



**Universidad de Concepción  
Facultad de Ciencias Forestales  
Programa de Doctorado en Ciencias Forestales**

**MECANISMOS ECOLÓGICOS QUE DETERMINAN LOS  
PROCESOS DE INVASIÓN BIOLÓGICA DE  
LEGUMINOSAS LEÑOSAS A LO LARGO DE  
GRADIENTES AMBIENTALES**

Tesis presentada a la Facultad Ciencias Forestales de la  
Universidad de Concepción para optar al grado académico de  
doctora en ciencias forestales

**POR: MARIBEL YESENIA VASQUEZ VALDERRAMA  
PROFESOR GUÍA: ANÍBAL PAUCHARD CORTEZ**

Junio 2024  
Concepción, Chile

## **DERECHOS DE AUTOR**

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.

## **i. AGRADECIMIENTOS**

Culminar este proceso en que decidí embarcarme hace varios años no sería posible sin el apoyo incondicional de diversas instituciones y personas que día a día me han acompañado en el camino.

Quiero agradecer al programa de Doctorado en Ciencias Forestales de la Universidad de Concepción, quienes me recibieron para emprender este proyecto y me han apoyado en las diferentes situaciones que se han presentado en el camino. Agradezco a la comisión evaluadora de este trabajo, por sus aportes invaluable a este documento. Al Laboratorio de Invasiones Biológicas- LIB y el Instituto de Ecología y Biodiversidad- IEB; especialmente a Paulina, Rafael y Eduardo. También, a Aníbal Puchard, mi profesor guía quien ha confiado en mis capacidades durante todo este tiempo y quien no solo me ha guiado en el desarrollo investigativo, sino también me ha dado (incluso sin notarlo) diferentes lecciones de vida por su calidad humana.

Quiero también agradecer al Instituto Humboldt en Colombia por prestarme su laboratorio para el procesamiento de muestras. Al Jardín Botánico de Bogotá por el apoyo en diferentes actividades de campo y de laboratorio, especialmente a Jairo Solorza, José López, Carlos Fonseca, Ana María Medina y Carol Salamanca. También, agradezco al grupo de Macro Ecología de la Universidad

de Tartú en Estonia, quienes me acogieron durante mi pasantía, especialmente a Carlos Pérez Carmona que de manera desinteresada me ha asesorado en diferentes etapas de esta tesis.

Mi vida esta rodeada principalmente de mujeres, todas ellas asombrosas a quienes agradezco infinitamente su apoyo. A mi mami y hermanas que son mi guía y me ayudan a levantarme en cada caída; a mis sobrinas Gabi y Vero que por mucho tiempo han sido un motor para alcanzar mis sueños. A mis amigas Alma, María Claudía y Korina por el apoyo emocional que me han brindado.

Agradezco a los que llenan mi vida de color, a Roy quien día a día me impulsa a cumplir metas y que, sin duda, ha sido parte fundamental en la culminación de este doctorado. Finalmente, agradezco a los amarillos de mi vida que sacrificaron de su tiempo para que yo pudiera finalizar este proceso.

## ii. INDICE GENERAL

<b>1</b>	<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	<b>20</b>
1.1	Invasiones biológicas y plantas invasoras.....	20
1.2	Plantas Leguminosas .....	22
1.3	Filtro ambiental como determinante de la invasión de plantas .....	25
1.4	Ecología funcional como marco integrador de la invasión de plantas a lo largo de gradientes ambientales .....	28
<b>2</b>	<b>Objetivos del estudio</b> .....	<b>33</b>
<b>3</b>	<b>Síntesis de los capítulos</b> .....	<b>34</b>
<b>4</b>	<b>CAPITULO I</b> .....	<b>37</b>
4.1	Leguminosas leñosas invasoras: cambios en el rango climático y su relación con los rasgos funcionales.....	37
4.2	Resumen.....	37
4.3	Introducción .....	39
4.4	Métodos .....	44
4.5	Resultados.....	56
4.6	Discusión.....	61
4.7	Agradecimientos.....	67
4.8	Declaración de disponibilidad de datos .....	67
4.9	Información suplementaria – Apéndice 1 .....	68
<b>5</b>	<b>CAPITULO II</b> .....	<b>70</b>
5.1	Espacio funcional de las leguminosas leñosas invasoras: rasgos novedosos asociados a su distribución climática y potencial de invasión 70	
5.2	Resumen.....	70
5.3	Introducción .....	72
5.4	Métodos .....	78
5.5	Resultados.....	84
5.6	Discusión.....	91
5.7	Agradecimientos.....	97

5.8	Declaración de disponibilidad de datos .....	97
5.9	Información suplementaria – Apéndice 2 .....	98
<b>6</b>	<b>CAPITULO III .....</b>	<b>99</b>
	<i>Estrategias funcionales novedosas de las leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes de elevación en la cordillera de Los Andes.....</i>	<i>99</i>
6.1	Resumen.....	99
6.2	Introducción .....	101
6.3	Métodos .....	108
6.4	Resultados.....	115
6.5	Discusión.....	122
6.6	Agradecimientos.....	129
6.7	Declaración de disponibilidad de datos .....	130
6.8	Información suplementaria – Apéndice 3 .....	130
<b>7</b>	<b>CAPITULO IV.....</b>	<b>132</b>
	<i>Variación de rasgos intraespecíficos de la especie invasora Ulex europaeus a lo largo de un gradiente de elevación.....</i>	<i>132</i>
7.1	Resumen.....	132
7.2	Introducción .....	133
7.3	Métodos .....	139
7.4	Resultados.....	151
7.5	Discusión.....	157
7.6	Agradecimientos.....	166
7.7	Acceso a los datos .....	166
7.8	Información suplementaria- Apéndice 4.....	167
<b>8</b>	<b>DISCUSIÓN GENERAL .....</b>	<b>168</b>
8.1	La variabilidad climática y su relación con los procesos de invasión de las leguminosas leñosas.....	170
8.2	Estrategias funcionales de leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes ambientales .....	174
<b>9</b>	<b>CONCLUSIONES GENERALES .....</b>	<b>182</b>
<b>10</b>	<b>GLOSARIO .....</b>	<b>184</b>
<b>11</b>	<b>REFERENCIAS .....</b>	<b>185</b>

**12 ANEXOS..... 211**

**i. INDICE DE TABLAS**

**Tabla 1.1** Etapas de invasión basado en Theoharides & Dukes, (2007) ..... 22

**Tabla 5.1** Rasgos funcionales asociados con el crecimiento, supervivencia y reproducción de las plantas ..... 80

**Tabla 7.1.** Descripción de los rasgos funcionales medidos en este estudio. N = esfuerzo de muestreo. Individuos arbustivos de *Ulex europaeus* (ind.). Diámetro en la sección medida (d)..... 146

## ii. INDICE DE FIGURAS

**Figura 1.1** Distribución actual de las leguminosas leñosas invasoras reportadas en Rejmánek & Richardson, (2013). ..... 24

**Figura 1.2** Síntesis del marco conceptual propuestos para explorar los mecanismos ecológicos de las leguminosas leñosas invasoras como determinantes de sus procesos de invasión. a) transporte e introducción de especies exóticas en una nueva área fuera de su rango de distribución natural. b) el clima actúa como filtro ambiental, si las especies introducidas logran sobrevivir al clima colonizan el área de introducción. c) las especies que lograron colonizar, se ven sometidas a filtros bióticos como las interacciones con el pool de especies nativas o resistencia de esas especies al establecimiento de las especies introducidas. Las especies introducidas pueden presentar: i) convergencia funcional, donde las especies introducidas son funcionalmente similares a las especies nativas, pero al presentar algunas ventajas competitiva, logran superar a las especies nativas para establecerse y generar poblaciones viables. ii) Divergencia funcional, donde las especies introducidas ocupan espacios o tienen requerimientos diferentes a las nativas (rasgos funcionales diferentes), lo que les permite aprovechar los recursos para aumentar su potencial de invasión. d) la variabilidad en sus rasgos funcionales en relación con diferentes ambientes, facilitan su dispersión e invasión en nuevas áreas de introducción..... 33

**Figura 4.1** Distribución climática de leguminosas leñosas invasoras, los mapas incluyeron 345.601 ocurrencias para 107 especies según datos del GBIF. Todas las ocurrencias se clasificaron como en áreas nativas o introducidas. a) ocurrencias en el rango de distribución nativa de leguminosas invasoras. b) ocurrencias en el rango de distribución introducido de leguminosas invasoras. c) El espacio climático de las leguminosas leñosas invasoras (los dos primeros componentes de los ejes ACP de variables climáticas), incluyó todas las especies y sus áreas de distribución nativas e introducidas. .... 46

**Figura 4.2** Cuatro grupos de cambios climáticos de especies invasoras, con el rango de distribución nativa representado en azul y la distribución introducida en rojo. Las especies fueron asignadas a diferentes grupos de acuerdo con los valores de anidamiento (Anid) y el índice de diferencia de riqueza funcional (diferencias de tamaño del rango climático - Cdiff) al comparar las distribuciones nativa e introducida. Tanto los valores de Anid como CDiff se evaluaron frente a

un modelo nulo que aleatorizó la adscripción de observaciones individuales entre los rangos nativo e introducido. Valores de anidamiento más altos de lo esperado por casualidad ( $p Nest > 0,9$ ) indican que uno de los rangos climáticos (ya sea el introducido o el nativo) está contenido dentro del otro; en esos casos, las especies se clasificaron en el grupo de Expansión cuando el nicho climático invadido era significativamente mayor que el nicho climático nativo ( $p Cdiff < 0,1$ ) y en el grupo Incompleto cuando el nicho climático nativo era significativamente mayor que el introducido ( $p Cdiff > 0,9$ ). Por el contrario, las especies con valores de anidamiento inferiores a los esperados ( $p Anid < 0,1$ ) se clasificaron en el grupo de Disociación, lo que indica que los dos nichos climáticos ocupan al menos algunas áreas exclusivas del espacio climático. Finalmente, las especies cuyo valor de anidamiento no difirió del esperado por casualidad ( $0,1 < p Anid < 0,9$ ) se incluyeron en el grupo Conservado..... 55

**Figura 4.3** Ejemplos de especies en los cuatro grupos según su comportamiento en el espacio climático entre el área nativa e introducida (Los nichos climáticos de las 107 especies estudiadas están disponibles en la **Figura S 4.3**). Para cada especie, los puntos azules y rojos representan ocurrencias nativas e introducidas en el espacio climático, respectivamente. Las líneas muestran las curvas de nivel del 99% y 50% de la distribución probabilística para cada nicho (nativo e introducido). Las explicaciones sobre los criterios para incluir especies en cada grupo se pueden encontrar en la **Figura 2** y en el texto principal..... 57

**Figura 4.4** Diferencias en el espacio climático por grupos de especies.  $F_g$  y  $P_g$  indican los resultados del ANOVA por grupos,  $F_s$  y  $P_s$  indican los resultados del ANOVA por estatus para cada grupo (entre rango nativo e introducido por grupo obtenido de un modelo lineal mixto). Las letras indican diferencias entre los cuatro grupos de especies, las diferencias entre el rango nativo e introducido para cada uno de los grupos en los componentes 1 y 2 se pueden observar con el nivel de significancia ( $<0.001$  \*\*\*,  $<0.01$  \*\*,  $<0.5$  \*)..... 59

**Figura 4.5** Diferencias en rasgos funcionales por grupos de especies de leguminosas leñosas invasoras. Las letras indican diferencias entre los grupos de especies obtenidas del ANOVA por grupos. Área foliar (AF), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (NF), Altura de la planta ( $A_{max}$ ), Densidad de la madera (DM) y Masa de semillas (MS)..... 60

**Figura 5.1** Espacio funcional de las plantas leñosas. Grupos de especies: plantas leñosas del mundo (pl), leguminosas leñosas (leg) y leguminosas leñosas invasoras (inv.leg). Rasgos funcionales: Área foliar (FA), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (N), Altura de la planta ( $A_{max}$ ), Densidad específica de tallo (DM) y Masa de semillas (MS). Índices funcionales: Riqueza Funcional (RFun) y Superposición (Superp). ..... 86

**Figura 5.2.** Espacio funcional de las leguminosas leñosas invasoras clasificadas en los grupos climáticos definidos en Vásquez-Valderrama et al. (2022). Grupos de especies: Especies de plantas leñosas del mundo (pl), leguminosas leñosas (leg) y leguminosas leñosas invasoras (inv.leg). Rasgos funcionales: Área foliar (FA), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (N), Altura de la planta ( $A_{max}$ ), Densidad específica de tallo (DM) y Masa de semillas (MS). Índices funcionales: riqueza funcional (*R.Fun.*) y Superposición (*Superp.*) para cada uno de los grupos de especies..... 88

**Figura 5.3.** Modelos que contrastan el valor medio de los rasgos de las leguminosas leñosas invasoras (inv.leg) y sus grupos climáticos (círculos rojos), con los valores medios para los modelos nulos generados a partir de plantas leñosas del mundo (pl, círculos grises) y las leguminosas leñosas no invasoras (leg, círculos azules). Grupos climáticos de las leguminosas leñosas invasoras: Conservado (cons.), Disociado (diso.), Expandido (expa.) e Incompleto (inco.). Rasgos funcionales: Área foliar (FA), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (N), Altura de la planta ( $A_{max}$ ), Densidad específica de tallo (DM) y Masa de semillas (MS). Diferencias de los valores medios de los rasgos de las leguminosas leñosas invasoras con los modelos nulos de las plantas leñosas no invasoras ( $P < 0.05$ ): diferencias significativas de las leguminosas leñosas invasoras con los modelos nulos de las plantas leñosas del mundo y las leguminosas leñosas no invasoras (*sig.dif.m.nulo pl-leg*, círculo rojo oscuro), diferencias significativas de las leguminosas leñosas invasoras con los modelos nulos de las plantas leñosas del mundo (*sig.dif.m.nulo pl*, círculo rojo claro), diferencias no significativas de las leguminosas leñosas invasoras con los modelos nulos de las plantas leñosas del mundo y las leguminosas leñosas no invasoras (*sig.dif.m.nulo*, círculos sin relleno)..... 90

**Figura 6.1.** Distribución de 52 leguminosas leñosas invasoras distribuidas 1480 localidades geográficas en la cordillera de los Andes. Los colores diferencian las tres regiones de los Andes definidas por (Rahbek et al. 2019b). En color rojo se resaltan los Andes Norte, en color verde Andes Central y en color Azul Andes Sur. .... 111

**Figura 6.2.** Relación de las variables climáticas y el gradiente de elevación para las especies de leguminosas leñosas invasoras en Los Andes y subregiones (a), Análisis de Componentes Principales (ACP) para las variables climáticas (b): Velocidad del Viento anual (VV), Temperatura máxima anual ( $T_{max}$ ), Temperatura promedio anual (Temp), Temperatura mínima anual ( $T_{min}$ ), Presión de vapor de agua (PVA), Precipitación anual (Prec) y Radiación solar (RadS). Correlación de Pearson ( $\rho$ ) de las variables climáticas compuestas (dos primeros ejes del ACP) con el gradiente de elevación (c, d). Líneas en color indican  $\rho$  significativos en la

región Andes (negro), subregión Andes Norte (rojo), Andes Central (verde) y Andes Sur (azul). ..... 117

**Figura 6.3.** Relación de la media ponderada de los rasgos funcionales para las comunidades invadidas y leguminosas leñosas invasoras a lo largo del gradiente de elevación en Los Andes. Media ponderada de los rasgos funcionales para la comunidad invadida (a, c, e, g, i, k), media ponderada de los rasgos funcionales para leguminosas leñosas invasoras (b, d, f, h, j, k). Valores de  $R^2$  indican relaciones significativas entre los rasgos medios ponderados y el gradiente de elevación en Los Andes (líneas en negro) y las subregiones Andes Norte (líneas en color rojo), Andes Central (líneas en color verde) y Andes Sur (líneas en color azul). Media ponderada para el área foliar ( $M_pAF$ ), área foliar específica ( $M_pAFE$ ), contenido de nitrógeno foliar ( $M_pN$ ), altura máxima ( $M_pAmax$ ), densidad de madera ( $M_pDM$ ) y masa seca de las semillas ( $M_pMSS$ )..... 119

**Figura 6.4.** Relación entre las diferencias de la media ponderada ( $\Delta_{MP}$ ) de los rasgos funcionales para las comunidades invadidas y leguminosas leñosas invasoras con el gradiente altitudinal. Valores  $R^2$  indican relación significativa con el gradiente de elevación para Los Andes (líneas en color negro), Andes Norte (líneas en color rojo), Andes Central (líneas en color verde) y Andes Sur (líneas en color azul). Valores positivos en el eje  $\Delta_{MP}$  de cada rasgo, indican mayores valores de la media ponderada de los rasgos funcionales para la comunidad invadida respecto las leguminosas leñosas invasoras. Valores negativos en el eje  $\Delta_{MP}$  de cada rasgo, indican mayores valores de la media ponderada de los rasgos funcionales para las leguminosas leñosas invasoras respecto la comunidad invadida. Valores cercanos a cero (0) en el eje  $\Delta_{MP}$  de cada rasgo, muestran menor diferencia funcional entre comunidades, valores alejados de (0) en el eje  $\Delta_{MP}$  de cada rasgo, indican mayor diferencia funcional en la media ponderada de los rasgos entre las dos comunidades. Área foliar (AF), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (N), Altura máxima (Amax), Densidad de madera ( $M_pDM$ ), y Masa seca de las semillas ( $M_pMSS$ )..... 121

**Figura 7.1.** Sitios de estudio en las zonas rurales de Bogotá en la Cordillera Andina Oriental de Colombia. Los círculos negros indican la ubicación de las 15 parcelas temporales de 100 m<sup>2</sup> instaladas a lo largo del gradiente de altitud para describir la estructura y la biomasa de *U. europaeus* y para muestrear rasgos funcionales..... 141

**Figura 7.2.** Análisis de componentes principales (a) que muestran el espacio funcional intraespecífico de *Ulex europaeus* y modelos lineales generalizados (b-c) que evalúan la variación de los primeros ejes ACP a lo largo del gradiente de elevación. Dimensión de los rasgos de la semilla: masa de semillas (MSS, mg<sup>-1</sup>), número de semillas por fruto (NS, número), volumen de semillas (VS, mm<sup>3</sup>).

Dimensión de los rasgos del fruto: masa del fruto (MF,  $\text{mg}^{-1}$ ), tamaño del fruto (TF,  $\text{mm}^2$ ). Dimensión de los rasgos foliares: área foliar (AF,  $\text{mm}^2$ ), contenido foliar de materia seca (CFMS,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), grosor foliar (GF, mm), área foliar específica (AFE,  $\text{mm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ). Dimensión de los rasgos del tallo: grosor de la corteza (GC, mm), diámetro basal máximo del tallo (DBmax, cm), altura máxima del arbusto (Amax, m), densidad de la madera (DM,  $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ). Dimensión de los rasgos de la raíz: contenido de materia seca de raíz fina (CRMSf,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), contenido de materia seca de raíz gruesa (CRMSg,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ). ..... 153

**Figura 7.3.** Modelos lineales generalizados que evalúan la variación de rasgos a lo largo del gradiente de elevación. Dimensión de los rasgos de la semilla: (a) masa de semillas (MSS,  $\text{mg}^{-1}$ ), (b) número de semillas por fruto (NS, número), (c) volumen de semillas (VS,  $\text{mm}^3$ ). Dimensión de los rasgos del fruto: (d) masa del fruto (MF,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), (e) tamaño del fruto (TF,  $\text{mm}^2$ ). Dimensión de los rasgos foliares: (f) área foliar (AF,  $\text{mm}^2$ ), (g) contenido foliar de materia seca (CFMS  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), (h) grosor foliar (GF, mm), (i) área foliar específica (AFE,  $\text{mm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ). Dimensión de los rasgos del tallo: (j) grosor de la corteza (GC, mm), (k) diámetro basal máximo del tallo (DBmax, cm), (l) altura máxima del arbusto (Amax, m), (m) densidad de la madera (DM,  $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ). Dimensión de los rasgos de la raíz: (n) contenido de materia seca de raíz fina (CRMSf,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), (o) contenido de materia seca de raíz gruesa (CRMSg,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ). Los efectos significativos del gradiente de elevación sobre los rasgos se muestran en líneas negras ( $\beta \neq 0$ ,  $P < 0,05$ )..... 155

**Figura 7.4.** Modelos lineales generalizados que evalúan la variación de la biomasa aérea (a, BA) y los ejes de rasgos ACP (b-c, CP, ver **Figura 7.2**) y los rasgos ponderados por BA (d-r, ponderado por BA) a lo largo del gradiente de elevación. Dimensión de los rasgos de la semilla: (d) masa de semillas (SDM,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), (e) número de semillas por fruto (NS, número), (f) volumen de semillas (VS,  $\text{mm}^3$ ). Dimensión de los rasgos del fruto: (g) masa del fruto (MSS,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), (h) tamaño del fruto (TF,  $\text{mm}^2$ ). Dimensión de los rasgos foliares: (i) área foliar (AF,  $\text{mm}^2$ ), (j) contenido de materia seca foliar (CFMS,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), (k) espesor foliar (GF, mm), (l) área foliar específica (AFE,  $\text{mm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ). Dimensión de los rasgos del tallo: (m) espesor de la corteza (GC, mm), (n) diámetro máximo del tallo (DBmax, cm), (o) altura máxima del arbusto (Amax, m), (p) densidad de la madera (DM,  $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ). Dimensión de los rasgos de la raíz: (q) contenido de materia seca de raíz fina (CRMSf,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), (r) contenido de materia seca de raíz gruesa (CRMSg,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ). Los efectos significativos del gradiente de elevación sobre los rasgos se muestran en líneas negras ( $P < 0,05$ )..... 156

### **iii. RESUMEN**

Las invasiones biológicas se refieren a especies introducidas fuera de su área natural de distribución por acción humana, lo cual tiene un impacto severo en los ecosistemas y la biodiversidad nativa. Para que una especie se convierta en invasora, debe superar diferentes filtros bióticos y abióticos asociados con sus etapas de invasión (transporte, colonización, establecimiento e invasión). En general, el filtrado ambiental determina la colonización de las especies e interfiere significativamente en sus procesos de invasión. Una vez que las especies sobreviven al filtrado ambiental, deben pasar filtros bióticos como la competencia con especies nativas para establecer y generar poblaciones viables. Además, deben superar a las especies nativas para expandirse a nuevas áreas y lograr una invasión exitosa.

Así, i) tener diferencias en la adquisición y uso de recursos en comparación con las especies nativas, ii) presentar diferentes estrategias funcionales dependiendo de los recursos disponibles, iii) tener una alta variabilidad en sus rasgos funcionales, y iv) exhibir rasgos funcionales novedosos permite a las plantas invasoras superar los filtros bióticos y abióticos, facilitando su invasión en diferentes ambientes. En este estudio, elegimos la familia FABACEAE (leguminosas) como modelo de estudio debido a que es una de las familias con

mayor número de especies invasoras reportadas a nivel mundial. Específicamente, se enfatiza en especies leñosas invasoras, ya que están experimentando procesos de invasión en todos los continentes y ecosistemas terrestres. El objetivo principal de este estudio fue profundizar en los mecanismos ecológicos que rigen los procesos de invasión biológica de leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes ambientales. Este estudio adopta un enfoque novedoso, utilizando la ecología funcional como marco integrador para entender las respuestas de las especies a la variación ambiental. Los dos primeros capítulos del estudio se centran en análisis climáticos y funcionales globales, utilizando la Densidad de Probabilidad de Rasgos (TPD) como método principal de análisis. En los capítulos 3 y 4, se utiliza el gradiente de elevación para comprender las respuestas funcionales a diferentes condiciones ambientales. El capítulo 3 es un análisis regional de la cordillera de los Andes que incluye comparaciones entre comunidades de leguminosas leñosas invasoras y la comunidad local. Finalmente, el capítulo 4 es un estudio local de los ecosistemas andinos de la cordillera de los Andes en Colombia, que incluye la variabilidad intraespecífica de 15 rasgos funcionales de la especie invasora *Ulex europaeus* a lo largo del gradiente de elevación.

Los hallazgos clave de esta tesis revelan que el filtrado ambiental juega un papel sustancial en los procesos de invasión de las especies de leguminosas leñosas invasoras, con muchas de estas especies mostrando una disociación en las

condiciones ambientales entre sus áreas de distribución nativas e introducidas. A escala global, las especies de leguminosas leñosas invasoras parecen tener rasgos funcionales similares a las plantas no invasoras. Sin embargo, al afiliarlas por grupos climáticos basados en cambios en su distribución, se identificaron diferencias funcionales con especies no invasoras, especialmente en nitrógeno foliar y densidad de madera. Estos hallazgos proporcionan nuevos conocimientos sobre la ecología funcional de las leguminosas leñosas invasoras. A escala regional, la comunidad de leguminosas leñosas invasoras mostró variabilidad en sus rasgos funcionales a lo largo de un gradiente de elevación en la cordillera de los Andes, con una combinación de rasgos foliares más conservadores y rasgos de tallo más adquisitivos en altitudes más altas, y exhibió algunas diferencias funcionales con la comunidad local a lo largo del gradiente de elevación. Además, la especie invasora *Ulex europaeus* mostró variación intraespecífica en rasgos funcionales, principalmente en rasgos de semillas, a lo largo del gradiente de elevación, con semillas menos numerosas, pero más pesadas.

Finalmente, aunque todas las especies están relacionadas filogenéticamente, exhiben comportamientos diferentes asociados con las condiciones ambientales de sus áreas de distribución. Estas mismas condiciones imparten la selección de características funcionales específicas que favorecen a las leguminosas leñosas invasoras, presentando rasgos para una mayor adquisición y uso de recursos que las especies no nativas, independientemente de las limitaciones

ambientales, otorgándoles una ventaja competitiva. En el caso de *Ulex europaeus*, su variabilidad en rasgos de semillas es la estrategia empleada para maximizar su establecimiento en diferentes condiciones ambientales.

#### **iv. ABSTRACT**

Biological invasions refer to species introduced outside their natural distribution area by human action, which severely impacts ecosystems and native biodiversity. For a species to become invasive, it must overcome different biotic and abiotic filters associated with its stages of invasion (transport, colonization, establishment, and invasion). Environmental filtering generally determines species colonization and significantly interferes with their invasion processes. Once species survive environmental filters, they must pass biotic filters, such as competition with native species, to establish and generate viable populations. Additionally, they must outperform native species to spread to new areas and achieve successful invasion.

