada y los atributos CSR y SR. Cuando estos atributos estuvieron presentes en las especies se logró relacionar en gran parte con el éxito de la invasión de las especies, este resultado concuerda con estudios que muestran la importancia de estos dos rasgos en el proceso de invasión (Aronson et al 2007, Vicente et al 2013). El tipo de fruto nuez agregada es el rasgo funcional que en base a nuestros resultados debería considerarse como parte de un “síndrome de invasión”, sin embargo, no consideramos que otro atributo de los evaluados pueda entrar dentro de la categoría, debido al poco poder explicativo que presentaron.

Para comprender como los rasgos funcionales afectan al éxito de invasión en las áreas protegidas de la zona centro-sur de Chile es importante no solo saber cuáles rasgos son los que interactúan con el éxito, sino que también entender cuáles de estos rasgos tienen una significancia en cuanto a la magnitud de su efecto. Los mayores tamaños de efecto se observaron tanto en la escala regional como en la escala de paisaje y fueron correspondientes al tipo de fruto. Es decir, el tipo de fruto nuez agregada fue, de los rasgos evaluados, el factor más determinante a la hora de explicar el éxito de invasión medido como frecuencia relativa, de la misma forma que se puede afirmar que el tipo de fruto nuez agregada fue el más relevante con respecto a la cobertura (no mostró ser significativamente diferente a lomento, por lo que con respecto a este atributo no se puede afirmar exactamente que nuez agregada fue mejor explicando el éxito de invasión). El tipo de fruto nuez agregada cuando interactuó con la estrategia de vida se consagró como el factor más

influyente para explicar el éxito de invasión medido como abundancia relativa, sin embargo, la significancia de las interacciones fue solo de Aquenio-CSR con Nuez agregada-CSR y de Nuez agregada-CSR con Nuez agregada-RC; lo que quiere decir que ni cápsula ni lomento, en ninguna de sus interacciones con nuez agregada y la estrategia de vida CSR fueron significativamente distintas entre sí, por lo que no se puede decir que Nuez agregada-CSR fue con diferencia mejor que el resto de combinaciones como Aquenio-RC, Capsula-CSR y RC y Lomento CSR y RC.

Se puede concluir que ni el tipo de dispersión, ni el hábito de crecimiento, ni el ciclo de vida, ni la forma de reproducción fueron relevantes para explicar la cobertura longitudinal y la frecuencia relativa de las especies invasoras de las áreas protegidas de la zona centro-sur de Chile. Con respecto a las estrategias de vida, esta tampoco tiene relevancia en la cobertura, es por esto por lo que se abre la discusión sobre si puede tener relevancia en interacción con el tipo de fruto nuez agregada. A escala local es donde menos poder explicativo se encontró por parte de los rasgos funcionales evaluados, en donde el mayor valor de eta cuadrado encontrado fue para la interacción entre el tipo de fruto y la estrategia de vida con un 0,048 (o un 4,8% de poder explicativo o tamaño de efecto) seguido por el tipo de fruto en solitario que obtuvo un 4,5% de tamaño de efecto.

Es importante destacar que para realizar un análisis equilibrado de ANOVA de dos vías para el tipo de fruto y la estrategia de vida en la escala local, se tuvo que eliminar de los datos todas las especies con el atributo de tipo de fruto lomento, ya que no existían combinaciones de este tipo de fruto con los atributos de estrategia de vida, de la misma forma se eliminaron las especies de los datos que tenían la estrategia de vida CS, ya que no tenía todas las combinaciones con los tipos de fruto aquenio, nuez agregada y cápsula. De una forma similar, se realizó este procedimiento para buscar la significancia y el tamaño del efecto que tienen el tipo de fruto con el tipo de dispersión, la reproducción con el tipo de estrategia de vida y el ciclo de vida con la estrategia de vida. Este proceso de eliminar los datos tiene por consecuencia una pérdida de valor estadístico en el análisis, de tal forma que por ejemplo el tamaño del efecto del tipo de fruto nuez agregada aumenta de un 3% a un 4,5% en este proceso, generando incertidumbre sobre la validez de esta conclusión. Por ello consideramos que los resultados de los efectos de las

interacciones entre los rasgos funcionales evaluados son discutibles y de ninguna forma una conclusión certera, a excepción del resultado de tipo de reproducción y tipo de dispersión.