Thus, i) having differences in resource acquisition and use compared to native species, ii) presenting different functional strategies depending on available resources, iii) having high variability in their functional traits, and iv) exhibiting novel functional traits allows invasive plants to overcome biotic and abiotic filters, facilitating their invasion in different environments. In this study, we chose the family FABACEAE (legumes) as the study model because it is one of the families with the highest number of invasive species reported worldwide. Precisely,

emphasis is placed on invasive woody species, as they are undergoing invasion processes on all continents and terrestrial ecosystems.

The main objective of this study was to delve into the ecological mechanisms that dictate the biological invasion processes of invasive woody legumes across environmental gradients. This study takes a unique approach, using functional ecology as an integrative framework to understand species' responses to environmental variation. The first two chapters of the study focus on global climatic and functional analyses, utilizing the Trait Probability Density (TPD) as the primary method. In chapters 3 and 4, the elevation gradient is used to comprehend functional responses to different environmental conditions. Chapter 3 is a regional analysis of the Andes Mountains that includes comparisons between invasive woody legume communities and the local community. Finally, chapter 4 is a local study of Andean ecosystems of the Andes Mountains in Colombia, which includes intraspecific variability of 15 functional traits of the invasive *Ulex europaeus* along the elevation gradient.

The key findings of this study are significant. They reveal that environmental filtering plays a substantial role in the invasion processes of invasive woody legume species, with many of these species showing a dissociation in environmental conditions between their native and introduced distribution areas. At a global scale, invasive woody legume species appear to have functional traits

similar to those of non-invasive plants. However, when classified into climatic groups based on changes in their distribution, functional differences with non-invasive species were identified, particularly in foliar nitrogen and wood density. These findings provide novel insights into the functional ecology of invasive woody legumes.

At a regional scale, the invasive woody legume community showed variability in its functional traits along an elevation gradient in the Andes Mountains, with a combination of more conservative foliar traits and more acquisitive stem traits at higher altitudes, and exhibited some functional differences with the local community along the elevation gradient. Additionally, the invasive species *U. europaeus* showed intraspecific variation in functional traits, mainly seed traits, along the elevation gradient, with fewer but heavier seeds.

Finally, although all species are phylogenetically related, they exhibit different behaviors associated with the environmental conditions of their distribution areas. These same conditions impart the selection of specific functional characteristics that favor invasive woody legumes, presenting traits for more significant resource acquisition and use than non-native species, regardless of environmental constraints, giving them a competitive advantage. In the case of *U. europaeus*, its variability in seed traits is the strategy employed to maximize its establishment in different environmental conditions.

# 1 INTRODUCCIÓN GENERAL

## 1.1 Invasiones biológicas y plantas invasoras




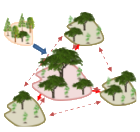
Las invasiones biológicas hacen referencia a especies que fueron transportadas e introducidas por acción del hombre fuera de su área de distribución natural y actualmente están causando impactos negativos sobre los ecosistemas y la biodiversidad nativa (Richardson et al. 2000; Wilson et al. 2009). Los impactos más comunes reportados en la literatura son reducción de la flora y fauna nativa, cambios en las características fisicoquímicas de los suelos, cambios en los regímenes de disturbios naturales y alteración de los procesos y servicios de los ecosistemas (Rai and Singh 2020). Estos graves impactos han llevado a que las invasiones biológicas se consideren como uno de los principales impulsores de cambio de los ecosistemas naturales (IPBES, 2019) y la segunda causa de pérdida de la biodiversidad a nivel mundial, después de la pérdida de hábitat (Chapin et al. 2000).

Se calcula que 13,168 especies de plantas han sido introducidas de manera antrópica en diferentes partes del mundo. Sin embargo, no todas las especies introducidas impactan la biodiversidad en las nuevas áreas de introducción (Richardson and Pyšek 2006; Van Kleunen et al. 2015). Para que una especie se convierta en invasora debe pasar diferentes etapas de invasión (**Tabla 1**), hasta

aumentar su densidad poblacional y presentar dominancia local, lo que causa graves impactos ecológicos en las nuevas áreas de distribución (Theoharides and Dukes 2007; Gurevitch et al. 2011; Vilà et al. 2011). Superar las diferentes etapas de invasión se ha relacionado principalmente con la capacidad de las especies para sobrevivir a i) filtros abióticos, comúnmente relacionado al “filtrado ambiental” donde factores como el clima, suelo y disponibilidad de nutrientes interfieren en la colonización y persistencia de las especies, y ii) filtros bióticos, donde las interacciones bióticas con otras especies y la resistencia de las especies nativas al establecimiento de plantas invasoras interfieren o limitan la invasión (Theoharides and Dukes 2007; Gallien et al. 2015).

En la actualidad se han reportado cerca de 4,300 plantas introducidas e invasoras en 20 países, pero sigue sin conocerse el número exacto de plantas invasoras a nivel mundial (Pagad et al. 2018). No obstante, la forma de crecimiento de estas especies se ha relacionado con la dirección y magnitud de los impactos (Pyšek et al. 2012), destacando que las plantas leñosas (árboles y arbustos) disminuyen notablemente la riqueza de especies nativas en comparación con otras formas de vida (Gaertner et al. 2009; Mason et al. 2009). Así mismo, existe una gran preocupación a nivel mundial ya que cerca del 40% de los árboles y 60% de los arbustos que se han introducido con fines productivos se encuentran en proceso de dispersión e invasión (Richardson and Rejmánek 2011).

**Tabla 1.1** Etapas de invasión basado en Theoharides & Duker, (2007)

Etapas de invasión	Descripción
Transporte 	Movimiento e introducción de una especie a una nueva área fuera de su rango de distribución natural de manera intencional o accidental mediada por el hombre
Colonización 	Las especies sobreviven a filtros abióticos (clima, suelo, disponibilidad de nutrientes) en las áreas donde fueron introducidas y se favorecen sus tasas de crecimiento
Establecimiento 	Las especies superan filtros abióticos (interacciones con otras especies) generando poblaciones viables y en expansión hacia nuevas áreas
Dispersión e invasión 	Las especies aumentan en gran medida su densidad poblacional donde fueron introducidas y se dispersan e invaden nuevas áreas, generando impactos negativos sobre la biodiversidad nativa.

## 1.2 Plantas Leguminosas

La familia Fabaceae ( leguminosas) es una de las familias más grandes de angiospermas abarcando cerca del 5% de las especies de plantas con 19325 especies (Schmid 2014; Vasconcelos et al. 2020), distribuidas en gran variedad de habitats, con características taxonómicas que van desde hierbas hasta árboles de dosel, que desempeñan un papel fundamental en la agricultura, la industria y los ecosistemas naturales (Saikia et al. 2020). Muchas de sus especies son utilizadas como alimento, maderables, y medicinales (Yahara et al. 2013). Además. las especies de leguminosas pueden presentar asociación simbiótica con hongos o microorganismos que pueden limitar su establecimiento en nuevas áreas de distribución (Simonsen et al. 2017). Su gran abundancia influye de

manera importante en los ecosistemas a partir de la contribución en carbono y acumulación de nitrógeno (Knops et al. 2002).

Sin embargo, la familia Fabaceae contribuye en gran medida a la flora exótica naturalizada a nivel global con 1189 especies reportadas (Pyšek et al. 2017), además de comprender un importante número de especies invasoras, que en su mayoría son facilitadas por procesos antropogénicos (Bradshaw et al. 2008). Para el caso de las especies leñosas invasoras Rejmánek & Richardson, (2013), han reportado que la familia Fabaceae se destaca con el mayor número de especies invasoras (más de 100 especies) presentes en todos los continentes y diferentes ecosistemas terrestres (Richardson and Rejmánek 2011). Incluso, algunas especies de esta familia (*Acacia mearnsii*, *Leucaena leucocephala*, *Mimosa pigra*, *Prosopis glandulosa* y *Ulex europaeus*), están incluidas en el listado de las 100 especies exóticas invasoras más dañinas del mundo (Lowe et al., 2000).



**Figura 1.1** Distribución actual de las leguminosas leñosas invasoras reportadas en Rejmánek & Richardson, (2013).

La gran mayoría de las especies de leguminosas leñosas invasoras, invaden condiciones climáticas poco comunes o diferentes a las de su área de distribución nativa (Vásquez-Valderrama et al. 2022) y toleran mejor las condiciones climáticas extremas, como la sequía prolongada en comparación con especies nativas (Lu et al. 2022). Además, es posible que puedan presentar algunas características novedosas (ejemplo, rasgos funcionales hidráulicos) que se asocian con los impactos que pueden causar, como reducir la humedad de los suelos y aumentar su compactación (Vasquez-Valderrama et al. 2020a).

A nivel mundial se ha resaltado la especie *Ulex europaeus* considerada una de las peores especies invasoras del mundo (Lowe et al. 2004), la cual, amenaza los ecosistemas locales a través de la exclusión competitiva de especies nativas,

cambios en las condiciones del suelo y el agua y la transformación del hábitat (Galappaththi et al. 2023). Es originaria de Europa Occidental, con invasiones reportadas en África, Asia, Europa, América del Norte, Oceanía y América del sur (Roberts and Florentine 2021). Esta especie se encuentra distribuida en diferentes países con una amplia variabilidad ambiental en zonas tropicales y templadas. Se ha reportado que aumenta la frecuencia e intensidad de incendios, modifica la hidrología local, acidifica los suelos, inhibe el establecimiento de plantas nativas, altera el ciclo del nitrógeno y disminuye la diversidad de plantas al establecer matorrales mono-específicos en las zonas donde se ha introducido (CABI, 2019).

### **1.3 Filtro ambiental como determinante de la invasión de plantas**

El filtrado ambiental reconoce la relación existente entre los organismos y el medio ambiente, destacando que no todas las especies pueden establecerse en todos los ambientes (Kraft et al. 2015a). Así, aunque las plantas invasoras han saltado las barreras biogeográficas al ser introducidas en diferentes partes del mundo, estarán sometidas a filtros ambientales en sus nuevas áreas de introducción (Richardson et al. 2000). Estas especies serán capaces de colonizar y persistir donde las condiciones ambientales son adecuadas, generalmente, en ambientes similares a los de su área de distribución nativa (Kraft et al. 2015b). En este sentido, varios estudios han comprobado que las plantas invasoras

presentan alta superposición ambiental entre sus zonas de distribución nativa e introducida (Broennimann et al. 2012; Petitpierre et al. 2012). Sin embargo, también se ha mostrado que algunas especies en el rango introducido colonizan y se establecen en más condiciones ambientales o en ambientes diferentes a las de su rango de distribución nativo (Broennimann et al. 2007; Goncalves et al. 2014; Fernández and Hamilton 2015).

Adicionalmente, las condiciones abióticas (clima y disponibilidad de recursos) de las áreas de introducción se han relacionado con la invasión de plantas en diferentes aspectos. i) Posibilidades de invasión de acuerdo a la condición climática. Las zonas con estacionalidad climática (zonas templadas), se han relacionado con menor diversidad de organismos y por lo tanto con mayor cantidad de espacios ambientales disponibles para el establecimiento de las especies invasoras. En contraste, en ambientes cálidos, húmedos y sin estaciones (Zonas tropicales), la alta diversidad restringe los espacios disponibles para el establecimiento de especies invasoras (Morin, 1999). Sin embargo, una vez establecidas ii) la disponibilidad de recursos facilita la invasión de plantas (Davis et al. 2000; Fridley et al. 2007), de tal manera que en áreas de menor restricción climática o de recursos (ambientes cálidos y húmedos), tienen mayor facilidad para establecerse e invadir (Hedin et al. 2009; Brown 2014). Adicionalmente, iii) el filtrado ambiental actúa como fuerza selectiva sobre las especies. Las condiciones ambientales de las zonas de introducción permiten

que solo aquellas especies con características adecuadas para superar las condiciones ambientales puedan sobrevivir en las nuevas áreas de introducción (Bernard-Verdier et al. 2012; Kraft et al. 2015a). Así mismo, iv) los procesos de invasión de las plantas pueden variar a lo largo de gradientes ambientales. Se ha reportado, que las plantas invasoras maximizan su desempeño hacia los valores medios de las variables ambientales de su distribución, donde causan mayor homogenización. Sin embargo, pueden encontrar o adaptarse a otras condiciones que les permite expandirse fuera de sus límites de distribución actuales (Arévalo et al. 2010; Lembrechts et al. 2017).

Finalmente, la búsqueda de explicaciones para comprender los mecanismos subyacentes a los diferentes aspectos ambientales relacionados con la invasión de plantas, ha permitido reconocer que aunque el filtrado ambiental parece ser el principal impulsor de su invasión, para poder establecerse deben sobrevivir a los filtros bióticos medidos principalmente por la interacción con las especies que habitan la nueva área de introducción (Fernández and Hamilton 2015; Gallien et al. 2015). Se predice, que las especies invasoras de alguna manera son diferentes a las especies nativas, ya sea por tener requerimientos diferentes o por presentar características novedosas que les dan una ventaja competitiva frente a las especies de la nueva área de introducción (MacDougall et al. 2009). Así, integrar la respuesta de las especies invasoras a la variación ambiental y a los impactos que pueden causar, se pueden abordar desde la ecología basada

en rasgos (Suding et al. 2008; Kattge et al. 2011), la cual ofrece un enfoque alternativo para explorar en qué medida el filtrado ambiental determina el establecimiento de las plantas en las nuevas áreas de introducción y como su interacción con los factores bióticos modulan la invasión.

#### **1.4 Ecología funcional como marco integrador de la invasión de plantas a lo largo de gradientes ambientales**

La ecología funcional se basa en características fisiológicas, morfológicas y fenológicas de las especies que interfieren en su crecimiento, reproducción y supervivencia (Violle et al. 2007). En la actualidad, se ha determinado el espectro global de la forma y función de las especies vegetales, la cual muestra una amplia variación de los rasgos funcionales entre las plantas vasculares y no vasculares (Díaz et al. 2016). Existen, diferencias entre las forma de vida de las plantas, que surgen de diferentes formas de adquirir y usar los mismos recursos (compensación fundamental entre la adquisición rápida de recursos y la conservación de recursos), para mantener en equilibrio sus tasas demográficas y un buen desempeño en diferentes ambientes (Westoby et al. 2002). Adicionalmente, se ha reconocido la importancia de la coordinación de los rasgos funcionales en plantas leñosas (compensaciones y coordinación entre rasgos foliares y de madera), para sobrevivir y competir bajo diferentes filtros bióticos y abióticos. Especies con menor inversión en la construcción de tejidos presentan

mayor eficiencia hidráulica, pero son más vulnerables a la cavitación. En contraste, especies que invierten más en la construcción de tejidos muestran una mayor seguridad y resistencia ante el estrés ambiental (Méndez-Alonzo et al. 2012).

A pesar de las compensaciones descritas para las plantas leñosas, aún no está claro si formar parte de estos espectros determina ventajas para su invasión bajo diferentes ambientes (Herron et al. 2007). Se han propuesto diferentes hipótesis que intentan explicar si la diferencia en los rasgos funcionales entre especies nativas e invasoras determina la invasión de plantas (Funk and Vitousek 2007; Van Kleunen et al. 2010; Harris et al. 2017). Incluso se ha sugerido que algunos rasgos funcionales de estas especies están fuera de los espectros esperados (Theoharides and Dukes 2007; Funk et al. 2016) y que las especies invasoras tienen rasgos únicos que promueven su alto rendimiento en entornos con recursos limitados y les permiten explotar nuevas comunidades (Richardson and Pyšek 2007; Funk et al. 2016).

Las investigaciones sobre ecología funcional de plantas invasoras se han centrado principalmente en tres hipótesis ecológicas, i) *Join the local* (unirse a los locales), que reconoce la importancia de los filtros ambientales y establece que las especies invasoras deben ser funcionalmente similares a las especies nativas ya que las condiciones del hábitat requieren algunos rasgos funcionales

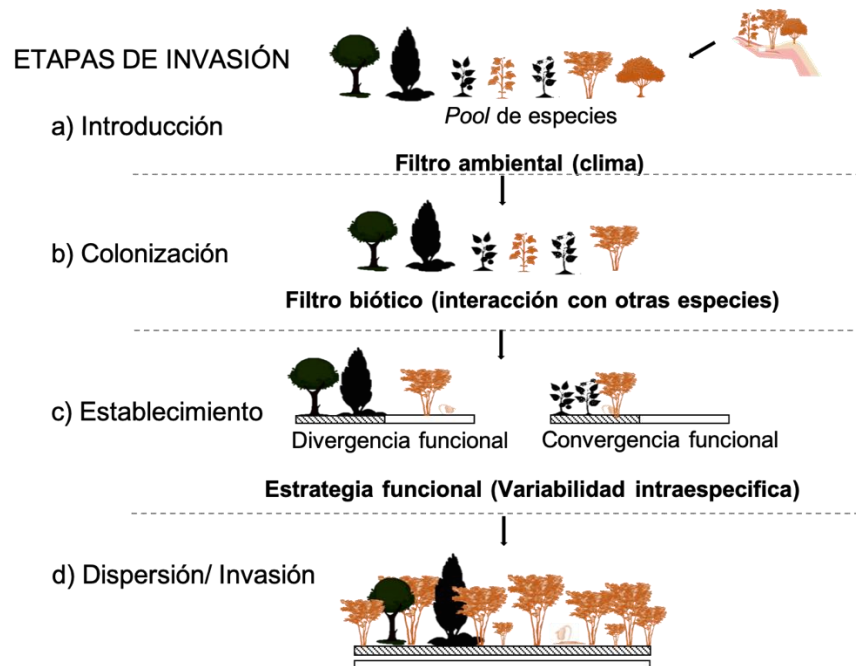
específicos para que las especies puedan establecerse y sobrevivir (Tecco et al. 2010; Gallien et al. 2015; El-Barougy et al. 2020). Estudios como el de Leishman et al. (2007) y Funk et al. (2016), han apoyado esta hipótesis al observar convergencia en los rasgos funcionales entre especies nativas e invasoras. En contraste, ii) la hipótesis de *Limiting similarity* (similitud limitante), establece que las plantas invasoras deben presentar divergencia de rasgos funcionales con las especies nativas para evitar la competencia y maximizar su potencial de invasión (Catford et al. 2009; Garnier and Navas 2012; Parker et al. 2013; Hulme and Bernard-Verdier 2018). En este contexto, algunos estudios han determinado que las plantas invasoras se asocian a una mayor eficiencia en la adquisición y uso de los recursos y por lo tanto, a una mayor tasa de crecimiento en comparación con las especies nativas (Leishman et al. 2007; Van Kleunen et al. 2010; Mathakutha et al. 2019a). Este comportamiento adquisitivo, también se ha descrito para las plantas invasoras leñosas que presentaron mayor área foliar específica, hojas más grandes y delgadas y menor densidad de la madera que las especies nativas (Ehrenfeld 2003; Tecco et al. 2010).

Sin embargo, en ausencia de una generalización en las diferencias funcionales entre plantas nativas e invasoras, iii) la hipótesis *Try Harder* (esforzarse más), establece que en ambientes de estrés o recursos limitados las plantas invasoras pueden presentar rasgos funcionales relacionados con una mayor conservación de recursos y tolerancia al estrés ambiental que las especies nativas (menor área

foliar, área foliar específica y mayor contenido foliar de materia seca y densidad de madera), mientras que en ambientes con buena disponibilidad de recursos pueden presentar rasgos opuestos asociados a mayor adquisición y uso de los recursos, lo que les permite sobrevivir en diferentes ambientes (Crawley et al. 1996; Funk and Vitousek 2007). Así mismo, las condiciones de estrés o limitación de recursos reduce las diferencias funcionales entre plantas nativas e invasoras (Bernard-Verdier et al. 2012; El-Barougy et al. 2020). Lo anterior, nos hace reflexionar sobre la necesidad de incluir la variabilidad de los rasgos funcionales dentro de las especies (variabilidad intra-específica), para mejorar la comprensión sobre los procesos que impulsan sus patrones de ocupación y las adaptaciones a diferentes condiciones ambientales (Parker et al. 2013; Li et al. 2018). Algunas investigaciones describen que las especies que presentan menor variabilidad en sus rasgos funcionales, pueden presentar una especialización o preferencias de hábitat (Umaña et al. 2015; He et al. 2018), mientras que las especies con alta variabilidad en sus rasgos, tienen mayor probabilidad de pasar filtros ambientales y establecerse en más hábitats (Jung et al. 2010; Violle et al. 2012). En general, los estudios de este tipo, han documentado variaciones en los rasgos funcionales de las especies al comparar diferentes rangos de distribución (Hierro et al. 2005; Parker et al. 2013) y una mayor variabilidad de los rasgos funcionales de las especies invasoras en comparación con las especies nativas. Esta estrategia puede estar relacionada con su capacidad de dispersión y

potencial de invasión en diferentes ambientes.(Funk 2008; Ordonez et al. 2010; Brym et al. 2011; Ordonez 2014a).

Finalmente, la evidencia soportada en este marco teórico, muestra que no existe un consenso o generalización sobre el comportamiento de las plantas invasoras en diferentes ambientes y menos de un grupo como las leguminosas leñosas que están causando graves impactos sobre los ecosistemas y la biodiversidad nativa. Por lo anterior, este estudio propone explorar los mecanismos ecológicos que determinan los procesos de invasión de las leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes ambientales (**Figura 2**). Para responder a este objetivo principal, se proponen cuatro preguntas. i) ¿El espacio climático global de las leguminosas leñosas invasoras difiere entre sus rangos nativo e introducido?, ii) ¿Cómo son los patrones funcionales de las leguminosas leñosas invasoras y no invasoras a nivel global?, iii) ¿Cuál es la estrategia funcional de las leguminosas leñosas invasoras con respecto a la comunidad nativa e invadida a lo largo de gradientes ambientales? y iv) ¿Cómo varían los rasgos funcionales de las leguminosas leñosas invasoras fuera de su rango de distribución natural y a lo largo de gradientes altitudinales?



**Figura 1.2** Síntesis del marco conceptual propuestos para explorar los mecanismos ecológicos de las leguminosas leñosas invasoras como determinantes de sus procesos de invasión. a) transporte e introducción de especies exóticas en una nueva área fuera de su rango de distribución natural. b) el clima actúa como filtro ambiental, si las especies introducidas logran sobrevivir al clima colonizan el área de introducción. c) las especies que lograron colonizar, se ven sometidas a filtros bióticos como las interacciones con el pool de especies nativas o resistencia de esas especies al establecimiento de las especies introducidas. Las especies introducidas pueden presentar: i) convergencia funcional, donde las especies introducidas son funcionalmente similares a las especies nativas, pero al presentar algunas ventajas competitiva, logran superar a las especies nativas para establecerse y generar poblaciones viables. ii) Divergencia funcional, donde las especies introducidas ocupan espacios o tienen requerimientos diferentes a las nativas (rasgos funcionales diferentes), lo que les permite aprovechar los recursos para aumentar su potencial de invasión. d) la variabilidad en sus rasgos funcionales en relación con diferentes ambientes, facilitan su dispersión e invasión en nuevas áreas de introducción.

## 2 Objetivos del estudio

Este estudio tiene el objetivo principal de explorar los mecanismos ecológicos que determinan los procesos de invasión de las leguminosas leñosas invasoras

a lo largo de gradientes ambientales. El objetivo general se abarcó a partir de los siguientes objetivos específicos:

- i) Evaluar el espacio climático global ocupado por las leguminosas leñosas invasoras en sus rangos de distribución nativo e introducido.
- ii) Comparar los patrones funcionales de las leguminosas leñosas invasoras y no invasoras a nivel global.
- iii) Comparar la estrategia funcional de leguminosas leñosas invasoras con respecto a la comunidad invadida a lo largo de gradientes ambientales.
- iv) Determinar la variabilidad en los rasgos funcionales de la especie invasora *Ulex europaeus* fuera de su rango de distribución natural y a lo largo un gradiente altitudinal.

### **3 Síntesis de los capítulos**

Esta tesis comprende una introducción general, cuatro capítulos de investigación, una discusión y conclusiones generales. Los cuatro capítulos de investigación, se enfocan en comprender como los filtros bióticos y abióticos están relacionados con la invasión de leguminosas leñosas invasoras e identificar posibles

diferencias funcionales o rasgos funcionales novedosos que les den una ventaja competitiva en comparación con otras especies no invasoras, potenciando su invasión.

**Capítulo 1:** con el fin de evaluar si el clima actúa como filtro ambiental para la colonización de especie invasoras en las áreas de introducción, este capítulo se enfocó en evaluar las diferencias climáticas de las áreas de distribución nativas e introducidas para 107 especies de leguminosas leñosas invasoras a nivel global. También, exploro si los rasgos funcionales de las leguminosas leñosas invasoras estaban relacionados con su distribución climática.

**Capítulo 2:** Este capítulo compara los espacios funcionales ocupados por las especies leñosas, las leguminosas leñosas invasoras y leguminosas leñosas no invasoras a nivel global, con el fin de establecer patrones funcionales diferenciales para las especies invasoras. Así mismo, evaluó cambios en el espacio funcional de las leguminosas leñosas invasoras a partir de su distribución climática intentando identificar rasgos funcionales novedosos que potencien la invasión de estas especies en diferentes ambientes.

**Capítulo 3:** intentando comprender si en las nuevas áreas de introducción la interacción con otras especies actúa como filtros bióticos seleccionando especies con características más competitivas, en este capítulo se evalúa si existen

cambios en la estrategia funcional de las leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes de elevación en la cordillera de los Andes. Además, se comparó la estrategia funcional de leguminosas leñosas invasoras con respecto a la comunidad invadida a lo largo de gradientes altitudinales.

**Capítulo 4:** Con el fin de identificar si la variabilidad de los rasgos funcionales de las leguminosas leñosas invasoras les confiere su potencial de invasión en diferentes condiciones ambientales, este capítulo explora las combinaciones de rasgos que describen el espacio funcional intraespecífico de *Ulex europaeus*, una de las especies más invasoras a nivel mundial a lo largo de un gradiente de elevación. Además, se indaga sobre las posibles consecuencias de la variación intraespecífica para biomasa aérea tomada como una variable de desempeño en las áreas de invasión.

## 4 CAPITULO I

### 4.1 Leguminosas leñosas invasoras: cambios en el rango climático y su relación con los rasgos funcionales

Maribel Vásquez-Valderrama<sup>1,2</sup>, Carlos P. Carmona<sup>3</sup>, Aníbal Pauchard<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción 4070386, Chile

<sup>2</sup>Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago 7800003, Chile

<sup>3</sup>Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Juhan Liivi 2, 50409 Tartu, Estonia

**Documento publicado:** Vasquez-Valderrama, M., Carmona, C., Pauchard, A. (2022). Invasive woody legumes: Climatic range shifts and their relationships to functional traits. *Global Ecology and Biogeography*. 2022; 00:1–13. Doi: 10.1111/geb.13590

### 4.2 Resumen

Analizar los cambios del espacio climático entre áreas nativas e introducidas para especies invasoras es una herramienta poderosa para comprender sus patrones de distribución y los factores que influyen en su propagación a nuevas áreas. En

este estudio, exploramos el cambio en las condiciones climática entre rangos de distribución de leguminosas leñosas invasoras y cómo los rasgos funcionales de estas especies se asocian con su distribución climática. Evaluamos los patrones globales de ocupación del espacio climático para 107 leguminosas leñosas invasoras en sus rangos de distribución nativos e introducidos, y las diferencias en seis rasgos funcionales clave. Utilizamos la función de densidad de probabilidad de rasgos (TPD) para estimar nichos probabilísticos de especies. Luego clasificamos las especies en cuatro grupos según las diferencias climáticas entre los rangos de distribución. Las comparaciones entre los grupos de cambio en la distribución climática y los rangos de distribución se evaluaron con modelos lineales mixtos. Además, comparamos los rasgos funcionales entre grupos de especies utilizando ANOVA. En general, encontramos que las especies invasoras exhibieron una superposición climática de baja a moderada entre sus rangos de distribución nativos e introducidos. Sin embargo, las condiciones climáticas en el área de distribución introducida fueron diferentes a las del área de distribución nativa. Las leguminosas invasoras se agruparon en cuatro grupos (Conservado, Expandido, Disociado e Incompleto), siendo la disociación entre nichos climáticos la más común. En términos de rasgos funcionales, el hallazgo más relevante fue que las especies del grupo Expansión tenían hojas más grandes que las especies del grupo Disociación. Nuestros resultados no mostraron un cambio consistente en el rango climático en todas las especies de leguminosas leñosas invasoras desde su distribución nativa hasta

su distribución introducida. Sin embargo, algunas especies tienden a invadir condiciones climáticas diferentes a las de su área de distribución nativa, lo que respalda la hipótesis de que algunas especies invasoras son capaces de adaptarse a nuevas condiciones ambientales. Finalmente, los rasgos funcionales pueden ser un buen predictor de cómo estas especies modifican sus espacios climáticos.

### **4.3 Introducción**

Las plantas invasoras han sido introducidas por humanos en diferentes partes del mundo y representan una amenaza importante para la conservación de la biodiversidad (Richardson and Rejmánek 2011; Rejmánek and Richardson 2013). En particular, existe gran preocupación por la invasión de plantas leñosas, de las cuales 622 especies (357 de ellas son árboles y 265 son arbustos) han sido identificadas como invasoras en todo el mundo (Richardson and Rejmánek 2011). Se sabe desde hace tiempo que la invasión está determinada por la interacción entre las condiciones ambientales de las áreas de introducción y las características de las especies que determinan su respuesta a esas condiciones ambientales, facilitando su establecimiento e invasión (Rejmánek 1999). Los estudios sobre la distribución de especies invasoras de árboles y arbustos han encontrado que la mayoría de ellas están limitadas por factores como el clima, el suelo y la disponibilidad de nutrientes, que afectan su capacidad para sobrevivir

en las nuevas áreas de introducción (Peterson 2003; Beauregard and De Blois 2014). Por lo tanto, las plantas invasoras pueden invadir áreas que se encuentran en condiciones adecuadas para su permanencia, generalmente en ambientes similares a los que se encuentran en sus áreas nativas (Rejmánek et al., 2005; Kraft et al., 2015). Es común que los estudios de distribución de especies se centren en variables climáticas, dado que son fuertes predictores de su distribución y permiten un rápido análisis y comprensión de la relación entre el ambiente y la distribución (Heikkinen et al. 2006; Thuiller et al. 2006). Por estas razones, analizar los cambios en el espacio climático entre áreas nativas e introducidas para especies invasoras permite comprender los patrones de distribución de las especies y los factores que influyen en las nuevas áreas de ocupación (González-Moreno et al. 2014).

Un gran número de estudios han estimado la superposición de las condiciones ambientales entre los rangos nativos y no nativos (rango introducido), utilizando observaciones directas y modelos de distribución de especies (Broennimann et al. 2012; Petitpierre et al. 2012; Guisan et al. 2014). Sin embargo, debido al bajo número de especies incluidas en la mayoría de estos estudios, es difícil generalizar (Guisan et al. 2014; Fernández and Hamilton 2015), y los patrones descritos han mostrado un comportamiento contradictorio de las especies invasoras. Algunos estudios han descrito una alta superposición en las condiciones ambientales entre las distribuciones nativas e introducidas (Sexton

et al. 2009; Petitpierre et al. 2012), mientras que otros encontraron una baja superposición, concluyendo que las distribuciones nativas e introducidas ocupan partes separadas del espacio ambiental, o que el área de distribución introducida representa una expansión de la nativa (Beaumont et al., 2009; Turner et al., 2015; Perret et al., 2018). Además, la mayoría de los estudios solo consideraron una parte de la distribución de las especies (clima), omitiendo el hecho de que las características de las especies (rasgos funcionales) relacionadas con la invasión pueden modular la distribución y respuesta de las plantas en diferentes condiciones ambientales (Fernández and Hamilton 2015; Carboni et al. 2017).

No está claro si algunos rasgos particulares de las plantas invasoras pueden estar asociados con la conservación del espacio climático entre los rangos de distribución nativa y de introducción. Las formas de crecimiento de las plantas invasoras pueden estar relacionadas con cambios en la distribución climática entre áreas nativas e invadidas, donde los arbustos y árboles muestran una menor similitud de nicho climático que las hierbas (Atwater et al. 2018). Sin embargo, Gallagher et al. (2010), no encontraron ninguna asociación entre los rasgos funcionales de las especies y el cambio en el espacio climático entre áreas nativas e invadidas. Además, algunos estudios han descrito que las especies invasoras presentan estrategias funcionales novedosas, que las hacen triunfar en diferentes ambientes e incluso pueden cambiar los valores medios de sus rasgos funcionales a lo largo de diferentes condiciones ambientales (Treurnicht

et al., 2020). Por ejemplo, algunas especies invasoras pueden exhibir rasgos funcionales asociados con la rápida adquisición de recursos, es decir, gran área foliar específica y gran altura de la planta, en ambientes con altos recursos, pero rasgos "conservadores" en ambientes con recursos limitados (Funk y Vitousek 2007; Leishman et al. 2007). Además, se ha descrito que las especies adaptadas a condiciones de estrés como sequía y temperaturas extremas en su área de distribución nativa casi nunca pueden invadir áreas con condiciones ambientales más extremas en el área introducida (te Beest et al. 2013). Sin embargo, es necesario tener en cuenta que diferentes rasgos funcionales pueden conferir diferentes ventajas en diferentes grupos taxonómicos o formas de crecimiento (Atwater et al. 2018). Sin embargo, Gallagher et al. (2010), no encontraron ninguna asociación entre los rasgos funcionales de las especies y el cambio en el espacio climático entre áreas nativas e invadidas. Además, algunos estudios han descrito que las especies invasoras presentan estrategias funcionales novedosas, que las hacen ser exitosas en diferentes ambientes e incluso pueden cambiar los valores medios de sus rasgos funcionales a lo largo de diferentes condiciones ambientales (Treurnicht et al., 2020). Por ejemplo, algunas especies invasoras pueden exhibir rasgos funcionales asociados con la rápida adquisición de recursos, es decir, gran área foliar específica y gran altura de la planta, en ambientes con altos recursos, pero rasgos "conservadores" en ambientes con recursos limitados (Funk and Vitousek 2007; Leishman et al. 2007). Además, se ha descrito que las especies adaptadas a condiciones de estrés como sequía y

temperaturas extremas en su área de distribución nativa casi nunca pueden invadir áreas con condiciones ambientales más extremas en el área introducida (te Beest et al. 2013). Sin embargo, es necesario tener en cuenta que diferentes rasgos funcionales pueden conferir diferentes ventajas en diferentes grupos taxonómicos o formas de crecimiento (Atwater et al., 2018).

Dentro de la lista global de especies leñosas invasoras identificadas en Richardson & Rejmánek (2011), la familia Fabaceae es la que engloba el mayor número de especies (138) (Rejmánek & Richardson, 2013). Esta familia tiene una amplia distribución (estando presente en todos los continentes y biomas terrestres excepto la Antártida). Además, las leguminosas son una de las familias de plantas más importantes para los humanos, quienes las utilizan para la producción de alimentos, forraje, medicinas y madera (Bradshaw et al. 2008; Richardson and Rejmánek 2011). Por lo tanto, las leguminosas representan una buena oportunidad para explorar, en un gran grupo de especies, las diferencias climáticas entre áreas nativas e introducidas, y si estas diferencias están asociadas con rasgos funcionales. Aquí planteamos dos preguntas principales:

- 1) ¿En qué se diferencian las distribuciones climáticas nativas e introducidas de las leguminosas leñosas invasoras? Esperamos que las distribuciones nativas e introducidas de leguminosas leñosas invasoras muestren una gran similitud en sus condiciones climáticas (es decir, conservadurismo de nicho).
- 2) ¿Cómo se asocian los rasgos funcionales de las leguminosas leñosas invasoras con su

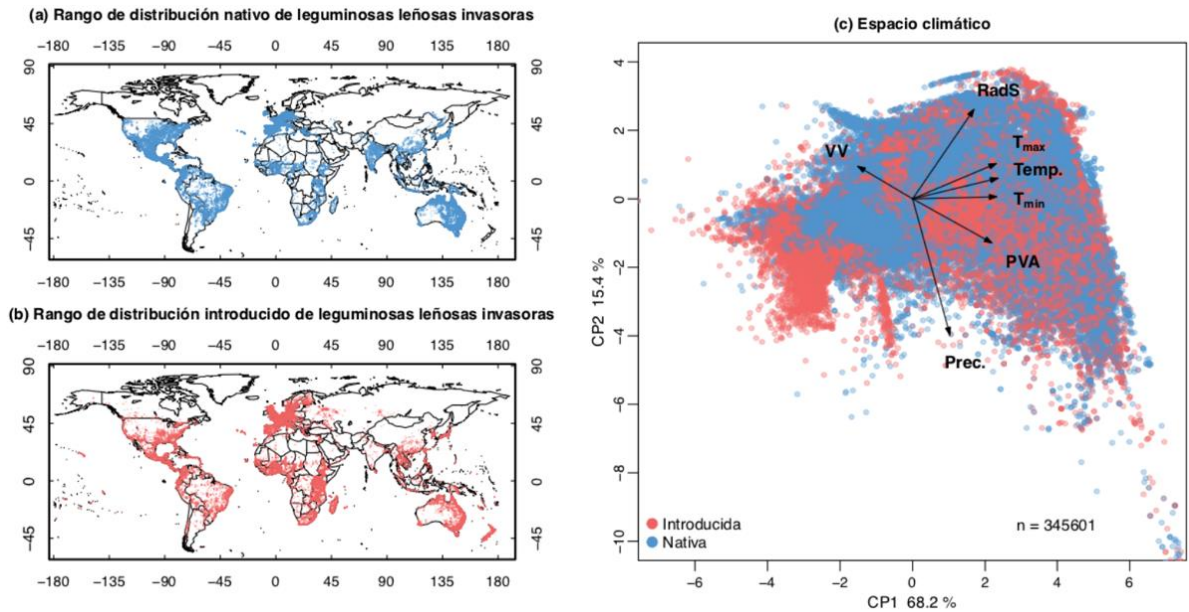
distribución climática? Esperamos que las leguminosas leñosas invasoras cuya distribución nativa está asociada a rangos climáticos extremos (por ejemplo, ambientes fríos, altas temperaturas y áreas secas), muestren un alto conservadurismo de nicho climático y rasgos funcionales conservadores (por ejemplo, alta densidad de madera, alto contenido de materia seca de las hojas y menor altura). Por el contrario, las plantas invasoras provenientes de climas no extremos exhibirán cambios en la distribución climática entre el área de distribución nativa e introducida y rasgos funcionales adquisitivos (por ejemplo, baja densidad de la madera y contenido de materia seca de las hojas; hojas grandes y mayores altura).

#### **4.4 Métodos**

##### Datos de ocurrencia

Considerando que la familia Fabaceae es la familia de plantas invasoras más prominente en todo el mundo, para este estudio se seleccionaron las 138 especies de leguminosas leñosas invasoras reportadas como invasoras en la lista de Rejmánek & Richardson (2013). Los nombres de las especies y los sinónimos se estandarizaron utilizando la base de datos TPL (*The Plant List*, <http://www.theplantlist.org>). Se recopilaron datos de ocurrencias desde GBIF (Global Biodiversity Information Facility, <https://www.gbif.org/>) de todos los nombres y sinónimos aceptados, utilizando el paquete de R *rgbif* (Chamberlain

et al. 2019). En total, se obtuvieron 790.858 ocurrencias, que luego se revisaron y verificaron exhaustivamente, eliminando ocurrencias sin coordenadas geográficas, coordenadas duplicadas, ubicaciones fuera de continentes e islas y valores atípicos (Maldonado et al. 2015), utilizando R para el Análisis de Información Geográfica (<https://rspatial.org/rosu/index.html>). Además, buscamos la distribución nativa de las especies en la base de datos de especies invasoras (Invasive Species Compendium -CABI) y en el Servicio internacional de información y base de datos de leguminosas (International Legume Database & Information Service- ILDIS) e incluimos el continente y los países. Es importante mencionar que el origen nativo de las especies en este estudio se establece considerando la resolución del país. Esto significa que no pudimos detectar los casos particulares en los que las especies son nativas e invasoras en un mismo país (Richardson and Rejmánek 2011). Todas las ocurrencias se clasificaron en el área nativa o introducida (**Figura 1.1a-b**). La **Tabla S 4.1** incluye la lista completa de especies y sus orígenes. Finalmente, eliminamos 31 especies sin ocurrencias o con menos de cinco ocurrencias, lo que resultó en una base de datos de 345.601 ocurrencias distribuidas en 107 especies.



**Figura 4.1** Distribución climática de leguminosas leñosas invasoras, los mapas incluyeron 345.601 ocurrencias para 107 especies según datos del GBIF. Todas las ocurrencias se clasificaron como en áreas nativas o introducidas. a) ocurrencias en el rango de distribución nativa de leguminosas invasoras. b) ocurrencias en el rango de distribución introducido de leguminosas invasoras. c) El espacio climático de las leguminosas leñosas invasoras (los dos primeros componentes de los ejes ACP de variables climáticas), incluyó todas las especies y sus áreas de distribución nativas e introducidas.

## Datos climáticos

Descargamos datos climáticos para la ocurrencia de especies de WorldClim versión 2.0 (resolución espacial de 30 segundos  $\sim 1 \text{ km}^2$ ; Fick & Hijmans, 2017, **Apéndice 1**). Seleccionamos solo variables climáticas utilizadas para el modelo interpolado espacial y observadas directamente desde las estaciones meteorológicas (**Tabla S 4.2**). Las variables seleccionadas fueron: i) Promedio anual de radiación solar (RadS,  $\text{kJ m}^{-2}$ ), ii) Precipitación total anual (Prec mm), iii) Temperatura máxima promedio anual ( $T_{\text{max}} \text{ } ^\circ\text{C}$ ), iv) Temperatura promedio anual

(Temp °C), v) Temperatura mínima promedio anual ( $T_{\min}$  °C) y vi) promedio anual de presión vapor de agua (PVA kPa) y vi) Velocidad del viento promedio anual ( $VV \text{ m s}^{-1}$ ).

### **Rasgos funcionales**

Recopilamos información sobre seis rasgos funcionales comúnmente asociados con el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de las plantas (Díaz et al. 2016). i) Área foliar (AF  $\text{mm}^2$ ), está relacionada con el balance energético y hídrico de la hoja (Díaz et al. 2016). En general, las hojas pequeñas son típicas de zonas secas con altas temperaturas y en elevaciones altas. En contraste, las hojas grandes son comunes en ambientes húmedos y soleados (Peppe et al. 2011; Wright et al. 2017), ii) El área foliar específica (AFE  $\text{mm}^2 \text{ mg}$ ), está relacionada con la fotosíntesis y la respiración, lo que refleja un equilibrio entre los costos de construcción de las hojas y el potencial fotosintético. Se reportan valores altos de AFE en ambientes con alta precipitación, los valores bajos de AFE son comunes cuando la temperatura promedio anual es alta (Wright and Westoby 2004; Díaz et al. 2016; Gong and Gao 2019), iii) Nitrógeno foliar (NF  $\text{mg g}^{-1}$ ) se correlaciona positivamente con las tasas de fotosíntesis y descomposición. Bajos valores de NF se relacionan con condiciones ambientales secas y altas temperaturas (Wright and Westoby 2004; Reich 2014), iv) La altura de la planta ( $A_{\max}$ ), se correlaciona con la historia de vida de la planta, la

dispersión de semillas, la vida útil de la planta y su capacidad para competir por luz. En sitios secos, muy fríos y elevaciones altas, la  $A_{\max}$  es generalmente menor y tiende a aumentar junto con la precipitación total anual (Díaz et al. 2016; Madani et al. 2018), v) Densidad de la madera ( $DM \text{ g cm}^{-3}$ ), refleja la inversión de carbono de una planta en su tallo y está relacionado con el almacenamiento del xilema, el soporte mecánico y el transporte de agua de las plantas (Chave et al. 2009). La DM aumenta con el aumento de la temperatura anual y la disminución de la precipitación anual (Wiemann and Williamson 2002). Finalmente, vi) la masa de semillas (MS) está relacionada con la competitividad, dispersión, supervivencia y capacidad de colonización de las plántulas (Cornelissen et al. 2003; Díaz et al. 2016). MS aumenta con el aumento de la temperatura y la radiación solar (Murray et al. 2004). Los valores de los rasgos funcionales se obtuvieron de la base de datos TRY (<https://www.try-db.org/TRYWeb/Home.php>; consultado en abril de 2019, consulte el **Apéndice 1**).

Siguiendo Carmona et al., (2021b) para cada especie, estimamos los valores promedio de cada rasgo, después de excluir los valores atípicos (observaciones a  $>3$  sd de la media de la especie). Los promedios para cada combinación especie-rasgo se calcularon primero dentro de los individuos (si se tomaron múltiples mediciones de un solo individuo), luego dentro de conjuntos de datos (si se midieron múltiples individuos en el mismo lugar) y finalmente dentro de las especies (si se midieron múltiples individuos en varios lugares). Dado que

algunas especies no tenían información para todos los rasgos, realizamos una imputación de rasgos filogenéticamente relacionados utilizando el paquete R `missForest` (Stekhoven and Bühlmann 2012). La información filogenética se obtuvo utilizando el paquete R `V. Phylomaker` (Jin and Qian 2019) y se incluyó en la imputación considerando los primeros diez vectores filogenéticos propios en la matriz a imputar, según lo recomendado por (Penone et al. 2014).

### **Análisis de los datos**

Para caracterizar los espacios climáticos de las especies tanto para los rangos nativos como para los introducidos, realizamos un análisis de componentes principales (ACP) con las siete variables climáticas escaladas mediante normalización  $Z$  con  $\mu = 0$ ,  $\sigma = 1$ . Los dos primeros componentes del ACP explicaron el 83,6% de la varianza (**Figura 4.1c**). El primer eje ACP (68,2% de la varianza explicada) se asoció principalmente con variables relacionadas con la temperatura, mientras que el segundo eje ACP (15,4%) se asoció con la precipitación total anual (**Figura 4.1c**). Utilizamos estos dos ejes ACP (a los que de ahora en adelante nos referiremos como “espacio climático”) para determinar el nicho climático de cada especie. Definimos los nichos climáticos nativo, introducido y total (es decir, considerando tanto las observaciones nativas como las introducidas) de cada especie como la densidad de ocupación del espacio climático en función de sus apariciones en el espacio climático. Considerar la densidad de ocupación es una forma más precisa de evaluar áreas de nicho que

simplemente comparar los límites del nicho ocupado por especies (Broennimann et al. 2012; Carmona et al. 2016, 2021b). Utilizamos la función *Kernel* de probabilidad gaussiana bivariada para estimar esta densidad; para cada nicho climático seleccionamos un ancho de banda utilizando la estimación de ancho de banda descrita en Duong & Hazelton (2003). El valor de la función *Kernel* en cada punto del espacio climático refleja la densidad (en términos probabilísticos) de ocurrencia de una especie en esas condiciones climáticas. Aplicamos un umbral de probabilidad del 99% para reducir el efecto de los valores atípicos extremos ( $\alpha=0,01$ , Carmona et al., 2019). La aplicación del umbral también permite definir áreas del espacio climático que no están ocupadas por nichos probabilísticos (fijando el valor de densidad en cero en puntos por debajo del umbral de probabilidad), lo que a su vez permite explorar qué parte del espacio climático está ocupado por un determinado nicho (ver 'tamaño del rango' a continuación). Después del umbral, los nichos climáticos se re-escalaron para garantizar que se integraran a 1, lo que significa que el volumen bajo el espacio climático bidimensional es igual a 1 para todos los nichos climáticos estimados; esto permite estimar la superposición entre cualquier par de nichos climáticos (ver más abajo y Carmona et al. 2016 para más explicaciones). Utilizamos el paquete TPD (Carmona 2019) para calcular los nichos climáticos, siguiendo los procedimientos sugeridos en Broennimann et al. (2012) y Carmona et al. (2019b).

Luego estimamos la disimilitud entre los nichos nativos e introducidos para cada especie. Para esto, utilizamos el índice de disimilitud basado en superposición (Superp.), estimado como 1: superposición entre los nichos climáticos nativos e introducidos de cada especie (la superposición se define como la integral del mínimo de los dos nichos climáticos; Carmona et al. 2016). Este índice refleja el nivel en el que los nichos climáticos nativo e introducido de una especie difieren entre sí (**Figura 4.2**), oscilando entre 0 (los nichos nativo y climático están exactamente distribuidos en el espacio climático) y 1 (cuando los dos nichos climáticos están completamente separados) (De Bello et al. 2013; Carmona et al. 2016). Utilizamos la función *dissim* en TPD para estimar la disimilitud (Disi) entre los nichos climáticos en las áreas de distribución nativas e introducidas de 107 especies de leguminosas leñosas invasoras. Consideramos las clases de superposición sugeridas por Rödder & Engler (2011) para facilitar la interpretación de los resultados: superposición nula o muy limitada (0–0,2), superposición baja (0,2–0,4), superposición moderada (0,4–0,6), superposición alta (0,6–0,8) y superposición muy alta (0,8–1). Además, exploramos la superposición utilizando el método de disponibilidad de nicho propuesto por (Broennimann et al. 2012); Estos resultados estuvieron muy correlacionados con la superposición utilizando el paquete TPD ( $R^2 = 0,96$ , **Figura S 4.1**). Debido a esto, y dado que el marco TPD nos permite estimar otras características de los patrones de ocupación del espacio climático (ver más abajo), optamos por reportar sólo valores basados en TPD. Para determinar si los nichos nativo e

introducido de cada especie eran menos similares de lo esperado por casualidad, comparamos el valor de superposición observado con los valores de superposición provenientes de un modelo nulo (**Figura S 4.2**). El modelo nulo para cada especie consistió en aleatorizar las etiquetas nativas o introducidas a través de todas las observaciones de la especie en el espacio climático y estimar un nuevo par de nichos (nativos e introducidos) cuyo superposición se estimó como se explicó anteriormente (Traba et al. 2015). Repetimos este procedimiento 999 veces para lograr 999 valores nulos de superposición. Luego estimamos la importancia del valor observado de superposición observando su clasificación dentro de los valores de superposición simulados y estimamos un valor p de dos colas a partir de esto ( $\alpha = 0.001$ , **Figura 4.2**).

Además, estimamos el componente de anidamiento (Anid) de la disimilitud entre el nicho nativo e introducido de cada especie. El componente de anidamiento de la disimilitud expresa la proporción de la disimilitud total entre los dos nichos que proviene de diferentes patrones de ocupación dentro de la parte compartida del espacio funcional (Carmona et al., 2019a, **Figura 4.2**). Por ejemplo, si el nicho invadido de una especie está completamente dentro de la parte del espacio climático donde el nicho nativo es distinto de cero, entonces el anidamiento es igual a 1. Por el contrario, si dos nichos están completamente segregados en el espacio climático, entonces el anidamiento es igual a 0.