Para la escala local se obtuvo que el mayor poder explicativo lo tuvo el tipo de fruto nuez agregada con un 3%, valor 4 veces más pequeño que el de las otras escalas. Este resultado puede mostrar que el tipo de fruto nuez agregada puede tener más influencia en la frecuencia y cobertura de las especies invasoras, que en la abundancia. El resto de las interacciones que fueron modificadas para poder realizar el análisis, y que por tanto pierden poder estadístico y validez, fueron de todos modos siempre menor al 2%, por lo que se considera que su efecto es pequeño y susceptible al error. Para la interacción entre el tipo de dispersión y el tipo de reproducción, en donde no se realizó el proceso de modificación de datos, se obtiene que el tamaño del efecto es pequeño, en torno a un 0,5%. De la misma forma, el tamaño del efecto de la reproducción vegetativa sobre la abundancia relativa de las especies invasoras es del 0,5%, esto quiere decir que a pesar de que estos rasgos influyan en la capacidad de las especies de ser más abundantes, no son tan relevantes como por ejemplo el tipo de fruto.

De esta discusión se desprende que el rasgo funcional de tipo de fruto, y más específicamente el tipo de fruto nuez agregada, es el atributo de todos los rasgos evaluados con mayor importancia para todas las escalas. Existe seguridad del efecto del tipo de fruto nuez agregada para el éxito de las especies invasoras en su proceso de invasión en las áreas del centro-sur de Chile, sin embargo, no existe una idea contundente que explique el porqué de este motivo en el contexto del estudio. La relación entre el éxito de invasión de especies y el tipo de fruto nuez agregada en áreas protegidas del centro sur de Chile puede estar vinculada con otros rasgos funcionales como el tipo de dispersión, ya que este tipo de fruto es resistente y puede ser transportado a largas distancias (Baskin & Baskin 1998, Aronson et al 2007), sin embargo, no se encontró una relación significativa en la interacción de estos atributos. De igual forma, es posible relacionarlo con el hecho de que este tipo de fruto produce una mayor cantidad de semillas por unidad de fruto que otras especies, acogiéndose a la hipótesis de presión de propágulo (Lonsdale 1999, Myers & Bazely 2003, Aronson et al 2007, Catford et al 2009).

Estudiar como el tipo de fruto agregado e indehisciente puede tener relevancia para ser más abundante, frecuente y extenso territorialmente, puede ser de vital importancia para entender un porcentaje considerable del éxito de invasión de las especies en las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile.

Es importante entender las limitaciones del estudio. Este estudio está basado en una toma de datos y estos datos se ven limitados a explicar espacialmente lo que ocurría en el momento de la toma de datos. Es decir, los resultados y las conclusiones obtenidos responden al momento exacto en que estos datos fueron muestreados. Los ecosistemas cambian y se modifican constantemente (Holling 1973), por lo que entender como de importantes son en el momento de la toma de datos los rasgos funcionales, no significa que siempre serán rasgos importantes. De la misma forma, rasgos funcionales que no fueron significativos, pudieron serlos en un tiempo diferente. Este estudio además discretiza el continuo del espacio, tomando algunas áreas protegidas que puedan representar el conjunto de áreas completo; esto significa que estos datos son extrapolables siempre y cuando los lugares muestreados lo sean al conjunto. Es por estas limitaciones que se incitamos a la investigación de estos rasgos funcionales a través del tiempo, para poder comparar tanto espacialmente como temporalmente sus influencias.

CONCLUSIÓN

Se logró identificar a distintas escalas espaciales la magnitud de la relevancia en el éxito de invasión de distintos rasgos funcionales para las especies invasoras de las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile, identificando cuales de estos son rasgos relevantes para el éxito de invasión en cada escala y cuáles de estos, que fueron relevantes, tienen un tamaño de efecto importante con respecto al éxito de invasión. Con respecto a nuestras hipótesis, todas ellas se cumplieron parcialmente, encontrando que el tipo de fruto, la reproducción vegetativa, el tipo de dispersión y la estrategia de vida fueron relevantes para el éxito de invasión. Los resultados de este estudio significan un aporte para el entendimiento de cuales son aquellos rasgos que influyen en la invasión de las especies. Se recomienda considerar al tipo de fruto y especialmente al atributo nuez agregada como un factor que permita monitorear a las especies potencialmente invasoras, con el propósito de prevenir posibles invasiones de estas mismas a las áreas protegidas de la zona centro sur de Chile. De la misma forma, considerar otros rasgos y sus interacciones como la estrategia de vida o el tipo de reproducción.