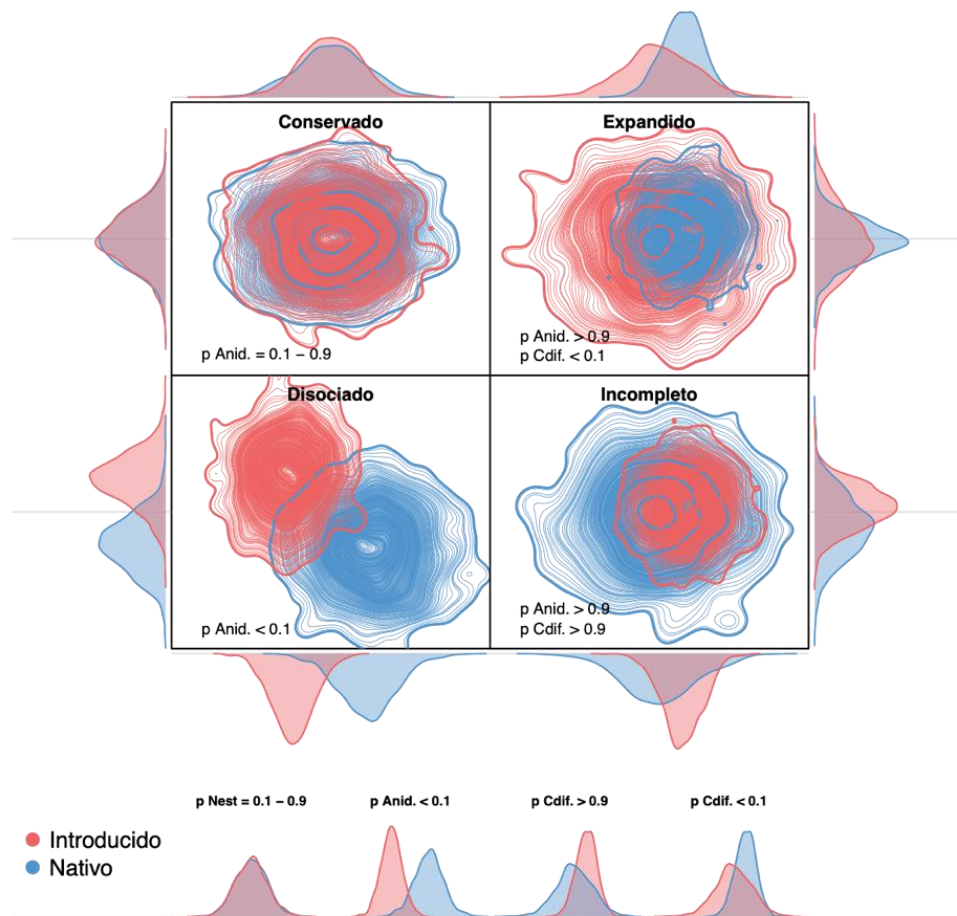
Finalmente, estimamos la cantidad total de espacio climático ocupado por cada nicho (equivalente a la riqueza funcional en el paquete TPD) y restamos el tamaño del rango invadido del tamaño del rango nativo. Este parámetro, al que llamamos diferencia de tamaño del rango climático (Cdiff), toma valores positivos cuando el rango nativo ocupa una mayor parte del espacio climático que el rango introducido y viceversa. Finalmente, realizamos un modelo nulo para examinar si la proporción de espacio ocupado en el rango introducido era significativamente mayor o menor que en el rango nativo (estimando una distribución nula de los valores de Cdiff mediante el mismo procedimiento de aleatorización que en el modelo nulo de superposición).

Utilizamos los resultados de los modelos nulos para Anid y Cdiff para caracterizar los patrones de ocupación de los espacios climáticos entre los rangos de especies nativas e introducidas (**Figura 4.2**). Se definieron cuatro grupos diferentes (**Tabla S 4.3**). Primero, las especies del grupo Conservado se definieron como aquellas con patrones de ocupación similares entre los rangos nativo e introducido. Incluimos en este grupo aquellas especies cuyo valor de anidamiento no difirió del esperado según el modelo nulo (es decir, valor de p para Anid entre 0,1 y 0,9). En segundo lugar, la Expansión incluyó especies con un área de distribución introducida que es mayor que la nativa y la contiene. Esto significa que el área de distribución introducida ocupa las mismas condiciones climáticas que la nativa, pero también algunas nuevas (Broennimann et al. 2012).

Incluimos en este grupo aquellas especies cuyo valor de anidación fue mayor de lo esperado bajo el modelo nulo (valor de  $p$  para  $Anid > 0.9$ ) y cuyo nicho introducido fue mayor de lo esperado por casualidad en comparación con el rango nativo ( $p\ Cdiff < 0.1$ ). En tercer lugar, el grupo de Disociación incluyó especies con patrones contrastantes de ocupación de nichos climáticos entre rangos (Fernández & Hamilton, 2015). Incluimos en este grupo aquellas especies cuyo valor de anidación fue menor de lo esperado bajo el modelo nulo (valor de  $p$  para  $Anid < 0.1$ ), lo que indica que tanto los rangos nativos como los introducidos ocupan al menos algunas porciones exclusivas del espacio climático. Finalmente, las especies del cuarto grupo, llamado Incompleto, fueron aquellas en las que el nicho introducido ocupa un subconjunto del nicho nativo (es decir, el área de distribución introducida está anidada dentro del área de distribución nativa). Incluimos en este grupo aquellas especies cuyo valor de anidación fue mayor de lo esperado bajo el modelo nulo (valor de  $p$  para  $Anid > 0.9$ ) y cuyo nicho introducido fue más pequeño de lo esperado por casualidad en comparación con el área de distribución nativa ( $p\ Cdiff > 0.9$ ).

Finalmente, comparamos grupos de cambios climáticos (basados en las diferencias entre los nichos climáticos nativos e introducidos, como se describe en la **Figura 4.2**) utilizando modelos lineales mixtos donde los dos primeros ejes del ACP y todas las variables climáticas se consideraron como variables independientes. Utilizamos la identidad de las especies como un factor aleatorio

para tener en cuenta las medidas repetidas y la desigualdad en el número de observaciones entre especies. Además, utilizamos ANOVA para comparar los valores de los diferentes rasgos funcionales entre grupos de especies.



**Figura 4.2** Cuatro grupos de cambios climáticos de especies invasoras, con el rango de distribución nativa representado en azul y la distribución introducida en rojo. Las especies fueron asignadas a diferentes grupos de acuerdo con los valores de anidamiento (Anid) y el índice de diferencia de riqueza funcional (diferencias de tamaño del rango climático - Cdiff) al comparar las distribuciones nativa e introducida. Tanto los valores de Anid como CDiff se evaluaron frente a un modelo nulo que aleatorizó la adscripción de observaciones individuales entre los rangos nativo e introducido. Valores de anidamiento más altos de lo esperado por casualidad ( $p_{Nest} > 0,9$ ) indican que uno de los rangos climáticos (ya sea el introducido o el nativo) está contenido dentro del otro; en esos casos, las especies se clasificaron en el grupo de Expansión cuando el nicho

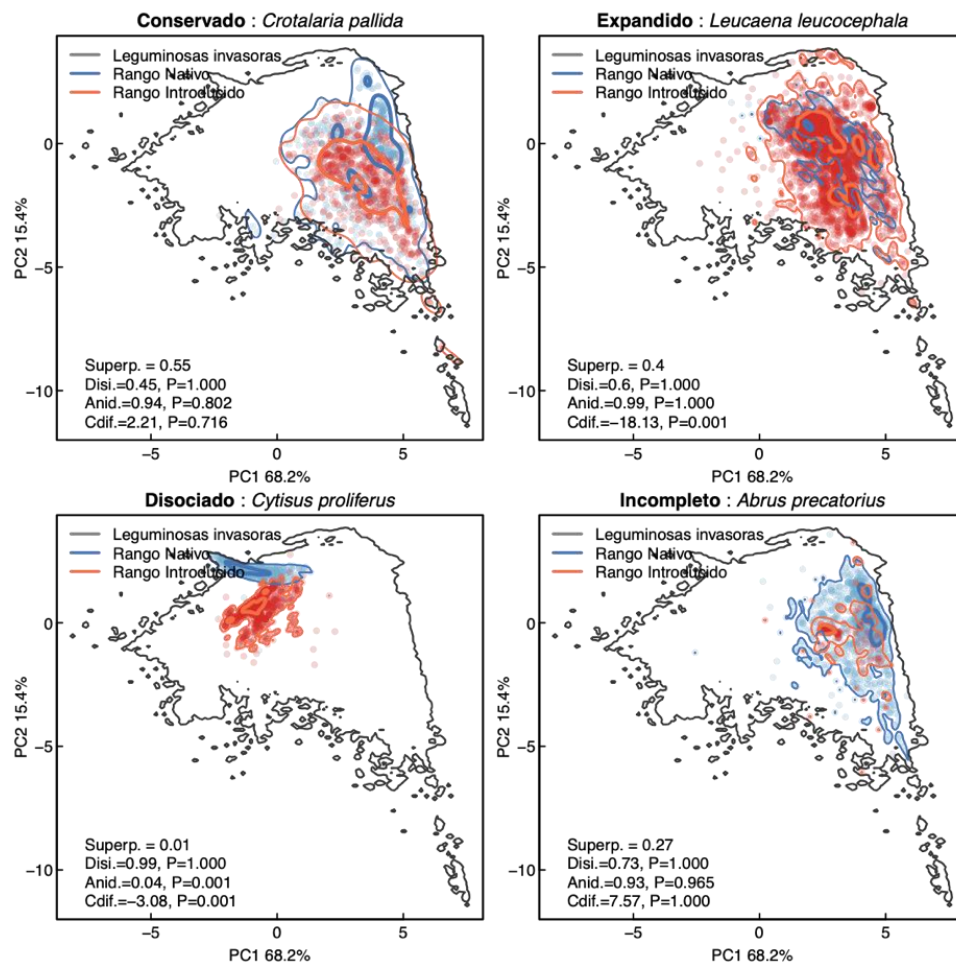
climático invadido era significativamente mayor que el nicho climático nativo ( $p Cdiff < 0,1$ ) y en el grupo Incompleto cuando el nicho climático nativo era significativamente mayor que el introducido ( $p Cdiff > 0,9$ ). Por el contrario, las especies con valores de anidamiento inferiores a los esperados ( $p Anid < 0,1$ ) se clasificaron en el grupo de Disociación, lo que indica que los dos nichos climáticos ocupan al menos algunas áreas exclusivas del espacio climático. Finalmente, las especies cuyo valor de anidamiento no difirió del esperado por casualidad ( $0,1 < p Anid < 0,9$ ) se incluyeron en el grupo Conservado.

## 4.5 Resultados

En general, los nichos climáticos nativos e introducidos de las especies de leguminosas leñosas invasoras fueron muy diferentes. Nuestros resultados mostraron una superposición muy limitada (0,0–0,2) entre el rango de distribución nativo e introducido para 20 especies, una superposición baja (0,2–0,4) para 42 especies, una superposición moderada (0,4–0,6) para 38 especies, una superposición alta (0,6–0,8) para solo 7 especies y ninguna especie mostró una superposición muy alta (0,8–1,0) (Rödder and Engler 2011). 103 especies (de 107) presentaron diferencias significativas entre el espacio nativo e introducido (**Figura 4.3, Figura S 4.3**). Sin embargo, todas las especies tenían al menos una parte de su espacio climático introducido anidado dentro de su espacio de distribución nativo (**Figura S 4.3**).

Definimos cuatro grupos de leguminosas invasoras según la diferencia en la ocupación del espacio climático entre los rangos de distribución nativos e introducidos (**Figura 4.3, Figura S 4.3**). Se clasificaron 30 especies en el grupo “Conservado”, 7 en el grupo “Incompleto”, 21 especies en el grupo “Expandido” y

49 especies en el grupo “Disociado”. La **Figura 4.3** incluye ejemplos de cada grupo. Además, la prueba de  $\chi^2$  mostró diferencias en la frecuencia entre los 4 grupos ( $P < 0,001$ ), lo que confirma que las leguminosas leñosas invasoras tienen desproporcionadamente más probabilidades de ocupar los espacios climáticos de manera diferente que el área de distribución nativa.

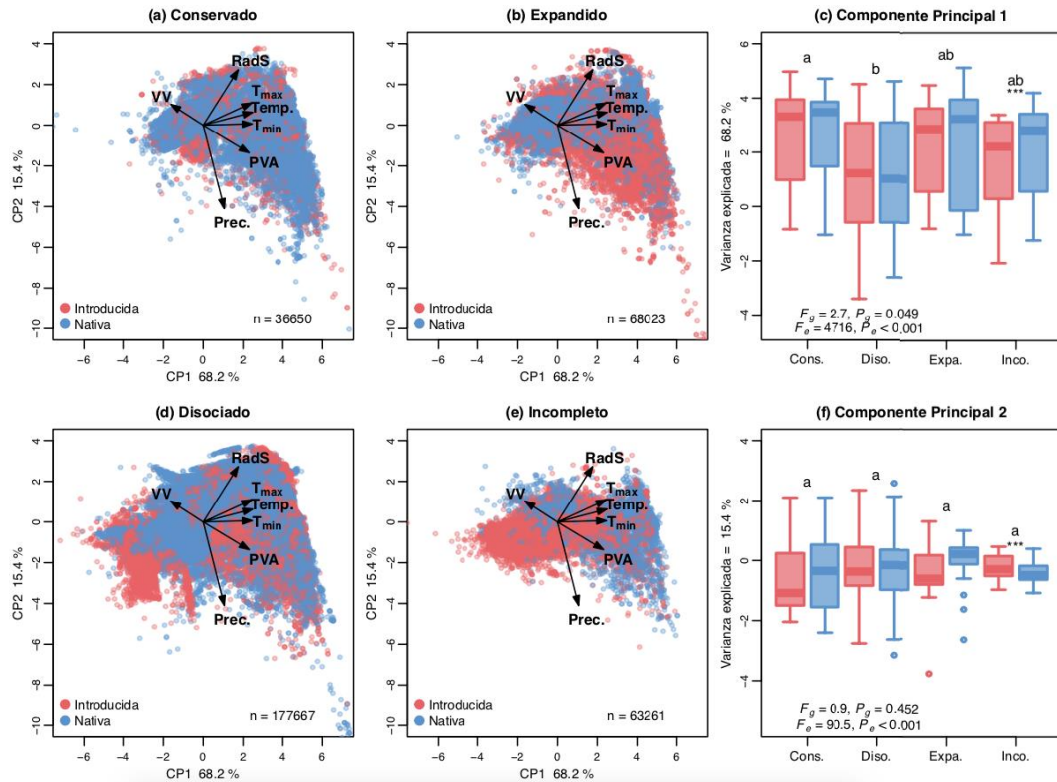


**Figura 4.3** Ejemplos de especies en los cuatro grupos según su comportamiento en el espacio climático entre el área nativa e introducida (Los nichos climáticos de las 107 especies estudiadas están disponibles en la **Figura S 4.3**). Para cada especie, los puntos azules y rojos representan ocurrencias nativas e introducidas en el espacio climático, respectivamente. Las líneas muestran

las curvas de nivel del 99% y 50% de la distribución probabilística para cada nicho (nativo e introducido). Las explicaciones sobre los criterios para incluir especies en cada grupo se pueden encontrar en la **Figura 2** y en el texto principal.

Hubo diferencias significativas entre los grupos de espacios climáticos en el eje 1 del PC (**Figura 4.4**), relacionadas con la temperatura. Las especies del grupo conservado se distribuyeron principalmente a temperaturas más altas (valores altos en CP1) que los otros grupos. Por el contrario, no encontramos diferencias significativas entre los grupos en el eje 2 de PC (**Figura 4.4**). Por otro lado, encontramos diferencias significativas dentro de los grupos (entre los rangos nativo e introducido) en CP1 para todos los grupos y CP2 para los grupos Conservado y de Expandido. Las especies del grupo Conservado presentaron diferencias significativas entre el rango de distribución nativo e introducido, con temperaturas más altas en el rango nativo (**Figura 4.4**). El grupo de Disociado mostró la temperatura más baja en el rango nativo (**Figura 4.4**), aumentando la temperatura y disminuyendo la precipitación en las áreas introducidas (**Figura S 4.4**). Además, este grupo no mostró diferencias entre los rangos nativos e introducidos en CP2 (**Figura 4.4**). Finalmente, tanto el grupo Incompleto como el de Expandido mostraron mayor temperatura en el rango nativo que en el introducido; sin embargo, el grupo Incompleto invadió áreas con mayor precipitación que las áreas nativas (valores más altos en CP2), mientras que el patrón del grupo Expandido fue el opuesto (valores más bajos en CP2 en áreas

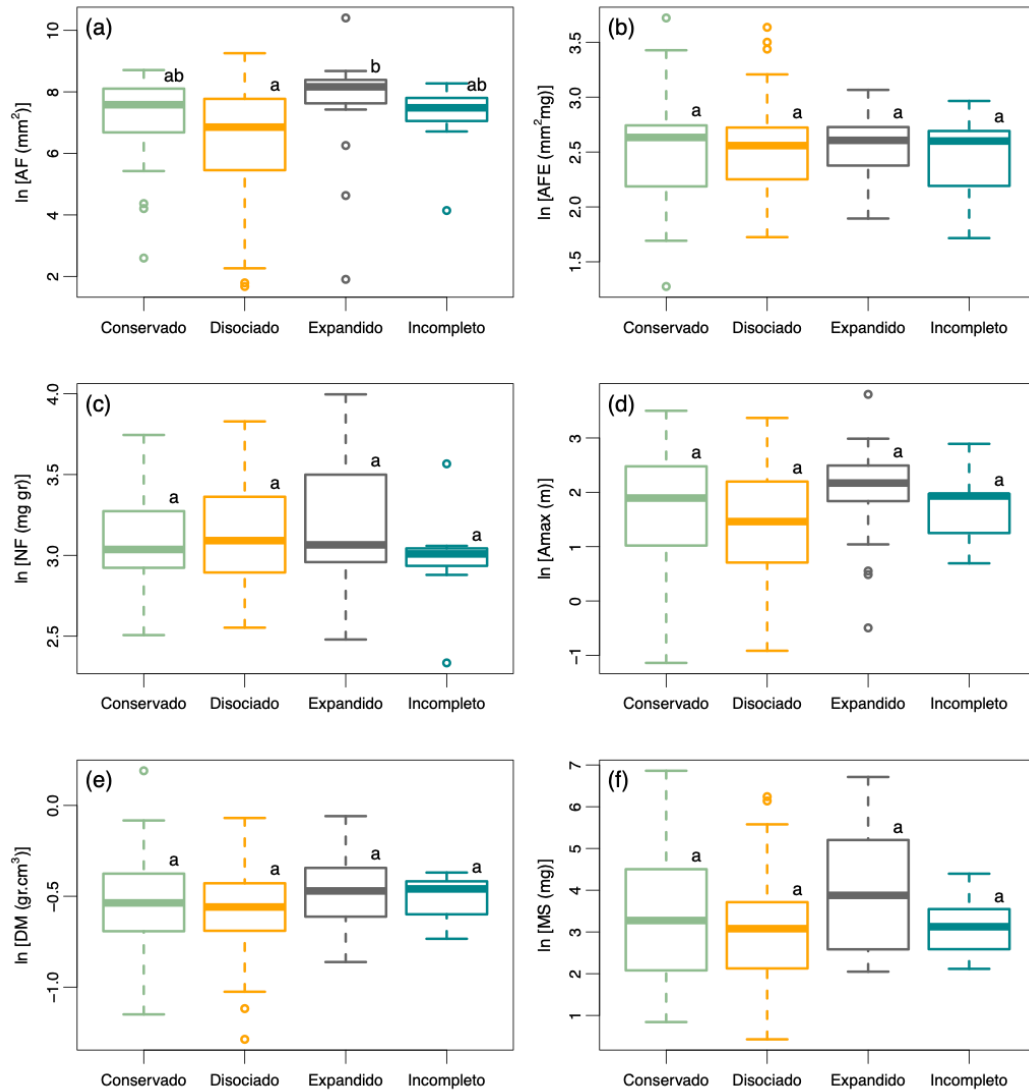
invasoras que en nativas) (**Figura 4.4**). Cada grupo mostró comportamientos diferentes con respecto a las variables climáticas individuales (**Figura S 4.4**).



**Figura 4.4** Diferencias en el espacio climático por grupos de especies.  $F_g$  y  $P_g$  indican los resultados del ANOVA por grupos,  $F_s$  y  $P_s$  indican los resultados del ANOVA por estatus para cada grupo (entre rango nativo e introducido por grupo obtenido de un modelo lineal mixto). Las letras indican diferencias entre los cuatro grupos de especies, las diferencias entre el rango nativo e introducido para cada uno de los grupos en los componentes 1 y 2 se pueden observar con el nivel de significancia ( $<0.001$  \*\*\*,  $<0.01$  \*\*,  $<0.5$  \*).

El único rasgo funcional que mostró diferencias significativas entre grupos de especies invasoras fue el área foliar. Las principales diferencias funcionales se encontraron entre los grupos de Disociación y Expansión. Las especies del grupo

Expansión tenían hojas más grandes (**Figura 4.5a**) que las especies del grupo Disociación.



**Figura 4.5** Diferencias en rasgos funcionales por grupos de especies de leguminosas leñosas invasoras. Las letras indican diferencias entre los grupos de especies obtenidas del ANOVA por grupos. Área foliar (AF), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (NF), Altura de la planta ( $A_{max}$ ), Densidad de la madera (DM) y Masa de semillas (MS).

## 4.6 Discusión

Después de comparar el clima de los rangos de distribución nativos e introducidos de 107 especies de leguminosas leñosas invasoras, y cómo las diferencias entre los dos rangos en términos de clima podrían ser impulsadas por rasgos funcionales, encontramos que 1) las especies de leguminosas leñosas invasoras generalmente exhibieron de baja a moderada superposición climática entre sus rangos de distribución nativos e introducidos, pero 2) estas diferencias podrían clasificarse en cuatro grupos contrastantes, de los cuales una disociación del espacio climático en el rango introducido fue el patrón más común, 3) particularmente en el caso de las especies con hojas pequeñas. Cuando examinamos los diferentes comportamientos de las especies con respecto al espacio ocupado, nuestros resultados mostraron patrones consistentes con estudios previos que muestran diferencias en las condiciones climáticas entre áreas nativas e introducidas (Broennimann et al. 2012; Early and Sax 2014). Sin embargo, nuestro estudio tiene la ventaja de incluir otros índices que nos ayudaron a detectar que valores bajos de superposición climática (alta disimilitud) no necesariamente indican que los dos rangos de distribución no comparten gran parte del espacio climático. Por el contrario, nuestro análisis de anidamiento indica que, en la mayoría de las especies, la mayor disimilitud en los nichos climáticos entre los rangos nativos e introducidos se debe a patrones

diferenciales de ocupación de porciones del espacio climático (**Figura S 4.5**). Este resultado es consistente con la idea de que el filtrado ambiental influye en la distribución de las especies (Rejmánek et al. 2005; Kraft et al. 2015a; Turner et al. 2015), y que las condiciones ambientales del área nativa pueden predecir las áreas potenciales de invasión de la especie (Petitpierre et al. 2012; Early and Sax 2014). Sin embargo, reconocemos que otros factores ambientales como el suelo y las características de los mutualismos son una parte importante de la distribución de las especies e incluirlos en el futuro podría ayudarnos a comprender mejor su distribución (Heikkinen et al. 2006; Beauregard and De Blois 2014; Simonsen et al. 2017).

A pesar de la gran diferencia general y la alta anidación entre los rangos nativos e introducidos, hubo diferencias sustanciales entre las especies de leguminosas leñosas invasoras, lo que nos permitió clasificarlas en cuatro grupos de cambios climáticos. La mayoría de las especies de leguminosas se clasificaron en el grupo de Disociado (49 especies), que incluye especies con diferencias en las condiciones climáticas entre sus rangos de distribución nativos e introducidos. La alta prevalencia de este grupo concuerda con autores que han postulado que el éxito de la invasión puede estar relacionado con la capacidad de la especie para adaptarse a nuevas condiciones ambientales y tener una alta tolerancia climática (Perret et al., 2018). Sin embargo, 58 de las especies estudiadas mostraron un comportamiento diferente, lo que dificulta hacer generalizaciones amplias.

Asimismo, es posible que el espacio climático ocupado por leguminosas leñosas invasoras pueda cambiar en el espacio y el tiempo debido al tiempo transcurrido desde la introducción y al futuro avance de la invasión en áreas introducidas (Beaumont et al. 2009; Gallagher et al. 2010).

En general, encontramos diferencias significativas en el clima entre el área de distribución introducida y nativa para todos los grupos de especies, pero con diferentes direcciones. Por ejemplo, el grupo Conservado, a pesar de mostrar una alta superposición climática, tiende a ocupar áreas en el área introducida con temperaturas y precipitaciones más bajas que en el área nativa. Estas especies ya se distribuyen naturalmente en climas extremos, por lo que no es sorprendente que invadan áreas con climas menos extremos (te Beest et al. 2013; Hejda et al. 2015; Turner et al. 2015). Por otro lado, el grupo Disociado, a pesar de mostrar temperaturas ligeramente más altas en la distribución introducida que en la nativa, sigue siendo el grupo con temperaturas más bajas en los dos rangos de distribución. Esto sugiere que las leguminosas leñosas de este grupo tienen preferencia de hábitat frío y alta tolerancia climática no expresada en el área de distribución nativa (Araújo et al. 2013; Perret et al. 2018). Las especies del grupo de Expandido se expanden más allá de los límites de su distribución nativa, preferentemente desplazándose a áreas introducidas con temperaturas y precipitaciones más bajas. Esto puede estar asociado con restricciones abióticas (clima) en el área de distribución introducida y la alta tolerancia climática de estas

especies (Araújo et al. 2013; Perret et al. 2018). Además, es posible que las especies de Expansión sean capaces de superar o no experimenten restricciones bióticas cuando encuentran nuevos climas (Beaumont et al. 2009; Gallagher et al. 2010). Lo contrario sucede con las especies del grupo Incompleto, es decir, el área de distribución introducida es un subconjunto del área de distribución nativa en términos de temperatura y precipitación. Es posible que las especies de este grupo experimenten restricciones bióticas o abióticas en las áreas de introducción (Hejda et al., 2015; Turner et al., 2015), que reduzcan su nicho climático realizado. Además, es posible que muchas de estas especies hayan sido introducidas recientemente y, en consecuencia, no hayan tenido tiempo de expresar plenamente su nicho climático en las áreas de introducción (Bradley et al. 2014).

En términos de rasgos funcionales, nuestros resultados mostraron que el área foliar difería entre grupos de especies. Estos resultados son consistentes con las relaciones esperadas entre los rasgos funcionales y las variables climáticas y contrastan con Gallagher et al. (2010), quienes no encontraron diferencias en los rasgos funcionales entre los grupos de cambio climático. El grupo Conservado presentó alta área foliar, lo que es consistente con su tendencia a ocupar áreas con altas precipitaciones y temperaturas (Wright et al. 2017). El grupo Expandido presentó el AF más grande y no se distribuye en condiciones climáticas extremas, características que generalmente describen especies adquisitivas (Funk and

Vitousek 2007; Leishman et al. 2007). Siguiendo la misma lógica, el grupo Incompleto presentó baja AF, lo cual es un rasgo común para especies que se distribuyen en condiciones climáticas extremas, como altas temperaturas (Bruehlheide et al. 2018). También encontramos baja AF para especies en el grupo de disociación, también asociada con condiciones climáticas restrictivas como temperaturas mínimas más bajas (Peppe et al. 2011; Madani et al. 2018). Los rasgos funcionales de los grupos Conservado y Expandido son consistentes con estudios que describen que las especies invasoras tienen rasgos foliares adquisitivos (Van Kleunen et al. 2010; Carboni et al. 2017). Por el contrario, los rasgos funcionales de los grupos Incompleto y Disociado fueron más conservadores, lo cual es típico en especies que pueden tolerar condiciones climáticas extremas. Por ejemplo, un área foliar pequeña reduce la transpiración, lo que reduce el riesgo de cavitación (Wright et al. 2017). No encontramos diferencias entre grupos en los otros rasgos considerados, posiblemente porque consideramos solo especies leñosas de una sola familia, lo que restringe la cantidad de variación funcional (Carmona et al. 2021a). Estos resultados, junto con otros estudios que exploran el cambio en el espacio climático en combinación con rasgos funcionales, son una herramienta muy útil para comprender si los cambios en la distribución climática de las especies invasoras son un componente común del proceso de invasión. Además, pueden ayudar a predecir la distribución futura de plantas invasoras, lo cual es esencial para anticipar y controlar las invasiones (Qiao et al. 2017; Nunez-Mir et al. 2019).

De esta manera, podemos concluir las siguientes tres tendencias principales: i) las especies estudiadas parecen mostrar conservadurismo climático. Sin embargo, las especies invasoras de leguminosas leñosas pueden distribuirse en nuevas condiciones climáticas en el área introducida. Además, sería interesante incluir factores no climáticos, como variables del suelo, mutualismos y perturbaciones que puedan complementar la comprensión de la distribución de especies invasoras en las áreas invadidas. ii) son posibles cuatro comportamientos diferentes entre rangos de distribución; sin embargo, la disociación del nicho climático en áreas introducidas es lo más común entre las leguminosas leñosas. Estos diferentes comportamientos pueden ser resultado del tiempo transcurrido desde la introducción y de la adaptación a un nuevo entorno. En este caso, monitorear los cambios temporales en el nicho climático de estas especies ayudaría a comprender mejor la dinámica de los nichos climáticos asociados al proceso de invasión. iii) Los rasgos funcionales de los grupos de especies son consistentes con los patrones esperados para su distribución climática. En algunas especies, las variables climáticas en la distribución nativa parecen estar restringidas a su distribución en el área introducida, lo que resalta el potencial de utilizar rasgos funcionales para predecir la susceptibilidad de diferentes ambientes a la invasión de una determinada especie. Finalmente, combinar información sobre el nicho climático y los rasgos funcionales de las especies es una herramienta interesante para predecir futuras

invasiones tanto en climas similares a los de su área de distribución nativa como en nuevos ambientes como consecuencia del cambio climático.

#### **4.7 Agradecimientos**

Agradecemos al Grupo de Macroecología de la Universidad de Tartu, especialmente a Riin Tamme y Meelis Pärtel. Además, agradecemos a Roy González-M Universidad del Tolima por sus comentarios y apoyo estadístico. Esta investigación fue apoyada por el Fondo Europeo de Desarrollo Regional (beca Dora Plus para estudiante de doctorado visitante y Centro de Excelencia EcolChange). CPC recibió el apoyo del Ministerio de Educación e Investigación de Estonia (PSG293) y el Fondo Europeo de Desarrollo Regional a través del programa Mobilitas Pluss del Consejo de Investigación de Estonia (MOBERC40). MV y AP fueron financiados por Fondecyt 1180205 y ANID/BASAL FB210006.

#### **4.8 Declaración de disponibilidad de datos**

Los autores declaran que todas las ocurrencias de especies se obtuvieron del Fondo de Información sobre Biodiversidad Global (GBIF, <https://www.gbif.org/>). Los datos climáticos se descargaron de WorldClim 2.0 – Global Climate Data (<http://www.worldclim.com/>). Se buscó la categoría de especies invasoras (Nativa e introducida) en las bases Invasive Species Compendium (CABI,

<https://www.cabi.org/>) y en International Legume Database (ILDIS, <https://www.ildis.org/>). Los datos de rasgos de leguminosas se descargaron de datos disponibles públicamente en TRY Plant Trait Database versión 5.0 ([www.try-db.org/TryWeb/Home.php](http://www.try-db.org/TryWeb/Home.php)). La información sobre clasificación de especies, clima nativo y áreas de distribución introducidas se incluye en la Información de respaldo S1. Además, en el **Apéndice 1** se puede encontrar una lista de las referencias de las que se extrajeron los datos.

#### 4.9 Información suplementaria – [Apéndice 1](#)

**Tabla S 4.1.** Distribuciones de las leguminosas leñosas invasoras por clasificación de origen.

**Tabla S 4.2.** Variables climáticas descargadas de WorldClim versión 2.0 (resolución espacial 30 segundos ~1 km<sup>2</sup>; Fick & Hijmans, 2017) e importancia en los primeros ejes principales del análisis ACP

**Tabla S 4.3.** Clasificación por grupos de las leguminosas leñosas invasoras

**Figura S 4.1.** Correlación entre la superposición calculada con el paquete TPD (De Bello et al., 2013; Carmona et al., 2016) y el método de superposición de nicho disponible propuesto por Broennimann et al. (2012).

**Figura S 4.2.** Modelos nulos para la categorización de especies en cuatro grupos diferentes según los valores de Anidamiento (Anid.) y el índice de diferencia de riqueza funcional (Diferencia de tamaño del rango climático – Cdif.) al comparar las distribuciones nativa e introducida

**Figura S 4.3.** Rangos de distribución nativa e introducida para 107 especies de leguminosas leñosas invasoras. Superposición (Superp.), Disimilitud (Disi.), Anidamiento (Anid.), Diferencia de tamaño del rango climático (DCdif.). Valores

p para los índices estimados por el método de distribución de probabilidad de rasgos (TPD).

**Figura S 4.4.** Variables climáticas individuales para cada grupo.

**Figura S 4.5.** Comparación de índices de Superposición (Superp.), Disimilitud (Disi.), Anidamiento (Anid.) y Diferencia de tamaño del rango climático (DCdiff.), estimados por el método de distribución de probabilidad de rasgos (TPD) para los grupos climáticos de las leguminosas leñosas invasoras.

## **5 CAPITULO II**

### **5.1 Espacio funcional de las leguminosas leñosas invasoras: rasgos novedosos asociados a su distribución climática y potencial de invasión**

Maribel Vásquez-Valderrama<sup>1,2</sup>, Roy González-M.<sup>3</sup>, Carlos P. Carmona<sup>4</sup>, Aníbal Pauchard<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción 4070386, Chile

<sup>2</sup>Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago 7800003, Chile

<sup>3</sup>Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad del Tolima, Ibagué 730006299, Colombia

<sup>4</sup>Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Juhan Liivi 2, 50409 Tartu, Estonia

### **5.2 Resumen**

El potencial invasor de las especies de plantas exóticas se ha atribuido a la capacidad de ocupar condiciones ambientales nuevas dentro y fuera de sus áreas de distribución natural, donde, gracias a sus rasgos funcionales logran colonizar, sobrevivir y desempeñarse eficientemente. La familia Fabaceae

presenta el mayor número de especies leñosas invasoras a nivel global y una amplia variabilidad en sus rasgos funcionales, por lo cual, es un modelo de estudio interesante para explorar ¿cómo son los patrones funcionales de las leguminosas leñosas invasoras y no invasoras a nivel global? y ¿cómo cambia el espacio funcional de las leguminosas leñosas invasoras a partir de su distribución climática? Se generaron tres grupos de especies (plantas leñosas del mundo, leguminosas leñosas no invasoras y leguminosas leñosas invasoras) que tenían información sobre rasgos funcionales. Se caracterizó el espacio funcional de cada grupo de especies usando densidades de probabilidad de rasgos (TPD). Para las leguminosas leñosas invasoras también se caracterizó el espacio funcional para cuatro grupos climáticos (Conservado, Disociado, Expandido e Incompleto, Capítulo 1). Finalmente, se comparó el valor medio de los rasgos de cada grupo climático de las leguminosas invasoras con los valores medios de los rasgos definidos para las plantas leñosas del mundo y leguminosas no invasoras a partir de modelos nulos. Los resultados mostraron que las especies de leguminosas leñosas invasoras, en conjunto, parecen presentar rasgos funcionales similares a las plantas leñosas del mundo y leguminosas no invasoras. Sin embargo, al clasificar las leguminosas leñosas invasoras en grupos climáticos, se encontró que el nitrógeno foliar y la densidad de madera, resultan ser significativamente mayores al de las plantas leñosas del mundo y las leguminosas no invasoras. Adicionalmente, para el grupo de leguminosas invasoras Expandido se encontró diferencias significativas en la masa de semilla

respecto las plantas del leñosas del mundo y las leguminosas no invasoras. Estos resultados, permitieron concluir que las leguminosas leñosas invasoras presentan una combinación de rasgos foliares de rápida adquisición de recursos y densidad de la madera de mayor conservación de recursos, posiblemente como una estrategia funcional novedosa fuera de los patrones funcionales esperados para una especie dada en relación con su forma y función. Así mismo, la masa de semilla parece ser un rasgo novedoso para que algunas especies de leguminosas leñosas se expandan hacia condiciones ambientales diferentes de las de su área de distribución nativa y se conviertan en invasoras.

### **5.3 Introducción**

Las especies exóticas invasoras son una amenaza para la conservación de la biodiversidad y los ecosistemas naturales a nivel global (Chapin et al. 2000; Wang and Wan 2021). Estas especies, generalmente, son tolerantes a diferentes perturbaciones ambientales y la amplia variación de las condiciones climáticas donde se distribuyen; además, tienen una alta capacidad competitiva frente a las especies nativas, lo cual, se atribuye a los rasgos funcionales que las caracterizan y el rol de estos rasgos en los procesos de invasión (Kaushik et al. 2022). Entendiendo los rasgos funcionales como las características fisiológicas, morfológicas y fenológicas de las plantas que interfieren en su crecimiento, reproducción y supervivencia (Violle et al. 2007). Actualmente, se reconoce un

espectro de economía funcional de las plantas vasculares (Díaz et al. 2016), donde la ubicación de las especies en ese espectro se asocia fundamentalmente al como adquieren y usan los recursos para mantener el equilibrio de sus tasas demográficas, y como se desempeñan bajo diferentes condiciones ambientales (Westoby et al. 2002; Díaz et al. 2016). De tal forma, especies de rasgos asociados con la adquisición rápida de recursos (mayores área foliar y área foliar específica, y menores contenido foliares de materia seca y densidad de madera), contrastan funcionalmente con aquellas especies que presentan rasgos de mayor conservación de recursos, por contar con altas inversiones en tejidos –densidad de madera en tallos y altos contenido foliar de material seca, por ejemplo– (Crawley et al. 1996; Funk and Vitousek 2007). Adicionalmente, para que estas especies se puedan establecer, sobrevivir y desempeñar eficientemente en diferentes ambientes, tienen unas compensaciones funcionales a lo largo del continuo forma y función donde se ubican (Méndez-Alonzo et al. 2012). Por ejemplo, aquellas especies de altura máxima mayor, que generalmente tienen mayor densidad de madera y tejido foliar, tienen una mejor tolerancia a los ambientes climáticos restrictivos (e.g. baja precipitación, alta evapotranspiración potencial), pero son limitadas competitivamente en ambientes poco restrictivos, en relación con aquellas especies de rasgos más adquisitivos (Bruehlheide et al. 2018; Díaz et al. 2016). Bajo este contexto, la profundización sobre el espectro de economía funcional de las especies de plantas invasoras y sus

compensaciones funcionales, puede mejorar el entendimiento de los rasgos y las estrategias funcionales que rigen los procesos de invasión de las plantas leñosas.

Aunque estudios recientes sobre la ecología de algunas especies de plantas invasoras se han enfocado en la comparación de sus rasgos funcionales respecto las especies nativas, los resultados ha mostrado patrones contradictorios. Mientras que algunos no han detectado diferencias entre los rasgos de las especies invasoras y nativas (Tecco et al. 2010; Hulme and Bernard-Verdier 2018; Kaushik et al. 2022), otros, resaltan que las especies invasoras presentan rasgos morfológicos foliares, fundamentalmente adquisitivos, relacionados con mayores tasas fotosintéticas, altas tasas de crecimiento y mayor captura de carbono respecto las nativas, que en consecuencia aumentan su potencial competitivo en nuevas áreas de colonización (Van Kleunen et al. 2010; Mathakutha et al. 2019b). En contraste, también se ha descrito que las plantas invasoras pueden presentar rasgos conservadores, como menor área foliar específica, y mayor tamaño y masa seca de las semillas, lo que determina su potencial invasor en diferentes ambiente (Godoy et al. 2012; Gallagher et al. 2015; Kaushik et al. 2022). Lo cual, deja en evidencia diferentes comportamientos para las especies invasoras.

La familia Fabaceae (leguminosas) es un modelo de estudio ecológico interesante para resumir la alta variabilidad de los rasgos funcionales asociados

a la diversidad de grupos taxonómicos y formas de vida, ya que abarca cerca del 5% de las especies de plantas a nivel mundial (Schmid 2014; Vasconcelos et al. 2020) y todas las formas de vida posible en las plantas vasculares (Azani et al. 2017). Además de comprender gran cantidad de especies exóticas naturalizadas, presentes en diferentes ecosistemas terrestres (Pyšek et al. 2017; Saikia et al. 2020) y el mayor número de especies leñosas invasoras con amplia distribución a nivel mundial (Richardson and Rejmánek 2011). En términos generales, se ha descrito que las especies de leguminosas leñosas se caracterizan por presentar altos contenidos de nitrógeno foliar y eficiencia en el uso del agua en hojas (Powers and Tiffin 2010; Adams et al. 2016), lo que sugiere una predominancia de rasgos funcionales foliares relacionadas con adquisición de recursos tanto en especies que exhiben el carácter invasor (Clements et al. 2001; Magesan et al. 2012; Galappaththi et al. 2023; Morris et al. 2020), como aquellas que no se consideran invasoras para este grupo taxonómico (Powers and Tiffin 2010). Este predominio estrategias funcionales adquisitivas, también se han sugerido para las plantas leñosas invasoras en general, donde la presencia de hojas más grandes y delgadas, respecto las nativas; así como, altos valores de área foliar específica y bajos valores densidad de la madera determinan su potencial invasor (Ehrenfeld 2003; Tecco et al. 2010). Sin embargo, el hecho que algunas leguminosas presenten estructuras foliares y maderas altamente densas, respecto otros grupos taxonómicos, resalta de manera contrastante, también el predominio de rasgos conservadores en la inversión de tejidos. Por ejemplo,

(Powers and Tiffin 2010) encontraron que 18 especies de leguminosas leñosas presentaron porcentajes de carbono foliar y densidad de madera significativamente mayores al de otros grupos funcionales en boques secos tropicales. Asimismo, (Lehnebach et al. 2019) reportaron que especies de leguminosas tolerantes y semi-tolerantes a la sombra tenían densidades de madera significativamente mayores al de leguminosas heliófilas en bosques húmedos amazónicos. Adicionalmente, estudios experimentales han señalado que especies de leguminosas fijadoras de nitrógeno presentan contenidos de masa foliar significativamente mayores al de grupos no fijadores de nitrógeno, en respuesta al incremento en las condiciones de sequía (Zhao et al. 2024). Por lo anterior, resulta interesante evaluar si las especies de leguminosas leñosas invasoras presentan rasgos novedosos asociados con su potencial invasor.

Por otro lado, es conocido que los rasgos funcionales de las especies de plantas se relacionan con las condiciones ambientales de sus áreas de distribución (rasgos respuesta). Puesto que, se espera que las especies, en respuesta a los efectos del filtrado ambiental, sean seleccionadas por las características ecológicas adecuadas para hacer a las condiciones ambientales de filtrado (Bernard-Verdier et al. 2012; Kraft et al. 2015a), tanto en sus áreas de distribución natural como en nuevas áreas de colonización y establecimiento (Peterson 2003; Beauregard and De Blois 2014). Dentro de las leguminosas leñosas invasoras se han observado algunas diferencias funcionales entre grupos climáticos,

especialmente en lo relacionado al tamaño de las hojas (área foliar), donde las especies distribuidas en condiciones climáticas diferentes a las de su origen (altas o bajas temperaturas) presentaron menor área foliar (Vásquez-Valderrama et al. 2022). De manera adicional, se ha encontrado que las especies que presentan especialización o preferencias de hábitat, suelen tener menor variabilidad en sus rasgos funcionales (Umaña et al. 2015; He et al. 2018), mientras que especies con alta variabilidad en sus rasgos, tienen mayor probabilidad de pasar filtros ambientales y establecerse en más hábitats (Jung et al. 2010; Violle et al. 2012). En algunos casos se ha sugerido que algunos rasgos funcionales de estas especies están fuera de los espectros esperados (Theoharides and Dukes 2007; Funk et al. 2016) y que las especies invasoras tienen rasgos únicos que promueven su alto rendimiento en diferentes ambientes (Richardson and Pyšek 2007; Funk et al. 2016).

Aquí, partiendo de la idea general donde las especies invasoras presentan rasgos funcionales contrastantes respecto las especies no invasoras, e incluso rasgos funcionales novedosos para hacer frente a las condiciones ambientales de las nuevas áreas de invasión, se plantearon las siguientes preguntas de investigación. 1) ¿Como son los patrones funcionales de las especies de plantas leñosas no invasoras y leguminosas invasoras a nivel global? Donde se espera que las especies no invasoras se caractericen por la predominancia de rasgos relacionados con la conservación de recursos, tales como: altas inversiones en

tejidos foliares y densidad de madera; así como, mayores alturas y masa de semillas. Mientras que las de leguminosas tendrán rasgos funcionales foliares asociados a mayor adquisición y uso de los recursos, tales como: mayor área foliar específica y contenido de nitrógeno foliar; así como, menor densidad de madera en comparación con las plantas leñosas no invasoras; pero su potencial invasor estará determinado por la incorporación de rasgos novedosos como parte de su estrategia funcional para hacer frente a las condiciones ambientales de las nuevas áreas de introducción. 2) ¿Cómo cambia el espacio funcional de las leguminosas leñosas invasoras a partir de sus grupos climáticos con respecto a especies no invasoras? Se esperan cambios en los espacios funcionales de las leguminosas leñosas invasoras conforme con el comportamiento del grupo climático (grupos definidos a partir de la diferencia climática entre los rangos de distribución nativos e introducidos- Grupos climáticos definidos en Capítulo 1); donde, grupos climáticos en expansión o disociados presentaran espacios funcionales más novedosos respecto los grupos climáticos conservado y disociado, debido a la necesidad de las especies en expansión o disociación, para hacer frente a nuevas condiciones ambientales.

## **5.4 Métodos**

### **Selección de especies**

Se seleccionaron 19879 especies con información sobre rasgos funcionales a nivel global y clasificadas como leñosas en el espectro de economía de la forma y la función de las plantas vasculares (Díaz et al. 2016). Los nombres de las especies y los sinónimos se estandarizaron utilizando la base de datos TPL (*The Plant List*; <http://www.theplantlist.org>, **Tabla S 5.1**). A partir de esta información se conformaron los grupos de especies denominados: i) Plantas leñosas del mundo (19879 especies) y leguminosas leñosas (2318 especies; **Tabla S 5.1**). Adicionalmente, se seleccionaron 94 especies invasoras de la familia Fabaceae reportadas como invasoras en la lista de Rejmánek & Richardson (2013) y que contaban con información de rasgos funcionales; así como, su pertenecía en los diferentes grupos climáticos reportados por Vásquez-Valderrama et al. (2022). Estas especies se denominaron leguminosas leñosas invasoras (**Tabla S 5.1**). *Grupos climáticos*: Conservado 24 especies, Disociado 42 especies, Expandido 21 especies, Incompleto 7 especies.

### **Rasgos funcionales**

Se recopiló información sobre los rasgos funcionales incluidos en Díaz et al. (2016), asociados con el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de las plantas (**Tabla 5.1**). Los valores de los rasgos funcionales se obtuvieron de la base de datos TRY (<https://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>; consultado en abril de 2019). Para cada especie estimamos los valores promedio de cada rasgo, después de excluir los valores atípicos (observaciones a >3 desviaciones

estándar de la media de la especie). Los promedios para cada combinación especie-rasgo se calcularon primero dentro de los individuos (si se tomaron múltiples mediciones de un solo individuo), luego dentro de conjuntos de datos (si se midieron múltiples individuos en el mismo lugar) y finalmente dentro de las especies (si se midieron múltiples individuos en varios lugares), siguiendo la propuesta de Carmona et al. (2021b). De manera adicional, para las especies que no tenían información para todos los rasgos se realizó una imputación de rasgos filogenéticamente relacionados utilizando el paquete *R missForest* (Stekhoven and Bühlmann 2012). La información filogenética se obtuvo utilizando el paquete *R V. Phylomaker* (Jin and Qian 2019) y se incluyó en la imputación considerando los primeros diez vectores filogenéticos propios en la matriz a imputar, según lo recomendado por (Penone et al. 2014).

**Tabla 5.1** Rasgos funcionales asociados con el crecimiento, supervivencia y reproducción de las plantas

Rasgo funcional	Descripción	Referencia
Área foliar (AF mm <sup>2</sup> )	Se relaciona con el balance energético e hídrico de la hoja. Hojas pequeñas son típicas de zonas secas con altas temperaturas y zonas elevadas. Altos valores de AF se han relacionado a especies invasoras.	Tecco et al., (2010); Peppe et al. (2011); Díaz et al. (2016); Wright et al. (2017)
Área foliar específica (AFE mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> ),	Relacionada con la fotosíntesis y la respiración. Valores altos de AFE se asocian a ambientes con alta precipitación. Altos valores de AF se han relacionado con mayor invasibilidad de las especies.	Wright and Westoby (2004); Godoy et al., (2012); Díaz et al. (2016); Gong and Gao (2019)
Nitrógeno foliar (N mg g <sup>-1</sup> )	Se correlaciona positivamente con las tasas de fotosíntesis y descomposición. Bajos valores de NF se relacionan con condiciones ambientales secas y altas temperaturas.	Wright and Westoby (2004); Reich (2014)

Rasgo funcional	Descripción	Referencia
Altura máxima de la planta ( $A_{max}$ m),	Se correlaciona con la historia de vida de la planta, la dispersión de semillas y su capacidad para competir por luz. En sitios secos, muy fríos y mayores altitudes, las especies son más bajas. Especies exóticas de menor altura suelen ser mejores invasores.	Bradshaw et al. (2008); Díaz et al. (2016); Madani et al. (2018),
Densidad de madera ( $DM$ g $cm^{-3}$ )	Refleja la inversión de carbono de una planta en su tallo y está relacionado con el soporte mecánico y el transporte de agua de las plantas. Aumenta con el aumento de la temperatura anual y la disminución de la precipitación anual.	Wiemann and Williamson (2002); Chave et al. (2009)
Masa de semillas (MS)	Está relacionada con la competitividad, dispersión, supervivencia y capacidad de colonización de las plántulas. La MS aumenta con el aumento de la temperatura y la radiación solar. Para las especies invasoras se ha reportado mayores valores de masa de semilla en comparación con otras especies coexistentes y aumentos en la masa de semillas en las áreas de introducción.	Cornelissen et al. (2003); Murray et al. (2004); Daws et al. (2007); Díaz et al. (2016)

## Distribución climática

La distribución climática para las 94 especies de leguminosas leñosas invasoras se tomó de Vásquez-Valderrama et al. (2022), donde, se conformaron cuatro grupos de especies de acuerdo con las diferencias en la distribución climática entre las áreas de distribución nativas e introducida (**Apéndice 1**). El grupo Conservado con 24 especies, que se caracteriza por ocupar nuevas áreas de invasión con condiciones climáticas similares a las áreas de distribución nativa. En general, este grupo se asocia con ambientes climáticos de temperaturas y precipitaciones elevadas. El grupo Disociado con 42 especies, se caracteriza por ocupar ambientes con condiciones climáticas diferentes a las de sus rangos de distribución nativa. Este grupo se asocia con ambientes climáticos de

temperaturas mínimas muy bajas. El grupo Expandido con 21 especies, que se caracteriza por ocupar espacios climáticos significativamente mayores a de sus áreas de distribución nativa, denotando ausencia de limitaciones ambientales en sus procesos de colonización. Finalmente, grupo Incompleto con 7 especies, donde el espacio climático nativo es significativamente mayor al introducido, y caracteriza por presentar condiciones climáticas extremas, asociadas con altas temperaturas (Vásquez-Valderrama et al. 2022).