REFERENCIAS

- Arianoutsou, M., Bazos, I., Delipetrou, P., Kokkoris, Y. (2010). The alien flora of Greece: taxonomy, life traits and habitat preferences. *Biological Invasions* 12, 3525-3549.
- Armesto, J.J., Rozzi, R., Smith-Ramirez, C., Arroyo, M.T.K. (1998). Conservation targets in South American temperate forests. *Science* 282(5392), 1271-1280.
- Aronson, M. F., Handel, S. N., & Clemants, S. E. (2007). Fruit type, life form and origin determine the success of woody plant invaders in an urban landscape. *Biological Invasions* 9(4): 465-475.
- Arroyo, M.T.K., Cavieres, L., Marticorena, C. Muñoz-Schick, M. 1995. Convergence in the Mediterranean floras in central Chile and California: insights from comparative biogeography. En: M.T.K. Arroyo, P.H. Zedler & M.D. Fox (eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia*, pp. 43-88. Springer-Verlag, New York.
- Arroyo, M.T.K., Marticorena, C., Matthei, O. Cavieres, L. 2000. Plant invasions in Chile: Present patterns and future predictions. En: H.A. Mooney & R.J. Hobbs (eds.), *Invasive Species in a Changing World*, pp. 385-421. Island Press, USA.
- Arroyo, M.T.K., Riveros, M., Peñaloza, A., Cavieres, L. Faggi, A.M. 1995. Phytogeographic relationships and regional richness patterns of the cool temperate rainforest flora of southern South America. En: R.G. Lawford, P.B. Alaback & E. Fuentes (eds.), *High-Latitude Rainforests and Associated Ecosystems of the West Coasts of the Americas. Climate, Hydrology, Ecology and Conservation*, pp. 134-172. Springer-Verlag, New York.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier, Amsterdam.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U. & Richardson, D.M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26(7): 333-339.

- Brown, J. R., Scanlan, J. C., McIvor, J. G. (1998). Competition by herbs as a limiting factor in shrub invasion in grassland: a test with different growth forms. *Journal of Vegetation Science* 9(6): 829-836.
- Carlton, J. T., Ruiz, G. M. 2005. Vector science and integrated vector management in bioinvasion ecology: conceptual frameworks. SCOPE Scientific Committee on Problems of the Environment International Council of Scientific Unions. 63, 36.
- Carvalho, G. 2009. Especies exóticas e invasiones biológicas. *Ciencia Ahora* 23(12): 15-21.
- Castro-Díez, P., Valladares, F., Alonso, A. 2004. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 13(3).
- Catford, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and distributions* 15(1): 22-40.
- Chiuffo, M. C., Moyano, J., Policelli, N., Torres, A., Vitali, A., Nuñez, M. A., Rodríguez-Cabal, M. A. 2022. Importance of invasion mechanisms varies with abiotic context and plant invader growth form. *Journal of Ecology* 110(8): 1957-1969.
- Colautti, R. I., MacIsaac, H. J. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and distributions* 10(2): 135-141.
- Cowling, R. M., Rundel P. W., Lamont, B. B., Arroyo, M. & Arianoutsou, M. 1996. Plant diversity in Mediterranean climate regions. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 362-366.
- Cuevas, A., Febrero, M., & Fraiman, R. 2004. An anova test for functional data. *Computational statistics & data analysis* 47(1): 111-122.
- D'Antonio, C. M., Mahall, B. E., 1991. Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal scrub. *American Journal of Botany* 78, 885-894.

- D'Antonio, C. M., Vitousek, P. M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual review of ecology and systematics* 23(1): 63-87.
- Dong, S. K., Wang, X. X., Liu, S. L., Li, Y. Y., Su, X. K., Wen, L., Zhu, L. 2015. Reproductive responses of alpine plants to grassland degradation and artificial restoration in the Qinghai–Tibetan Plateau. *Grass and Forage Science* 70(2): 229-238.
- FAO y MAyDS. 2021. *Especies exóticas invasoras en Argentina- Estrategia de comunicación y concientización de la Estrategia Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras*. Buenos Aires.
- Fuentes, N., Pauchard, A., Sánchez, P., Esquivel, J., Marticorena, A. 2013. A new comprehensive database of alien plant species in Chile based on herbarium records. *Biological Invasions* 15, 847-858.
- Gastwirth, J. L., Gel, Y. R., Miao, W. 2009. The impact of Levene's test of equality of variances on statistical theory and practice. *Statist. Sci* 24(3): 343-360.
- Green, A. J. 2016. The importance of waterbirds as an overlooked pathway of invasion for alien species. *Diversity and Distributions* 22(2): 239-247.
- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes* John Wiley and Sons. New York.
- Hammer, Ø., Harper, D., Ryan, P. 2001. PAST: paquete de programas de estadística paleontológica para enseñanza y análisis de datos. *Palaeontol. Electrón* 4(1): 4.
- Holland, B. S., Copenhaver, M. D. 1988. Improved Bonferroni-type multiple testing procedures. *Psychological Bulletin* 104(1), 145.
- Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics* 4(1), 1-23.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics* 13(1): 201-228.

- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist* 145(2): 163-191.
- Kanno, H., & Seiwa, K. 2004. Sexual vs. vegetative reproduction in relation to forest dynamics in the understory shrub, *Hydrangea paniculata* (Saxifragaceae). *Plant Ecology* 170, 43-53.
- Keselman, H. J., Rogan, J. C. 1977. The Tukey multiple comparison test: 1953–1976. *Psychological Bulletin* 84(5): 1050.
- Kolar, C. S., Lodge, D. M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in ecology & evolution* 16(4): 199-204.
- Kowarik, I. 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. *Plant invasions: general aspects and special problems*, 15-38.
- Kühn, I., Durka, W. & Klotz, S. 2004. BioFlor: a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 10(5/6), 363-365.
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E., Rita, J., Lambdon, P. Hulme PE. 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93: 512-520.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., Marchetti, M. P. 2013. *Invasion ecology*. John Wiley & Sons.
- Lonsdale, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522–1536.
- Matthysen, E. 2012. Multicausality of dispersal: a review. *Dispersal ecology and evolution* 27, 3-18.
- Mooney, H.A., Hobbs, R.J. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G. Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

- Myers, J. H., Bazely, D. 2003. Ecology and control of introduced plants. Cambridge University Press.
- Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313(5788): 786-788.
- Pauchard, A., Villarroel, P. 2002. Protected areas in Chile: history, current status and challenges. *Natural Areas Journal* 22, 318-330.
- Pauchard, A., Alaback, P., Edlund, E. 2003. Plant invasions in protected areas at multiple scales: *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae) in the West Yellowstone area. *Western North American Naturalist* 63, 416-428.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Urcelay, C. 2016. Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 64(8): 715-716.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Wright, I. J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89(7): 1908-1920.
- Poschlod, P., Abedi, M., Bartelheimer, M., Drobnik, J., Rosbakh, S., Saatkamp, A. 2013. Seed ecology and assembly rules in plant communities. *Vegetation ecology* 2, 164-202.
- Pyšek, P., Prach, K., Smilauer, P. 1995. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. In: *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems* (eds. Pyšek P, Prach K, Rejmánek M & Wade M), pp. 39-60. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek, P. 1998. Is there a taxonomic pattern to plant invasions?. *Oikos* 282-294.
- Pyšek, P., Hulme, P. E. 2005. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process. *Ecoscience* 12(3): 302-315.
- Pyšek, P., Richardson, D. M. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?. *Biological invasions* 97-125.

- Pyšek, P., & Richardson, D. M. 2010. Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual review of environment and resources*, 35, 25-55.
- Razali, N. M., Wah, Y. B. 2011. Power comparisons of shapiro-wilk, kolmogorov-smirnov, lilliefors and anderson-darling tests. *Journal of statistical modeling and analytics*, 2(1): 21-33.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, 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.
- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Vilà, M. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, 28(1): 58-66.
- St, L., Wold, S. 1989. Analysis of variance (ANOVA). *Chemometrics and intelligent laboratory systems*, 6(4): 259-272.
- Thomas, L. K., Tölle, L., Ziegenhagen, B., Leyer, I. 2012. Are vegetative reproduction capacities the cause of widespread invasion of Eurasian Salicaceae in Patagonian river landscapes?. *PLoS One* 7(12): e50652.
- Tomarken, A. J., Serlin, R. C. 1986. Comparison of ANOVA alternatives under variance heterogeneity and specific noncentrality structures. *Psychological Bulletin*, 99(1): 90.
- Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer-Verlag.
- Vicente, J. R., Pinto, A. T., Araujo, M. B., Verburg, P. H., Lomba, A., Randin, C. F., Honrado, J. P. 2013. Using life strategies to explore the vulnerability of ecosystem services to invasion by alien plants. *Ecosystems* 16, 678-693.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., DAISIE partners. 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(3): 135-144.

- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5): 882-892.
- Weisstein, E. W. 2004. Bonferroni correction. Mathworld. URL: <https://mathworld.wolfram.com/>.
- Wetlands International. 2012. Waterbird Population Estimates. Wetlands International. Wageningen, The Netherlands.
- Williamson, M. 1996. Biological Invasions. Chapman & Hall, London
- Zamora, R., García-Fayos, P., Gómez-Aparicio, L. (2008). Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica. In: Organismo autónomo de Parques Nacionales. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante, Vol.1, pp. 373-396. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Zona, S., Howard, C. C. (2022). Aerial vegetative diaspores of angiosperms: terminology, organography, and dispersal. *Flora* 287, 151989.