### **Análisis de los datos**

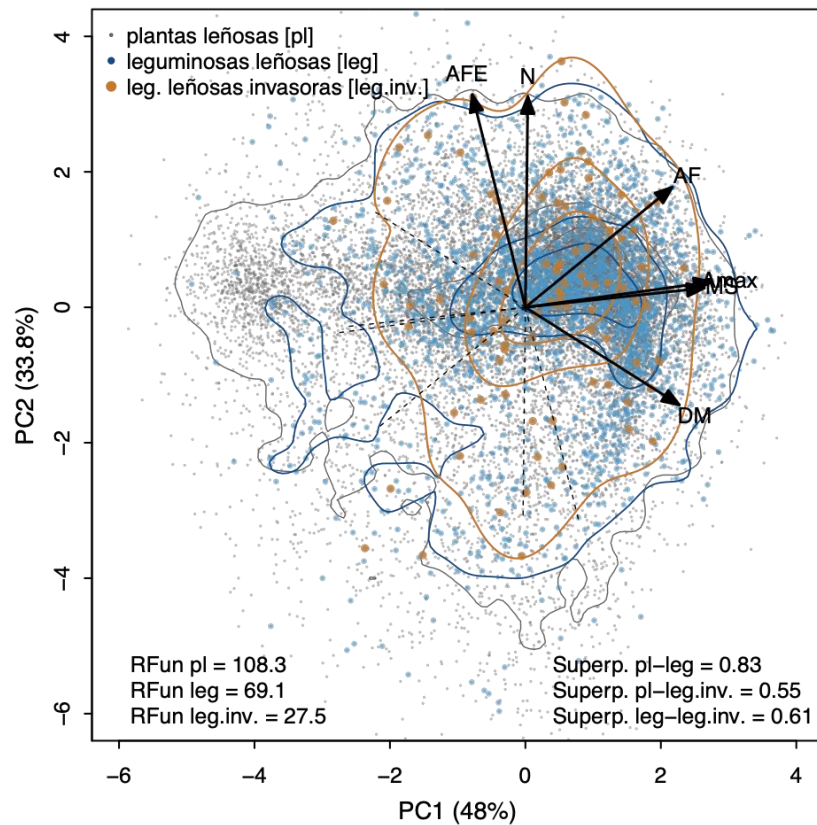
Para caracterizar el espacio de rasgos funcionales, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con los valores de rasgos a nivel de especie, escalados mediante normalización  $N_{(\mu=0, \sigma=1)}$ . Se seleccionaron los dos primeros ejes del ACP, que explicaron el 81.8% de la varianza. De tal forma, estos dos primeros ejes se definieron como los rasgos multidimensionales para evaluar la densidad de probabilidad de rasgos (*TPD*) de las especies para cada uno de los grupos definidos: i) especies leñosas del mundo, ii) leguminosas leñosas no invasoras y iii) leguminosas leñosas invasoras), utilizando el paquete *TPD* de R y siguiendo los procedimientos establecidos por Carmona et al. (2016, 2019). Para cada espacio funcional, se calculó la cantidad total de espacio funcional ocupado por cada grupo de especies a partir del índice de riqueza funcional (RFun). Adicionalmente, se calculó la superposición de las *TPD* entre los grupos de especies, es decir, el volumen común ocupado por dos grupos de especies

cada vez (Carmona et al. 2016). Para facilitar la interpretación de los resultados de superposición entre los grupos de especies se siguió la clasificación propuesta por Rödder & Engler (2011); donde, la superposición nula o muy limitada corresponde con valores de 0 a 0.2, la superposición baja con valores de 0.2 a 0.4, la superposición moderada con valores de 0.4 a 0.6, la superposición alta con valores de 0.6 a 0.8 y la superposición muy alta con valores de 0.8-1.0. Este mismo procedimiento se realizó con las leguminosas leñosas invasoras en los grupos climáticos propuestos en Vásquez-Valderrama et al. (2022). Finalmente, para determinar si las leguminosas leñosas invasoras, y los respectivos grupos climáticos a los que pertenecen, presentaban rasgos funcionales diferentes al de las especies de plantas leñosas no invasoras y leguminosas no invasoras a nivel global, se comparó el valor medio observado de los rasgos para las 94 especies de leguminosas leñosas invasoras con los valores medios generados a partir de modelos nulos, combinando 999 veces un número de especies de igual dimensión (94) seleccionadas de manera aleatoria del set de datos correspondiente a las plantas leñosas no invasoras; así como, a las leguminosas no invasoras a nivel global. Posteriormente, mediante una prueba  $Z$  de dos colas con un nivel de confiabilidad del 0.95, se estimó la diferencia del valor medio observado ( $\bar{x}$ ) para las leguminosas leñosas invasoras frente a la distribución de valores de modelos nulos ( $\mu \ \psi \ \sigma$ ) para los grupos no invasores. La hipótesis de contraste en la prueba  $Z$  es que el valor  $\bar{x} = \mu$ . Se rechaza la hipótesis cuando el valor  $P < 0.05$ .

## 5.5 Resultados

El espacio funcional de las plantas leñosas del mundo se puede resumir en los dos primeros ejes del ACP (**Tabla 5.1**) que explicaron el 81.8% de la varianza. El primer eje que explicó el 48% de la varianza, reflejó un continuo de variación en la estrategia de inversión en la construcción de tallos, masa de semillas y proyección foliar. El lado hacia valores negativos se caracterizó por especies de baja altura máxima ( $A_{\max}$ ), baja densidad de madera (DM), baja masa de semillas (MS), y hojas pequeñas (baja área foliar, AF). Especies adquisitivas. En contraste, los valores positivos a lo largo de este eje concentraron especies con altos valores de  $A_{\max}$ , DM, MS y AF (**Tabla 5.1**). Especies conservadoras. El segundo eje del ACP explicó el 33.8% de la varianza, caracterizando un continuo de inversión foliar y adquisición de recursos. Este continuo varia de especies con alta inversión en tejidos foliares (bajos valores de área foliar específica, AFE) y poca concentración de nitrógeno foliar (N). Especies con hojas conservadoras. Mientras que, hacia los valores positivos del eje se reduce la inversión en tejido foliar (altos valores de AFE) y se incrementa la concentración de nitrógeno en las hojas (altos valores de N). Especies con hojas adquisitivas (**Tabla 5.1**). Las especies de leguminosas leñosas invasoras ocupan una porción cercana al 25% del espacio funcional de las plantas leñosas del mundo, y cerca del 40% del espacio funcional de las leguminosas leñosas no invasoras. Adicionalmente, los

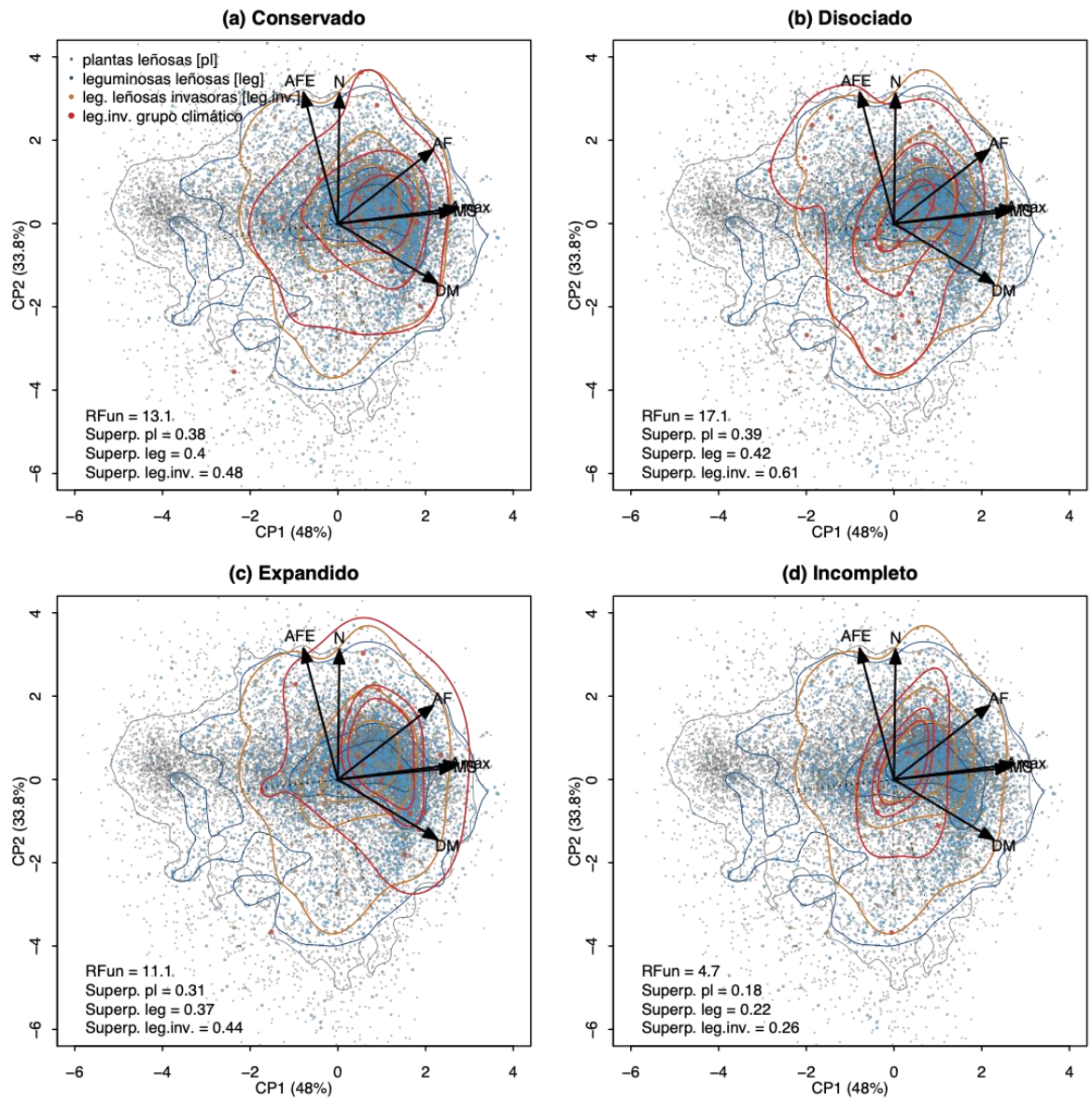
resultados muestran una superposición moderada de los espacios funcionales de las leguminosas invasoras con las plantas leñosas global (Superp. = 0.55, **Tabla 5.1**) y las leguminosas leñosas no invasoras (Superp.= 0.61, **Tabla 5.1**). Aunque las leguminosas leñosas invasoras ocuparon un espacio funcional reducido respecto al de las plantas leñosas del mundo, y las leguminosas leñosas no invasoras, están principalmente concentradas en el área común de estos espacios. Al parecer, como conjunto de leguminosas leñosas invasoras no exhiben una estrategia funcional particular que las diferencie de las especies no invasoras (**Tabla 5.1**).



**Figura 5.1** Espacio funcional de las plantas leñosas. Grupos de especies: plantas leñosas del mundo (pl), leguminosas leñosas (leg) y leguminosas leñosas invasoras (inv.leg). Rasgos funcionales: Área foliar (FA), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (N), Altura de la planta ( $A_{max}$ ), Densidad específica de tallo (DM) y Masa de semillas (MS). Índices funcionales: Riqueza Funcional (RFun) y Superposición (Superp).

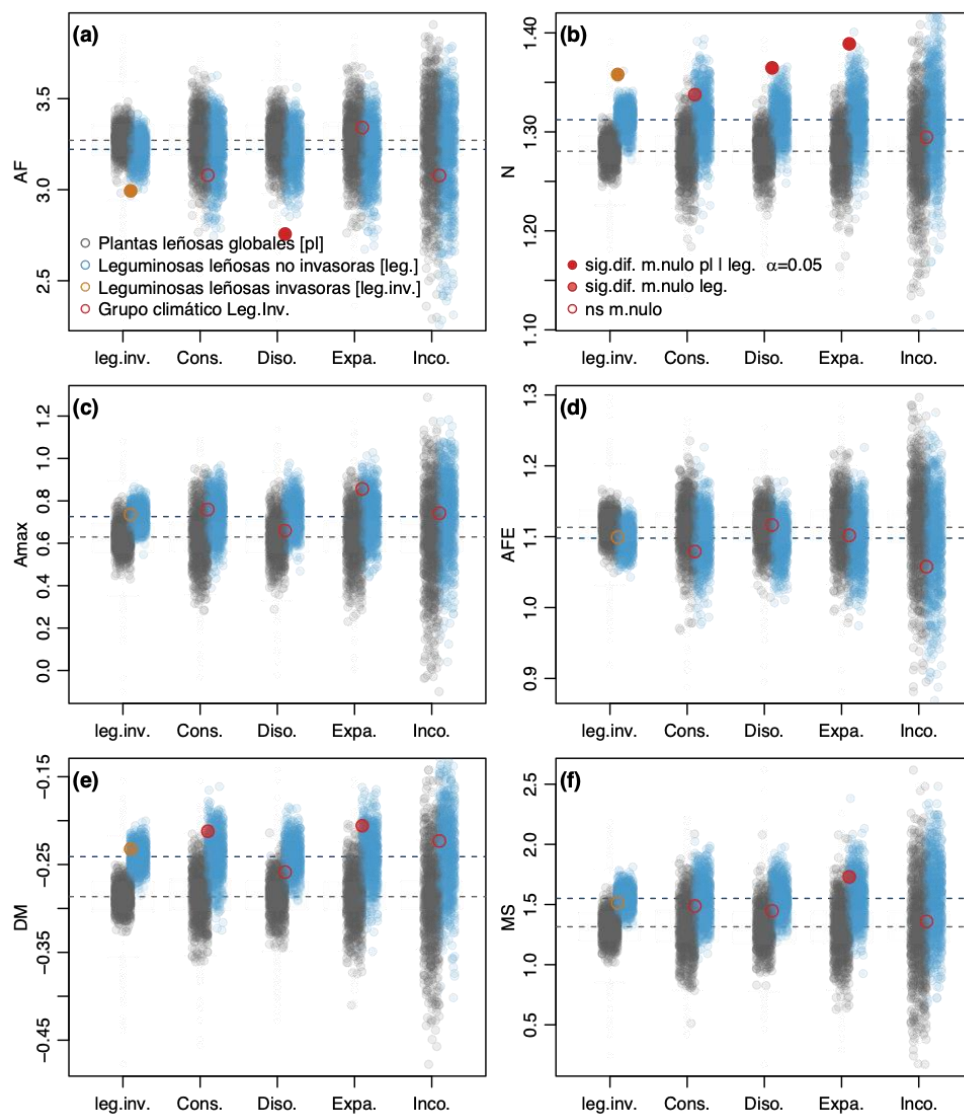
No obstante, al definir el espacio funcional de las leguminosas leñosas invasoras en los grupos climáticos Conservado, Disociado, Expandido, e Incompleto (Vásquez-Valderrama et al. 2022), se encontró variación en las áreas de concentración de estas especies dentro del espacio funcional (**Figura 5.2a-d**). Por ejemplo, las especies de los grupos Conservado y Disociado exhibieron los mayores valores de riqueza funcional (RFun = 13.1-17.1) respecto a los demás grupos (RFun < 11.1) y superposición baja a moderada con los espacios funcionales de todas las leguminosas invasoras (Superp. = 0.48-0.61), las leguminosas leñosas no invasoras (Superp. = 0.4-0.42) y las plantas leñosas globales (Superp. = 0.38-0.39), en particular en áreas de alta concentración de especies en los espacios funcionales (**Figura 5.2a-b**). Sin embargo, el grupo Disociado presentó una mayor variabilidad a lo largo del continuo de inversión foliar (segundo eje del ACP, **Figura 5.2b**). De forma excepcional, el grupo Expandido exhibió la mayor concentración de especies hacia los extremos positivos de los dos ejes del ACP (**Figura 5.2c**). Es decir, se caracterizó por concentrar especies con altos valores de  $A_{max}$ , DM, MS y AF (especies conservadoras en tallo y semillas), pero altos valores de AF, AFE y N (especies con hojas adquisitivas). Configurado así, una estrategia funcional novedosa (**Figura 5.2c**). En contraste, el grupo Incompleto (**Figura 5.2d**), presentó los

menores valores de riqueza funcional (RFun = 4.7), concentrando sus especies hacia el centro de las distribuciones características de los diferentes grupos de leguminosas invasoras, leguminosas leñosas no invasoras y plantas leñosas del mundo, exhibiendo una baja variabilidad funcional en comparación con los demás grupos (**Figura 5.2d**).



**Figura 5.2.** Espacio funcional de las leguminosas leñosas invasoras clasificadas en los grupos climáticos definidos en Vásquez-Valderrama et al. (2022). Grupos de especies: Especies de plantas leñosas del mundo (pl), leguminosas leñosas (leg) y leguminosas leñosas invasoras (inv.leg). Rasgos funcionales: Área foliar (FA), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (N), Altura de la planta ( $A_{max}$ ), Densidad específica de tallo (DM) y Masa de semillas (MS). Índices funcionales: riqueza funcional ( $R.Fun.$ ) y Superposición ( $Superp.$ ) para cada uno de los grupos de especies.

Al comparar los valores medios de cada rasgo para las leguminosas leñosas invasoras y sus respectivos grupos climáticos, con los modelos nulos a partir de valores medios de las leguminosas leñosas no invasoras y las plantas leñosas del mundo; se encontró, que la media de la mayoría de los grupos fue significativamente diferente de la media de los modelos nulos para los rasgos de nitrógeno foliar (N) y densidad de madera (DM) ( $P < 0.05$ , **Figura 5.3b, e**), excepto para el grupo Incompleto en N y DM, y el Disociado en DM ( $P > 0.05$ ). Indicando, generalmente, una combinación de estrategias funcionales conservadora en tallos y adquisitiva en hojas. En particular, para el grupo Expandido, que además mostró un valor medio significativamente diferente del modelo nulo para MS ( $P < 0.05$ , **Figura 5.3f**), confirmando la estrategia novedosa emergente para este grupo de especies en el espacio funcional. Interesantemente, el grupo Incompleto, no mostró diferencias significativas de los valores medios de sus rasgos respecto a los valores medios de los modelos nulos ( $P > 0.05$ , **Figura 5.3a-f**).



**Figura 5.3.** Modelos que contrastan el valor medio de los rasgos de las leguminosas leñosas invasoras (inv.leg) y sus grupos climáticos (círculos rojos), con los valores medios para los modelos nulos generados a partir de plantas leñosas del mundo (pl, círculos grises) y las leguminosas leñosas no invasoras (leg, círculos azules). Grupos climáticos de las leguminosas leñosas invasoras: Conservado (cons.), Disociado (diso.), Expandido (expa.) e Incompleto (inco.). Rasgos funcionales: Área foliar (FA), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (N), Altura de la planta ( $A_{max}$ ), Densidad específica de tallo (DM) y Masa de semillas (MS). Diferencias de los valores medios de los rasgos de las leguminosas leñosas invasoras con los modelos nulos de las plantas leñosas no invasoras ( $P < 0.05$ ): diferencias significativas de las leguminosas leñosas invasoras con los modelos nulos de las plantas leñosas del mundo y las leguminosas leñosas no invasoras (*sig.dif.m.nulo pl-leg*, círculo rojo oscuro), diferencias significativas de las leguminosas leñosas invasoras con los modelos nulos de las plantas leñosas del mundo (*sig.dif.m.nulo pl*, círculo rojo claro), diferencias no significativas de las leguminosas leñosas invasoras con los

modelos nulos de las plantas leñosas del mundo y las leguminosas leñosas no invasoras (*sig.dif.m.nulo*, círculos sin relleno).

## 5.6 Discusión

Después de explorar el espacio funcional de las plantas leguminosas leñosas invasoras, se encontró que: 1) Las leguminosas leñosas invasoras presentan un espacio funcional más pequeño pero similar a las plantas leñosas del mundo y leguminosas no invasoras. 2) Al clasificar las especies invasoras de acuerdo a los grupos climáticos (relacionados con las diferencias climáticas entre la distribución nativa e introducida), se observaron algunos cambios en las combinaciones funcionales, con respecto a las plantas leñosas globales y leguminosas no invasoras. 3) Para la mayoría de los grupos de las leguminosas leñosas invasoras, la media del nitrógeno foliar (N) y la densidad de madera (DM) fueron significativamente diferentes de la media de los modelos nulos con respecto a las plantas leñosas globales y leguminosas no invasoras, mostrando una combinación de estrategia funcional conservadora en tallos y adquisitiva en hojas. Además, el grupo climático de Expansión presentó masa de semillas (MS) significativamente superior al de los demás grupos climáticos, y en relación con plantas leñosas globales y leguminosas no invasoras.

De manera general, las leguminosas leñosas invasoras no muestran una estrategia específica o fuera del espectro de la forma y la función de las plantas

leñosas globales y leguminosas no invasoras, lo cual, en concordancia con otros estudios, permite sugerir que las especies de leguminosas invasoras, en conjunto, no exhiben estrategias funcionales diferentes a las especies nativas en el contexto global (Leishman et al. 2007; Funk et al. 2016). Sin embargo, se debe reconocer que, en este caso, las especies de estudio pertenecen a un mismo grupo taxonómico, pero no necesariamente son especies que habitan un mismo sitio, por lo tanto, es importante considerar las afinidades climáticas de estas especies para lograr un mejor tamizaje de las estrategias funcionales de las leguminosas invasoras. Adicionalmente, es importante resaltar que los estudios que ha encontrado convergencia en los rasgos funcionales de especies invasoras y nativas han comparado, generalmente, especies que coexisten en un área regional determinada. De tal forma, es de esperar que al no incluir consideraciones de afinidad ambiental tanto para las plantas invasoras como las especies no invasoras se difuminen las diferencias funcionales bajo el precepto de la similitud funcional para enfrentar mismas condiciones de filtrado ambiental (Tecco et al. 2010; Gallien et al. 2015; El-Barougy et al. 2020).

En consecuencia, al clasificar las especies de leguminosas leñosas invasoras en los cuatro grupos climáticos previamente establecidos por Vásquez-Valderrama et al. (2022) (Conservado, Expandido, Disociado e Incompleto). Se observaron diferentes comportamientos de los grupos climáticos en relación con el espectro de forma y función de las plantas globales. El grupo Conservado –caracterizado

por especies que invaden áreas con condiciones climáticas similares a las de su área de distribución nativa– y el grupo Disociado – caracterizado por especies que invaden áreas con condiciones climáticas diferentes, o que son raras, respecto sus áreas de distribución nativa (Vásquez-Valderrama et al. 2022)–, presentaron una mayor riqueza funcional que los demás grupos. Es decir, mayor combinación o variabilidad de sus rasgos funcionales, posiblemente relacionado con mayor tolerancia de condiciones climáticas no expresadas en el área de distribución nativa (Araújo et al. 2013; Perret et al. 2018) o condiciones climáticas extremas en ambientes nuevos (Vásquez-Valderrama et al. 2022). En contraste, el grupo Incompleto –caracterizado por especies que invaden áreas que exhiben un subconjunto de condiciones climáticas similar al de su área de distribución nativa, pero nunca por fuera de sus rasgos naturales (Vásquez-Valderrama et al. 2022)– presentó el valor más bajo de riqueza funcional, concentrando las especies hacia el centro de la distribución de probabilidad de los espacios funcionales, similar al de los grupos de plantas leñosas globales y leguminosas no invasoras. Esto indica que este grupo climático generalmente no presenta diferencias funcionales con las especies nativas de las áreas de invasión, como se ha reportado en otros estudios (Leishman et al. 2007; Funk et al. 2016), pero también denota su bajo potencial invasor. El grupo Incompleto presentó el menor número de especies de leguminosas invasoras del estudio (7 en total). No obstante, es importante considerar que las especies invasoras también pueden variar en rasgos funcionales que no fueron incluidos en este estudio, como por

ejemplo su reproducción vegetativa, potencial germinativo, tasas fotosintéticas, entre otros, y que el éxito de invasión también puede estar mediado por asociación con microorganismos, las condiciones de hábitat o la disponibilidad de recursos (Funk and Vitousek 2007; Pyšek and Richardson 2007; Haider et al. 2010; Simonsen et al. 2017; Nunez-Mir et al. 2019). De tal forma, nuevas investigaciones deberían profundizar en la comprensión de las características funcionales que subyacen a los procesos de invasión de las especies que no ocupan rangos climáticos diferentes a los de su distribución natural.

Interesantemente, el grupo Expandido –caracterizado por invadir área con condiciones climáticas que van más allá de sus áreas de distribución nativa, y en algunos casos a condiciones climáticas extremas (Vásquez-Valderrama et al. 2022)–, presenta una mayor concentración de especies hacia valores altos de  $A_{max}$ , DM y MS, lo que resalta estrategias funcionales conservadoras en tallo y reproductivas (Crawley et al. 1996; Funk and Vitousek 2007), pero también presentó altos valores de AF, AFE y N, generalmente relacionado con estrategias foliares adquisitivas. Estos rasgos se han reportado previamente, aunque de manera separada, como características que potencian la invasión biológica de especies de las plantas (Godoy et al. 2012; Mathakutha et al. 2019b). Por un lado, las estructuras de tallo más densas se relacionan con mayor tolerancia a los ambientes climáticamente limitados (Bruehlheide et al. 2018; Vasquez-Valderrama et al. 2020b). Esto apoya la idea que las plantas leguminosas invasoras superan

las condiciones de filtrado ambiental de las zonas de introducción vía combinación de rasgos adecuados para superar las condiciones ambientales restrictivas (Richardson et al. 2000; Bernard-Verdier et al. 2012; Kraft et al. 2015a). Por otro lado, mayores alturas máximas pueden incrementar la distancia de dispersión de las especies (Díaz et al. 2016) y en coordinación con semillas con valores altos de masa, aumentar el potencial germinativo de las plantas hacia nuevos ambientes (Conti et al. 2018; Thomson et al. 2011). Finalmente, estudios previos han denotado el carácter adquisitivo de las hojas en las especies invasoras (Van Kleunen et al. 2010; Godoy et al. 2012; Gallagher et al. 2015; Kaushik et al. 2022); así como, para las especies leñosas leguminosas, debido los altos contenidos de nitrógeno foliar (N) y área foliar específica (AFE) (Powers and Tiffin 2010; Adams et al. 2016). Resaltando el papel competitivo que pueden tener estas especies, respecto las nativas, frente la adquisición y uso eficiente de los recursos. Asimismo, se ha sugerido que las especies de plantas leguminosas, pese a tener rasgos foliares adquisitivos, presentan altos porcentajes de carbono foliar y densidad de madera significativamente mayores al de otros grupos funcionales (Powers and Tiffin 2010; Lehnebach et al. 2019). Hallazgos que plantean una estrategia de coordinación tallo-hojas-reproducción novedosa para invadir nuevos ambientes.

De tal forma, hasta donde se tiene conocimiento, pese a las previas indicaciones sobre la tendencia favorable de estos rasgos para potenciar los procesos de

invasión de las leguminosas leñosas, aquí se sugiere una combinación de rasgos conservadores en tallos y rasgos reproductivos, con rasgos adquisitivos en hojas, como un potencial mecanismo subyacente a las invasiones biológicas de las plantas, fuera de sus rangos de distribución natural. Lo cual apoya las ideas de MacDougall et al. (2009), que establece que las especies invasoras de alguna manera deben ser diferentes –funcionalmente– a las especies nativas, bien sea por tener requerimientos y tolerancias ambientales contrastantes o por presentar características novedosas que les dan ventajas competitivas a la hora de competir por recursos frente a las especies nativas de las áreas de invasión.

En este sentido, es posible concluir que las especies de leguminosas leñosas invasoras suelen presentar rasgos funcionales foliares de rápida adquisición y uso de los recursos, y maderas densas, que les permite mayor resistencia al estrés ambiental. Además, la masa de las semillas parece ser un rasgo novedoso que podría potenciar la invasión de especies en condiciones climáticas diferentes a las de su área de distribución nativa. Estos resultados aportan al conculcándose sobre las estrategias funcionales de especies invasoras, que se han sugerido en estudios como el de (Kaushik et al. 2022) como indispensable para mejorar la comprensión y manejo de las plantas invasoras. Además, complementan información relevante para la priorización de especies de esta misma familia (Bradshaw et al. 2008), y marcan un precedente importante para los tomadores de decisiones, ya que combinación novedosa de los rasgos funcionales aquí

descritos para las leguminosas leñosas invasoras puede ser un predictor importante de invasión de las especies y tener utilidad en medidas de prevención frente a la potencial invasión de especies (Goodwin et al. 1999). Así mismo, la selección de especies con esta estrategia funcional y amplia distribución climática deben ser incluidas en acciones de manejo y control de manera urgente, para evitar mayores impactos en los ecosistemas invadidos.

## **5.7 Agradecimientos**

Agradecemos al Grupo de Macroecología de la Universidad de Tartu, especialmente a Riin Tamme y Meelis Pärtel, por la estandarización de los rasgos funcionales de las plantas leñosas globales e invasoras. MV y AP fueron financiados por Fondecyt 1180205 y ANID/BASAL FB210006. RGM fue financiado por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

## **5.8 Declaración de disponibilidad de datos**

Los autores declaran que los datos de rasgos de leguminosas se descargaron de datos disponibles públicamente en TRY Plant Trait Database versión 5.0 ([www.try-db.org/TryWeb/Home.php](http://www.try-db.org/TryWeb/Home.php)). La categoría de especies invasoras se soporta en la inclusión de las especies en las bases Invasive Species

Compendium (CABI, <https://www.cabi.org/>) y en International Legume Database (ILDIS, <https://www.ildis.org/>). Los grupos climáticos se basaron en la publicación previa de Vásquez-Valderrama et al. (2022), construidos a partir de los datos climáticos descargados del WorldClim 2.0 – Global Climate Data (<http://www.worldclim.com/>).

## 5.9 Información suplementaria – [Apéndice 2](#)

**Tabla S 5.1.** Lista de especies seleccionadas para la construcción de los espacios funcionales de las plantas leñosas y leguminosas no invasoras a nivel global, y leguminosas leñosas invasoras.

## 6 CAPITULO III

### **Estrategias funcionales novedosas de las leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes de elevación en la cordillera de Los Andes**

Maribel Vásquez-Valderrama<sup>1,2</sup>, Roy González-M.<sup>3</sup>, Carlos P. Carmona<sup>4</sup>, Aníbal Pauchard<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción 4070386, Chile

<sup>2</sup>Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago 7800003, Chile

<sup>3</sup>Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad del Tolima, Ibagué 730006299, Colombia

<sup>4</sup>Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Juhan Liivi 2, 50409 Tartu, Estonia

#### **6.1 Resumen**

Los procesos de invasión de las plantas pueden variar a lo largo de gradientes ambientales globalmente. El gradiente de elevación se emplea comúnmente en los análisis de distribución de especies invasoras, debido a su fuerte correlación con otras variables bióticas (e.g. clima, suelos) y la potencialidad de simplificar la

variabilidad climática en un solo descriptor, como la variación en la altura sobre el nivel del mar. Una forma de explorar en qué medida el filtrado ambiental determina el establecimiento de las plantas en las nuevas áreas de introducción y su interacción con los factores bióticos que modulan la invasión a lo largo de gradientes ambientales, es a partir de la ecología funcional. Aquí nos preguntamos ¿Cómo varían las estrategias funcionales de las leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes marcados de elevación? y ¿Cómo varían estas estrategias funcionales respecto a las de las comunidades invadidas a lo largo del gradiente de elevación? Para explorar estas preguntas tomamos como modelo de estudio las leguminosas leñosas invasoras presentes en la cordillera de los Andes, utilizando las ocurrencias de estas especies como los sitios de evaluación de las condiciones climáticas y su relación con el gradiente de elevación en la región; así como, la diferencia entre los rasgos funcionales de estas especies y de las comunidades donde invaden a lo largo del gradiente de elevación. De tal forma, i) realizamos correlaciones entre las variables climáticas y la elevación, para comprender el potencial explicativo de este gradiente en los Andes, ii) a partir de seis rasgos que describen la forma y función de las plantas, realizamos modelos de regresión lineal para analizar el nivel de asociación entre la media de los rasgos de leguminosas leñosas invasoras y las comunidades funcionales, y iii) evaluamos la relación del cambio de los rasgos a lo largo del gradiente. Encontramos correlaciones positivas significativas entre el gradiente de elevación y la mayoría de las variables

climáticas, independiente de la región de los Andes estudiada. También, encontramos relaciones significativas entre la media ponderada de los rasgos funcionales de las leguminosas leñosas invasoras con la media de los rasgos de las comunidades en proceso de invasión, siendo generalmente mayores los valores de rasgos para las leguminosas leñosas invasoras, en particular el contenido de nitrógeno (N), altura máxima (Amax) y masa de semillas (MSS). Asimismo, a lo largo del gradiente de elevación, encontramos que aumenta la diferencia del Área foliar (AF), Área Foliar Especifica (AFE), N, Densidad de madera (DM) y MSS, entre la media ponderada para las leguminosas invasoras y la comunidad invadida. Donde, a medida que incrementó la altitud, la media ponderada de las leguminosas se diferenció hacia valores significativamente menores de AF y DM, y mayores de AFE, N, DM y MSS. Siendo más acentuada la diferencia en la región Andes Sur. En consecuencia, se puede sugerir que las leguminosas leñosas invasoras no siguen un único patrón de estrategias conservativas esperado con el incremento en la elevación, donde las condiciones ambientales suelen ser más restrictivas, sino que en presentan alta variabilidad en sus rasgos funcionales, inclusive adoptando estrategias de mayor adquisición y uso de los recursos. De tal forma, estos hallazgos soportan la idea de que las especies invasoras pueden tener rasgos funcionales que promueven su alto rendimiento en entornos con recursos limitados.

## **6.2 Introducción**

Las especies invasoras se consideran como la segunda causa de pérdida de la biodiversidad a nivel mundial, después de la pérdida de hábitat (Chapin et al. 2000). Para que una planta se convierta en una especie invasora debe superar diversos filtros bióticos y abióticos, para colonizar, establecerse y predominar en las nuevas áreas de distribución, lo cual, causa graves impactos negativos sobre la diversidad local y los procesos ecológicos de las áreas invadidas (Theoharides and Dukes 2007; Gurevitch et al. 2011; Vilà et al. 2011). Generalmente, se ha reportado que las condiciones ambientales de las áreas de introducción tienen una relación importante con los procesos de invasión de las especies de plantas (Morin 1999); donde, en la medida que varían las características abióticas (e.g., clima, suelos) a lo largo de gradientes, se espera limitaciones, pero también activación de procesos de invasión biológica sin los ecosistemas invadidos resultan oponer baja resistencia ambiental frente al cambio de las especies (Arévalo et al. 2010; Lembrechts et al. 2017).

Entre los gradientes ambientales más estudiados en la ecología de las invasiones biológicas, bajo contextos globales y regionales, se destaca el gradiente latitudinal. Principalmente, relacionado con la disminución en la diversidad de especies desde el trópico hacia los polos, como consecuencia de la dependencia de las especies a las condiciones climáticas, que se tornan agrestes con la cercanía hacia las zonas polares del globo (Qian et al. 2014). De manera similar, diferentes estudios ha sugerido que el gradiente altitudinal es un buen descriptor

de la variabilidad ambiental en las regiones tanto tropicales como templadas, donde se espera que las expresiones de la diversidad se vean simplificadas con el incremento de la elevación, como consecuencia del incremento de la dureza ambiental a mayores elevaciones (Qian et al. 2014). En las zonas montañosas, los gradientes de elevación (cambios altitudinales), se ha relacionado con diferentes variables climáticas, principalmente la temperatura y la precipitación (Pepin et al. 2022; Ratier Backes et al. 2023), y se considera un descriptor sintético de la variabilidad ambiental, inclusive en contexto donde la información climática es limitada por escalas de tiempo y resolución espacial, o necesaria para delinear variaciones ambientales a cortas distancias geográficas (Qian et al. 2014; Xu et al. 2017). En el caso de las especies invasoras, el gradiente altitudinal se ha empleado en un amplio número de investigaciones para identificar el patrón de cambio en la distribución de especies no nativas, como respuesta a las variaciones climáticas generales (Tovar et al. 2022; Iseli et al. 2023; Ratier Backes et al. 2023). También, se ha utilizado para determinar la plasticidad y capacidad de adaptación de las plantas no nativas a diferentes condiciones ambientales o rangos de distribución (Sandoya et al. 2017). En este sentido, utilizar gradientes de elevación como indicadores de la variación ambiental, se torna en una herramienta de gran utilidad para evaluar los patrones de colonización, establecimiento y dominancia de las especies invasoras; en particular, en regiones con condiciones climáticas significativamente variantes, como la cordillera de los Andes, donde latitudinalmente convergen ambientes tropicales y

temperados, pero se exhiben ambientes ampliamente heterogéneos en temperatura, precipitación, radiación solar, humedad y velocidad del viento, entre otros.

Aunque globalmente, el filtrado ambiental se reconoce como uno de los principales condicionantes para la distribución de las especies de plantas leñosas (Kraft et al. 2015a). Donde se espera que condiciones limitantes de recursos, reduzcan la probabilidad ocupación de plantas exóticas en ambientes nuevos, u opongan mayores resistencias para que las especies invasoras, una vez establecidas, transformen la diversidad local y alteren las funciones de los ecosistemas (Richardson et al. 2000). Cada vez son más los estudios que señalan la capacidad adaptativa, tolerancia ambiental y ventajas competitivas que tiene las especies de plantas invasoras respecto las especies locales, como resultado de rasgos funcionales idóneos para sortear condiciones desfavorables a la hora de colonizar y establecerse (Catford et al. 2009; El-Barougy et al. 2020; Garnier and Navas 2012; Gallien et al. 2015; Hulme and Bernard-Verdier 2018; Parker et al. 2013; Tecco et al. 2010). De tal forma, diferentes hipótesis señalan como la interacción de las especies exóticas, con potencial invasor, con los filtros bióticos que enfrentan y las comunidades de plantas con las que compiten en las nuevas áreas de introducción, pueden determinar hasta qué punto una invasión biológica se activa y genera nuevas dinámicas en el ecosistema (Fernández and Hamilton 2015; Gallien et al. 2015). Una forma explorar en qué medida el filtrado

ambiental determina el establecimiento de las plantas en las nuevas áreas de introducción, y como su interacción con los factores bióticos modulan los procesos de invasión, es la aproximación desde la ecología basada en rasgos (Suding et al. 2008; Kattge et al. 2011). Puesto que las especies exóticas con potencial invasor, a partir de sus rasgos funcionales, toleran o responden a los factores ambientales que se enfrentan y compiten por recursos con las especies nativas. Las hipótesis más reconocidas en la literatura sobre ecología funcional de plantas invasoras son: la hipótesis de unirse a los locales (*Join the local*), que establece que las especies invasoras deben ser funcionalmente similares a las especies nativas para superar las condiciones ambientales de las nuevas áreas de introducción (Tecco et al. 2010; Gallien et al. 2015; El-Barougy et al. 2020) y la hipótesis de similitud limitante (*Limiting similarity*), que de manera contrastante, establece que las plantas invasoras deben presentar divergencia de rasgos funcionales respecto las especies en las comunidades invadidas para evitar la competencia y maximizar su potencial de invasión (Catford et al. 2009; Garnier and Navas 2012; Parker et al. 2013; Hulme and Bernard-Verdier 2018). Sin embargo, a lo largo de los gradientes de elevación, se ha encontrado que la variación de rasgos funcionales asociados con la altitud exhibe resultados contradictorios (Xu et al. 2017; Ling-Ling et al. 2022). Por ejemplo, al comparar especies nativas e invasoras, algunos estudios han encontrado convergencia en rasgos funcionales de estos grupos, argumentando que las condiciones ambientales en altitudes particulares son fuentes de filtrado ambiental que

restringe la expresión de rasgos específicos (Xu et al. 2017). No obstante, otros estudios que han reportado diferencias funcionales entre especies nativas e invasoras a lo largo de gradientes, argumentan que presentar rasgos diferentes facilita los procesos de invasión de las plantas invasoras como consecuencia de la complementariedad de nicho (Henn et al. 2019; Mathakutha et al. 2019a; Ferrero et al. 2022). En ausencia de una generalización en las diferencias funcionales entre plantas nativas e invasoras a lo largo de gradientes ambientales, la hipótesis de esforzarse más (*Try Harder*), podría explicar mejor, como, en ambientes de estrés o recursos limitados las plantas invasoras pueden presentar rasgos funcionales relacionados con una mayor conservación de recursos y tolerancia al estrés ambiental que las especies nativas (menor área foliar, área foliar específica y mayor contenido foliar de materia seca y densidad de madera), mientras que en ambientes con buena disponibilidad de recursos pueden presentar rasgos opuestos asociados a mayor adquisición y uso de los recursos, lo que les permite sobrevivir en diferentes ambientes (Crawley et al. 1996; Funk and Vitousek 2007). No obstante, esta generalización riñe con algunos estudios que sostienen que las plantas invasoras se asocian a una mayor eficiencia en la adquisición y uso de los recursos, y en consecuencia, tienen mayores tasa de crecimiento en comparación con las especies nativas (Leishman et al. 2007; Van Kleunen et al. 2010; Mathakutha et al. 2019a). Donde, el comportamiento adquisitivo, sugiere que la mayoría de plantas invasoras leñosas deberían estar condicionadas funcionalmente a tener mayor valores de área foliar

específica, hojas grandes y delgadas, y menor densidad de la madera respecto las especies nativas, irrestricto a las condiciones ambientales que enfrenten (Ehrenfeld 2003; Tecco et al. 2010).

En la actualidad, las áreas montañosas a nivel global están expuestas a fuertes procesos de invasión de plantas exóticas, donde el avance progresivo de estas especies hacia elevaciones mayores, deja en evidencia su potencial para superar las condiciones climáticas restrictivas en áreas de la alta montaña. Se estima, que en las regiones montañosas las plantas no nativas han aumentado aproximadamente en un 16% por década (Iseli et al. 2023). Del mismo modo, se ha sugerido que la invasión de especies exóticas en las áreas montañosas puede aumentar en los próximos años, causando graves impactos en zonas de alta vulnerabilidad ecosistémica y riqueza de endemismos, como, por ejemplo, en la cadena montañosa de los Andes. Considerada una de las regiones con mayor biodiversidad del planeta y donde aún existen vacíos de información entorno a diferentes grupos taxonómicos, incluido las plantas (Myers et al. 2000; Tovar et al. 2022). Bajo este escenario, tomamos como modelo de estudio la cordillera de los Andes, aprovechando su variabilidad altitudinal y los vacíos de información sobre plantas invasoras presentes allí, con el objetivo de explorar si las especies de leguminosas leñosas invasoras tiene favorabilidad por algún tipo funcional, o por el contrario pueden adaptarse, vía sus rasgos funcionales, a la diversidad de filtros abióticos y bióticos que encuentran en esta región: De tal forma, nos

preguntamos: i) ¿Cómo varían las estrategias funcionales de las leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes de elevación en los Andes? y ii) ¿Cómo varían estas estrategias funcionales respecto a las de las comunidades invadidas a lo largo de este gradiente de elevación? En primera medida, esperamos que a mayor elevación se presenten condiciones ambientales más restrictivas, donde las especies invasoras se caracterizaran por tener rasgos funcionales conservativos, en respuesta a la tolerancia de climas limitados. Sin embargo, dado el carácter adquisitivo las especies invasoras, y considerando que las especies de leguminosas leñosas invasoras expresan diferentes combinaciones funcionales en función de sus nichos climáticos, de manera complementaria, podrían presentar algunos rasgos novedosos que potencien su capacidad competitiva en ambientes limitados. En consecuencia, esperamos que las especies de leguminosas leñosas invasoras se diferencien funcionalmente de las comunidades locales, a lo largo de todo el gradiente de elevación, presentando mayor disimilitud con las comunidades locales en bajas elevaciones, donde serían más competitivas, y menor disimilitud a mayor elevación para tolerar las condiciones ambientales restrictivas en mayores elevaciones.

### **6.3 Métodos**

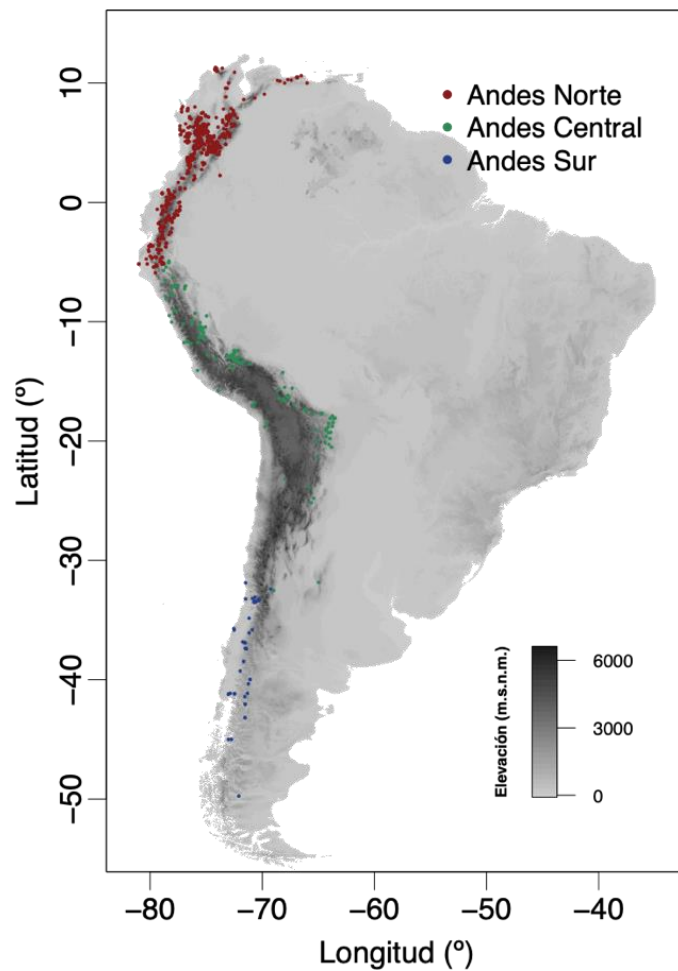
#### **Área de estudio y ocurrencia de especies**

Considerando la amplia gama de unidades montañosas descritas a nivel global (Antonelli et al. 2018; Rahbek et al. 2019b), definimos como área de estudio la región montañosa de los Andes de Suramérica establecida por (Rahbek et al. 2019a)(**Figura 6.1**). Esta región se agrega en tres subunidades, conformadas por: Andes Sur, correspondiente a las cadenas montañosas de Suramérica (Patagonia Argentina y Centro-Sur Chile); Andes Central, correspondiente a la región de las Yungas y las cadenas montañosas centrales occidentales de Los Andes (Bolivia, Centro-Sur Perú, Norte Chile); Andes Norte, correspondiente a las cadenas montañosas del norte de Suramérica (Colombia, Ecuador, Norte Perú, Occidente de Venezuela). Utilizando el paquete de R *rgbif* (Chamberlain et al. 2019), se recopilaron datos de todas las ocurrencias geográficas desde GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*, <https://www.gbif.org/>) para las especies de leguminosas leñosas invasoras en el área de estudio. Luego de revisar y verificar exhaustivamente, el conjunto de datos compilado, se eliminaron ocurrencias sin coordenadas geográficas, coordenadas duplicadas, ubicaciones fuera de continentes e islas y valores atípicos; siguiendo el protocolo de Maldonado et al. (2015) y utilizando R para el Análisis de Información Geográfica (<https://rspatial.org/rosu/index.html>). En total, se registraron 1480 ocurrencias geográficas correspondientes a 52 especies y 29 géneros taxonómicos de la familia Fabaceae. Todos los nombres de las especies y los sinónimos se estandarizaron utilizando la base de datos TPL (*The Plant List*, <http://www.theplantlist.org>). Las 52 especies hacen parte de las 138 especies de

leguminosas leñosas invasoras reportadas como invasoras en la lista de Rejmánek & Richardson (2013).

### **Distribución climática y gradiente de elevación**

Se descargaron datos climáticos para la ocurrencia de especies del WorldClim versión 2.0 (resolución espacial de 30 segundos ~ 1 km<sup>2</sup>; Fick & Hijmans, 2017). Seleccionando solo variables climáticas utilizadas para el modelo interpolado espacial y observadas directamente desde las estaciones meteorológicas. Las variables seleccionadas fueron: i) Promedio anual de radiación solar (RadS, kJ m<sup>-2</sup>), ii) Precipitación total anual (Prec, mm), iii) Temperatura máxima promedio anual ( $T_{max}$ , °C), iv) Temperatura promedio anual (Temp, °C), v) Temperatura mínima promedio anual ( $T_{min}$ , °C) y vi) promedio anual de presión vapor de agua (PVA, kPa) y vi) Velocidad del viento promedio anual (VV, m s<sup>-1</sup>). Los datos de elevación (m.s.n.m) se obtuvieron a partir de los recursos ráster generados a nivel de país por el *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM) (resolución espacial de 30 segundos ~ 1 km<sup>2</sup>). Se utilizó el paquete de R *geodata* (Hijmans et al. 2023; <https://github.com/rspatial/geodata/issues/>).



**Figura 6.1.** Distribución de 52 leguminosas leñosas invasoras distribuidas 1480 localidades geográficas en la cordillera de los Andes. Los colores diferencian las tres regiones de los Andes definidas por (Rahbek et al. 2019b). En color rojo se resaltan los Andes Norte, en color verde Andes Central y en color Azul Andes Sur.

### Rasgos funcionales

Para las especies de leguminosas leñosas invasoras se emplearon los seis rasgos funcionales asociados con el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de las plantas, recomendado por Díaz et al., (2016) y extraídos de

Vásquez-Valderrama et al. (2022). i) Área foliar ( $AF \text{ mm}^2$ ), está relacionada con el balance energético y hídrico de la hoja (Díaz et al. 2016). En general, las hojas pequeñas son típicas en elevaciones altas. (Peppe et al. 2011; Wright et al. 2017), ii) El área foliar específica ( $AFE \text{ mm}^2 \text{ mg}$ ), está relacionada con la fotosíntesis y la respiración (Wright and Westoby 2004; Díaz et al. 2016; Gong and Gao 2019), iii) Nitrógeno foliar ( $N \text{ mg g}^{-1}$ ) se correlaciona positivamente con las tasas de fotosíntesis y descomposición. Bajos valores de NF se relacionan con condiciones ambientales secas y altas temperaturas (Wright and Westoby 2004; Reich 2014), iv) La altura de la planta ( $A_{\max}$ ), se correlaciona con la historia de vida de la planta, la dispersión de semillas, la vida útil de la planta y su capacidad para competir por luz. En sitios secos, muy fríos y elevaciones altas, la  $A_{\max}$  es generalmente menor y tiende a aumentar junto con la precipitación total anual (Díaz et al. 2016; Madani et al. 2018), v) Densidad de la madera ( $DM \text{ g cm}^{-3}$ ), refleja la inversión de carbono de una planta en su tallo y está relacionado con el almacenamiento del xilema, el soporte mecánico y el transporte de agua de las plantas (Chave et al. 2009). La DM aumenta con el aumento de la temperatura anual y la disminución de la precipitación anual (Wiemann and Williamson 2002). Finalmente, vi) la masa de semillas (MSS) está relacionada con la competitividad, dispersión, supervivencia y capacidad de colonización de las plántulas (Cornelissen et al. 2003; Díaz et al. 2016). MSS aumenta con el aumento de la temperatura y la radiación solar (Murray et al. 2004). Los valores de los rasgos funcionales se obtuvieron de la base de datos TRY (<https://www.try->

db.org/TryWeb/Home.php; consultado en abril de 2019). Usando la posición geográfica de las 1480 ocurrencias de leguminosas leñosas invasoras, se extrajeron los rasgos funcionales para las comunidades invadidas de los modelos de valores medios globales producidos por interpolación ponderada de distancia inversa con resolución espacial de 0.5 minutos  $\sim 50 \text{ km}^2$  (Schiller et al. 2021).

#### Análisis de los datos

Para caracterizar el espacio de variación ambiental en las tres regiones de Los Andes, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con los valores climáticos (RadS, Prec,  $T_{\max}$ , Temp,  $T_{\min}$ , PVA y VV) derivados para las 1480 ocurrencias geográficas. Las siete variables climáticas fueron escaladas mediante normalización  $N_{(\mu=0, \sigma=1)}$  para incluirlas estandarizadas en el análisis ACP. Posteriormente, con el objetivo de evaluar el nivel de asociación bivariada de las condiciones climáticas y el gradiente de elevación, se realizaron correlaciones de Pearson ( $\rho$ ) para cada variable climática y los valores de altitud en el gradiente (**Figura 2; Figura S1**). El mismo procedimiento se realizó con las variables compuestas (*i.e.* los dos primeros ejes del ACP; **Figura S1**). Para evaluar como varían las estrategias funcionales de las leguminosas leñosas invasoras, y las de las comunidades invadidas, a lo largo de gradientes de elevación en los Andes, se realizaron modelos de regresión lineal con los valores medios ponderados de los rasgos para los dos grupos de plantas, en celdas geográficas con una resolución 0.5 minutos ( $\sim 50 \text{ km}^2$ ), con los valores medios

ponderados de la elevación para en la misma celda. De tal forma, para construir los valores medios ponderados de cada rasgo –leguminosas leñosas invasoras y comunidades invadidas– y la altitud, primero se simuló un teselado regular de hexágonos de tamaño 50 km<sup>2</sup> en el marco geográfico de la región de Los Andes. Posteriormente, se realizó la intersección de las ocurrencias geográficas restringidas a cada hexágono regular de 50 km<sup>2</sup>. Se calculó la media ponderada (MP) con base en la siguiente ecuación (**Ecuación 1**).

**Ecuación 1.**  $MP_{R \text{ ó } E} = \sum_{i=1}^S p_{ih} \times R_i \text{ ó } E_i$

Donde, *MP* es la media ponderada del rasgo (*R*) ó elevación (*E*), *p* es la proporción de ocurrencias de la especie *i* en cada hexágono (*h*) teselado de 50 km<sup>2</sup> y *R<sub>i</sub>* o *E<sub>i</sub>* es el valor promedio de rasgos o la elevación de la especie *i*. Los valores de *R* para la especie *i* de leguminosas leñosas invasoras, corresponden al valor medio de la especie obtenido de la base de datos TRY, mientras que el valor para la especie *i* de la comunidad invadida, se establece como el valor medio global de rasgo producido por interpolación ponderada de distancia inversa en Schiller et al. (2021). Finalmente, para evaluar cómo varían las estrategias funcionales de las leguminosas leñosas invasoras a las de las comunidades invadidas a lo largo del gradiente de elevación, se calculó la diferencia entre la media ponderada del rasgo ( $\Delta MP_R$ ) de la comunidad invadida

( $R_C$ ) y la media ponderada del rasgo para las leguminosas leñosas invasoras ( $R_{C,leg.nv}$ . **Ecuación 2**)

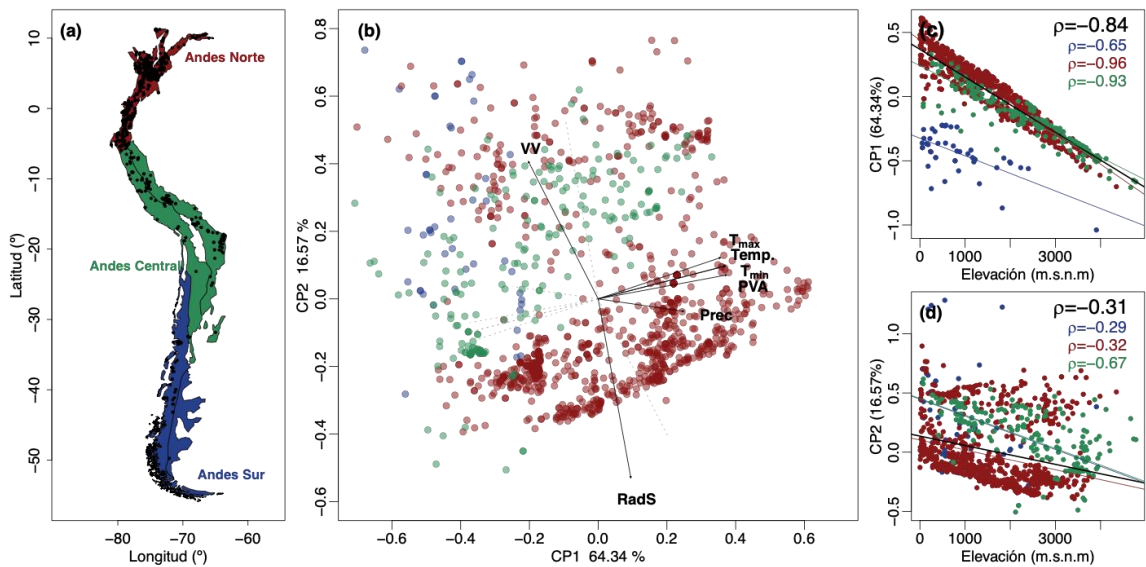
**Ecuación 2.**  $\Delta MP_R = MP_{R_{CI}} - MP_{R_{C,leg.inv.}}$

Valores iguales a 0 de  $\Delta MP_R$ , indican que no hay diferencia entre la media ponderada del rasgo de la comunidad invadida y la media ponderada del rasgo para las leguminosas leñosas invasoras. Valores menores a 0 de  $\Delta MP_R$ , indican mayor valor para la media ponderada del rasgo de la comunidad invadida respecto la media ponderada del rasgo para las leguminosas leñosas invasoras. Valores mayores a 0 de  $\Delta MP_R$  indican menor valor para la media ponderada del rasgo de la comunidad invadida respecto la media ponderada del rasgo para las leguminosas leñosas invasoras. Finalmente, se evaluó la relación  $\Delta MP_R$  con el gradiente de elevación considerando variación cuando la pendiente es significativamente diferente de 0 ( $P < 0.05$ ). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando R (v4.3.1; [www.r-project.org](http://www.r-project.org)).

## 6.4 Resultados

La variabilidad climática de la distribución de las especies de leguminosas leñosas invasoras a lo largo de la cordillera de los Andes se puede resumir en los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (ACP) que explicaron

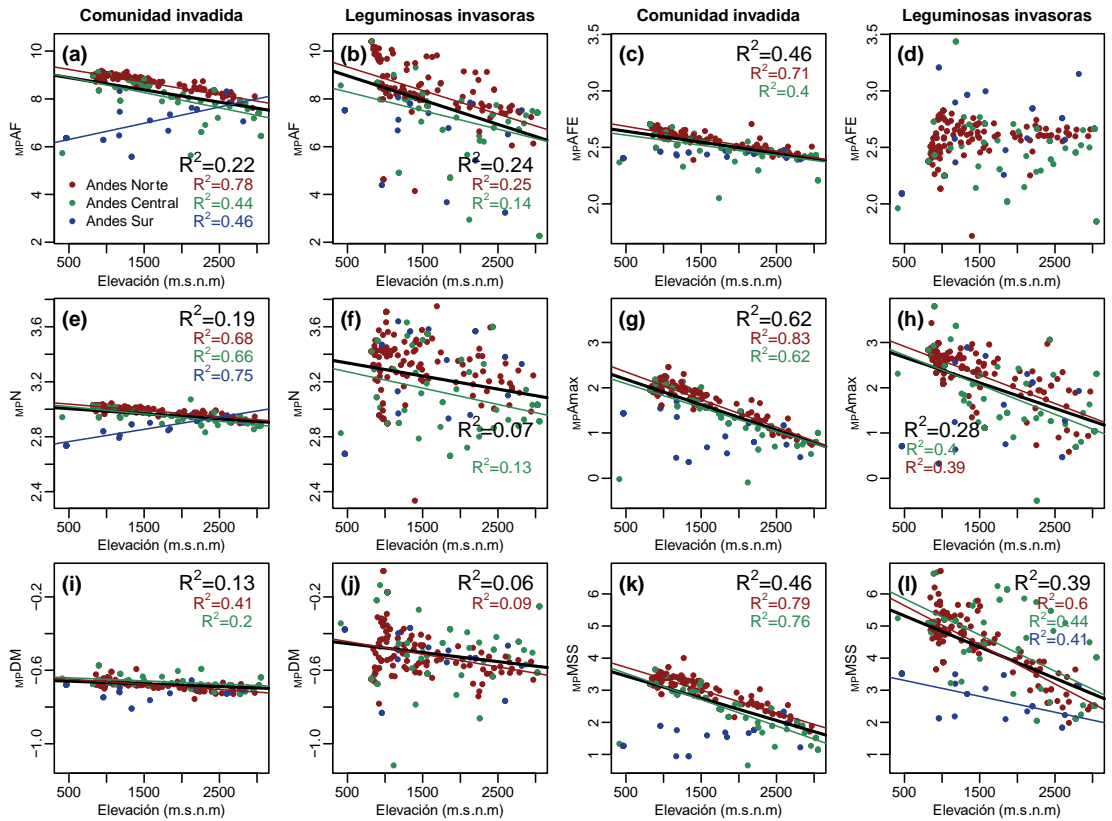
el 81.09% de la varianza (**Figura 6.2b**). El primer eje del ACP, que explicó el 64.4% de la varianza, se caracterizó por altos valores en las variables climáticas Tmax, Temp, Tmin, PVA y Prec., principalmente para los Andes Norte. En contraste, el segundo eje del ACP, que explica el 16.57% de la varianza, reflejó altos valores de VV, relacionado en su mayoría con los Andes Centrales, y mayor RadS, en particular para los Andes Sur (**Figura 6.2b**). Se encontró una correlación negativa entre la elevación y la CP1, donde a mayores altitudes se presentan menores temperaturas, presión de vapor de agua y precipitación ( $p = -0.84$ ). Esta correlación, aunque significativa, fue menos fuerte para los Andes Sur (**Figura 6.2c**). De manera similar, se encontró correlación negativa entre la CP2 y la altitud ( $p = -0.31$ ). Donde se observa, una compensación entre la velocidad del viento y la radiación solar, siendo menor y mayor respectivamente con el incremento en la elevación. En particular, para Los Andes Central (**Figura 6.2d**). Todas las variables, al evaluarlas de manera individual a lo largo del gradiente de elevación, presentaron correlaciones similares a las de los dos primeros ejes del ACP (**Figura S 6.1**).



**Figura 6.2.** Relación de las variables climáticas y el gradiente de elevación para las especies de leguminosas leñosas invasoras en Los Andes y subregiones (a), Análisis de Componentes Principales (ACP) para las variables climáticas (b): Velocidad del Viento anual (VV), Temperatura máxima anual ( $T_{max}$ ), Temperatura promedio anual (Temp), Temperatura mínima anual ( $T_{min}$ ), Presión de vapor de agua (PVA), Precipitación anual (Prec) y Radiación solar (RadS). Correlación de Pearson ( $\rho$ ) de las variables climáticas compuestas (dos primeros ejes del ACP) con el gradiente de elevación (c, d). Líneas en color indican  $\rho$  significativos en la región Andes (negro), subregión Andes Norte (rojo), Andes Central (verde) y Andes Sur (azul).

Al evaluar la relación de los valores del rasgo ponderados de las leguminosas leñosas invasoras y las comunidades invadidas con el gradiente de elevación, se encontró una relación negativa significativa para la mayoría de los rasgos ( $R^2=0.06 - 0.62$ ,  $P<0.05$ ; **Figura 6.3**). En el caso de los rasgos ponderados para las comunidades invadidas las correlaciones negativas significativas indican una tendencia a presentar comunidades funcionales con maderas de baja densidad, reproducción rápida, y estructuras foliares conservadoras conforme incrementa la altitud. De tal forma, con el incremento en la elevación las comunidades nativas

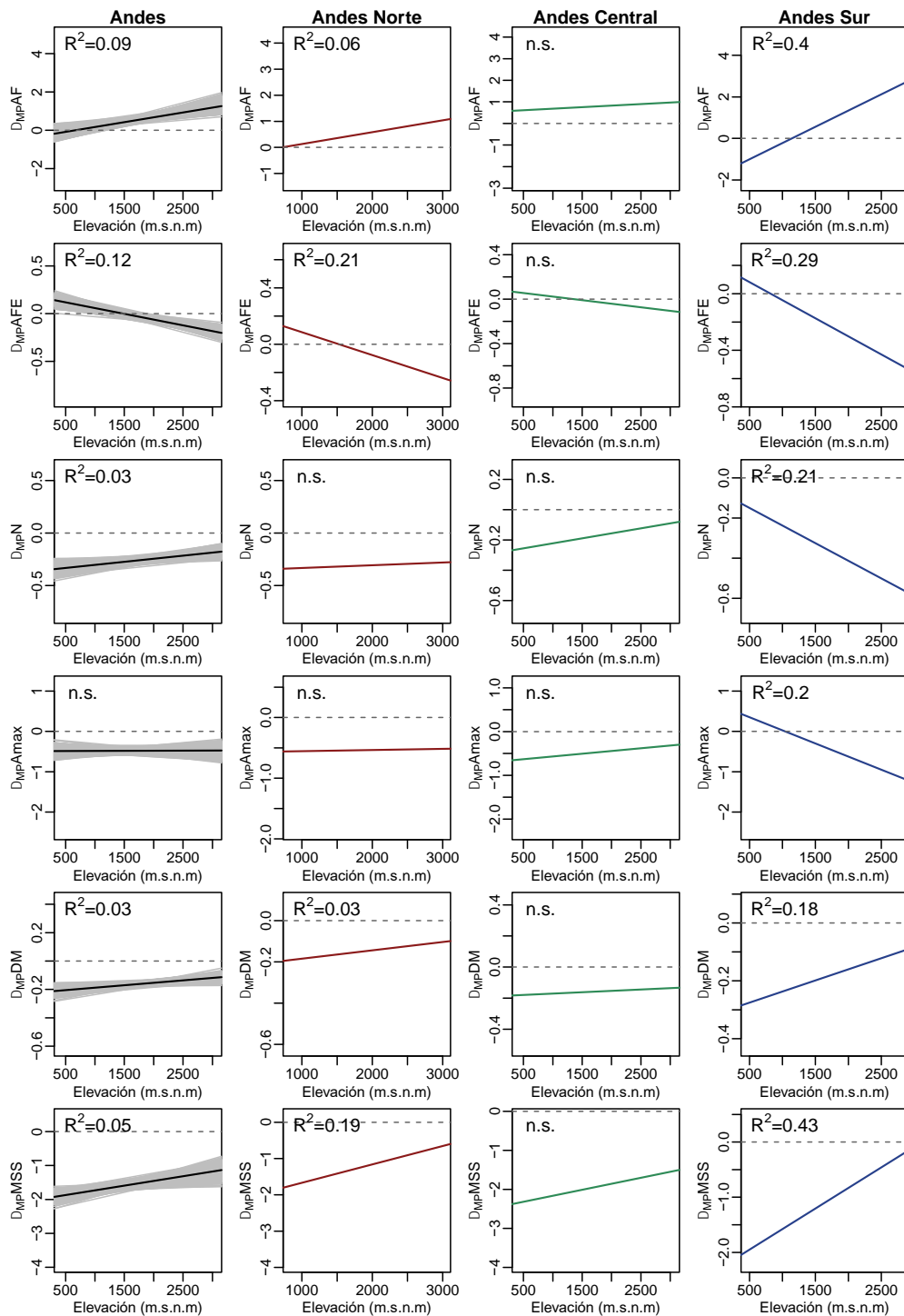
se caracterizan por presentar presentaron estructuras de sostenimiento con menores inversiones en tejidos densos (<Amax, <DM; **Figura 6.3g-i**) y semillas diseñadas para una dispersión veloz (<MSS; **Figura 6.3k**). En contraste, presentaron hojas de menor tamaño (<AF; **Figura 6.3a**), con mayores inversiones en tejidos (<AFE; **Figura 6.3c**) y menores contenidos de nitrógeno (<N; **Figura 6.3e**), indicando el predominio conservativo foliar con la elevación. De forma similar, los rasgos medios ponderados de leguminosas leñosas invasoras también presentaron correlaciones negativas con el gradiente de altitud, excepto por el AFE que no exhibió correlación alguna ( $P < 0.05$ ; **Figura 6.3h**). Sin embargo, pese a la correlación negativa a lo largo del gradiente de elevación, los valores medios ponderados de leguminosas leñosas invasoras para cuatro rasgos (e.g. N, Amax, DM, MSS) mostraron ser significativamente superiores a lo largo del gradiente respecto a los valores medios ponderados de las comunidades invadidas (**Figura 6.3e-f, g-h, i-l, k-l; Figura S 6.2**).



**Figura 6.3.** Relación de la media ponderada de los rasgos funcionales para las comunidades invadidas y leguminosas leñosas invasoras a lo largo del gradiente de elevación en Los Andes. Media ponderada de los rasgos funcionales para la comunidad invadida (a, c, e, g, i, k), media ponderada de los rasgos funcionales para leguminosas leñosas invasoras (b, d, f, h, j, k). Valores de  $R^2$  indican relaciones significativas entre los rasgos medios ponderados y el gradiente de elevación en Los Andes (líneas en negro) y las subregiones Andes Norte (líneas en color rojo), Andes Central (líneas en color verde) y Andes Sur (líneas en color azul). Media ponderada para el área foliar ( $M_{pAF}$ ), área foliar específica ( $M_{pAFE}$ ), contenido de nitrógeno foliar ( $M_{pN}$ ), altura máxima ( $M_{pAmax}$ ), densidad de madera ( $M_{pDM}$ ) y masa seca de las semillas ( $M_{pMSS}$ ).

A partir de la diferencia de la media pondera de la comunidad local y las leguminosas leñosas invasoras y su relación con el gradiente de elevación, se encontró que la mayoría de los rasgos ponderados variaron levemente significativo con la elevación para Los Andes y la subregión Andes Norte ( $R^2=0.09-0.21$ ,  $P<0.05$ ; **Figura 6.4**), y altamente significativo en la subregión

Andes Sur ( $R^2=0.18-0.43$ ,  $P<0.05$ ; **Figura 6.4**). No se encontró una variación significativa para la región Andes Central ( $P\geq 0.05$ ; **Figura 6.4**). En general, se encontró que la diferencia media ponderada ( $\Delta_{MP}$ ) del AF aumentó significativamente con la altitud, siendo mayores los valores para las comunidades invadidas respecto las leguminosas invasoras ( $R^2_{Andes} = 0.09$ ,  $R^2_{Andes Sur} = 0.4$ ;  $P<0.05$ ; **Figura 6.4a-b**). Asimismo, la  $\Delta_{MP}$  aumento significativamente para el AFE ( $R^2_{Andes} = 0.12$ ,  $R^2_{Andes Norte} = 0.21$ ,  $R^2_{Andes Sur} = 0.29$ ;  $P<0.05$ ; **Figura 6.4c-d**), N ( $R^2_{Andes} = 0.03$ ,  $R^2_{Andes Sur} = 0.21$ ;  $P<0.05$ ; **Figura 6.4e-f**) y Amax ( $R^2_{Andes Sur} = 0.2$ ;  $P<0.05$ ; **Figura 6.4g-h**). Indicando que las leguminosas invasoras tienen un carácter captura e inversión foliar (AFE, N) y de sostenimiento (Amax), adquisitivo a mayores alturas. De manera contrastaste, se encontró, que  $\Delta_{MP}$  de la DM y MSS decreció con la elevación ( $R^2_{Andes} = 0.03-0.05$ ,  $R^2_{Andes Norte} = 0.03-0.19$ ,  $R^2_{Andes Sur} = 0.18-0.43$ ;  $P<0.05$ ; **Figura 6.4**). Sin embargo, es importante destacar que para estos rasgos la  $\Delta_{MP}$  es inferior a 0, en todos los casos (**Figura 6.4**). Indicando, que, pese al incremento de la similitud funcional entre las medias de rasgo ponderado para las comunidades invadidas y las leguminosas leñosas invasoras, existe un predominio de mayores valores de rasgo para estas últimas, en Los Andes y las subregiones Andes Norte, Central y Sur, independientemente de gradiente ( $\Delta_{MP}<0$ ;  $P<0.05$ . **Figura 6.4**).



**Figura 6.4.** Relación entre las diferencias de la media ponderada ( $\Delta_{MP}$ ) de los rasgos funcionales para las comunidades invadidas y leguminosas leñosas invasoras con el gradiente altitudinal. Valores  $R^2$  indican relación significativa con el gradiente de elevación para Los Andes (líneas en

color negro), Andes Norte (líneas en color rojo), Andes Central (líneas en color verde) y Andes Sur (líneas en color azul). Valores positivos en el eje  $\Delta_{MP}$  de cada rasgo, indican mayores valores de la media ponderada de los rasgos funcionales para la comunidad invadida respecto las leguminosas leñosas invasoras. Valores negativos en el eje  $\Delta_{MP}$  de cada rasgo, indican mayores valores de la media ponderada de los rasgos funcionales para las leguminosas leñosas invasoras respecto la comunidad invadida. Valores cercanos a cero (0) en el eje  $\Delta_{MP}$  de cada rasgo, muestran menor diferencia funcional entre comunidades, valores alejados de (0) en el eje  $\Delta_{MP}$  de cada rasgo, indican mayor diferencia funcional en la media ponderada de los rasgos entre las dos comunidades. Área foliar (AF), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (N), Altura máxima (Amax), Densidad de madera ( $_{MP}DM$ ), y Masa seca de las semillas ( $_{MP}MSS$ ).

## 6.5 Discusión

Después de explorar las relaciones de los rasgos funcionales de las leguminosas leñosas invasoras y su distribución climática a lo largo de un gradiente de elevación en la cordillera de los Andes, se encontró que: 1) El gradiente de elevación tiene una amplia correlación con el clima, tanto en variables simples como compuestas, lo que soporta la plausibilidad de utilizar este gradiente como descriptor de la variabilidad y filtrado ambiental en la región y subregiones de Los Andes. 2) La media ponderada de los rasgos funcionales para las comunidades invadidas y las leguminosas leñosas invasoras, en la mayoría de los casos, varió de forma negativa con la elevación. Indicando un efecto significativo de este gradiente como filtro ambiental para las expresiones funcionales, independientemente del origen de las especies. Si embargo, las leguminosas leñosas invasoras, presentaron consistentemente mayores valores medios ponderados para los rasgos de N, Amax, DM, MSS, respecto las comunidades invadidas. Resaltando, un predominio funcional adquisitivo en estructuras foliares

(>N); mientras que, develaron un carácter más conservador en inversión de tejido en madera (>DM), estructuras de sostenimiento (>Amax), y reproductivas (>MSS). 3) Se observó un aumento en la diferencia de los valores medios ponderados para los rasgos de AF, AFE, N, Amax, lo cuál soporta la idea de estrategias más adquisitivas con la elevación para las estructuras foliares y de sostenimiento de las especies de leguminosas leñosas invasoras respecto las comunidades invadidas. Contrastado con la tendencia hacia la similitud de los valores medios ponderados para los rasgos de DM y MSS de las leguminosas leñosas respecto las comunidades invadidas. No obstante, el carácter funcional predominante en estos últimos rasgos, es más conservador para las leguminosas leñosas invasoras respecto las comunidades invadidas.

### **La elevación, descriptor sólido de la variabilidad climática y filtrado ambiental en Los Andes**

Los ambientes climáticos de Los Andes mostraron una amplia variabilidad de condiciones entre y dentro de las subregiones a lo largo de la Cordillera. Resultado natural a la expectativa de variación latitudinal de la región desde áreas tropicales al norte de Los Andes hasta las zonas templadas hacia el sur de la región (Antonelli et al. 2018, Rahbek et al. 2019). Sin embargo, como ha sido sugerido en diversos estudios, todas las variables climáticas presentaron relaciones significativas con el gradiente de elevación. Donde, las variables

climáticas, temperatura, precipitación, radiación solar y presión de vapor de agua, mostraron consistentemente menores valores con el aumento de elevación; mientras que, la velocidad del viento se relacionó positivamente con la elevación. Destacando el carácter ambiental restrictivo esperado en la alta montaña a nivel local, regional y global (Pepin et al. 2022; Fuentes-Lillo et al. 2023; Ratier Backes et al. 2023). De tal forma, estos resultados, apoyan la idea de simplificar la variabilidad climáticas a partir de gradientes de elevación, dado el carácter descriptor robusto de este gradiente para identificar cambios ambientales en los ecosistemas de montaña (Qian et al. 2014; Xu et al. 2017; Pepin et al. 2022); así como, evaluar los efectos de filtrado ambiental sobre las expresiones de la diversidad con la elevación (Peters et al. 2016), bajo el supuesto de solo las especies, con rasgos o estrategias tolerantes a las restricciones de recursos impuestas por las zonas montañosas serán seleccionadas en el proceso de filtrado (Peters et al. 2016; Ferrero et al. 2022). En este contexto, utilizar la elevación como el gradiente de contraste para evaluar los cambios en la diversidad funcional de las comunidades invadas y leguminosas leñosas invasoras, ofrece una mejor aproximación sobre los mecanismos subyacentes a los procesos de invasión de plantas previamente documentados en la cordillera de Los Andes (Fuentes-Lillo et al. 2023). Pero también, sobre el debate de si los rasgos funcionales de las especies son las estrategias adaptativas que potencian su capacidad de invasión en ambientes limitados, como la alta montaña, o si el filtro ambiental derivado de la altitud (bajas temperaturas, baja precipitación,

mayor exposición a la radiación solar y velocidad del viento), se constituyen en limitantes fundamentales que contienen los procesos de invasión, vía selección de rasgos funcionales “óptimos” para lidiar con las condiciones restrictivas (Fernández and Hamilton 2015; Carboni et al. 2017; Vásquez-Valderrama et al. 2022).

### **Rasgos novedosos de las leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes de elevación**

El gradiente de elevación exhibió tener efectos negativos significativos sobre la mayoría de los rasgos funcionales evaluados a partir de las medias ponderadas de las comunidades invadidas y las leguminosas leñosas invasoras. Resaltando el carácter predominante del filtro ambiental de la alta montaña, derivado temperaturas y niveles de precipitación bajos, con altos valores de radiación solar y exposición a vientos fuertes, como controladores de la diversidad taxonómica y funcional reportada en estudios previos (Kreft y Jets, 2007; Steinbauer et al. 2016; Fuentes-Lillo et al. 2023). Sin embargo, al evaluar la diferencia de los valores de rasgos medios ponderados de las comunidades invadidas frente las leguminosas leñosas invasoras, y el efecto de los gradientes sobre esta diferencia, los resultados mostraron estrategias funcionales novedosas para las leguminosas leñosas invasoras, donde se combinan rasgos foliares adquisitivos con rasgos densidad de madera y dispersión de semillas más conservativos. Siendo un

primer punto de partida sobre el debate de los mecanismos que explican las invasiones biológicas en la alta montaña. Por un lado, como era de esperarse, dado el carácter adquisitivo de recursos para la mayoría de especies con alto potencial de invasión (Ehrenfeld 2003; Tecco et al. 2010), las leguminosas leñosas invasoras mostraron mayores valores de AFE y N foliar respecto las comunidades invadidas, confirmando la predominancia de rasgos foliares de alta capacidad fotosintética y pocas inversiones en costos de construcción tisular hallados en otros estudios (Powers and Tiffin 2010; Adams et al. 2016). Sin embargo, se observó un efecto de disminución en los valores de estos rasgos conforme incrementaba la altitud. Resultados que respaldan la acción de los filtros ambientales, en este caso la elevación, con su variabilidad climática asociada, como controladores de las invasiones biológicas sugeridos en otros estudios (Tecco et al. 2010; Gallien et al. 2015; El-Barougy et al. 2020). El hecho, que conforme aumenta la elevación se favorece la diferencia de los valores medios ponderados del AF, AFE, N y Amax, entre las comunidades invadidas frente las leguminosas leñosas invasoras, a favor de estas últimas en el valor de los rasgos, soportan la idea de similitud limitante (*Limiting similarity*) como mecanismo que explica el potencial invasor de las especies de plantas. Donde, aumentar divergencia de rasgos funcionales respecto las especies de las comunidades invadidas reduce el nivel de competencia con estas especies y diezma la resistencia de los ecosistemas naturales, maximizando su potencial de invasión (Catford et al. 2009; Garnier and Navas 2012; Parker et al. 2013; Hulme

and Bernard-Verdier 2018). Además, estos resultados apoyan la idea planteada por Richardson and Pyšek (2007) y Funk et al. (2016), que las especies invasoras pueden tener rasgos funcionales que promueven su alto rendimiento en entornos con recursos limitados, lo que les permite explotar eficientemente los recursos ante nuevos ambientes.

En contraste, el hecho que los valores medios ponderados de la densidad de madera y masa seca de las semillas sean mayores para las leguminosas leñosas invasoras respecto a las comunidades nativas, puede significar que tener rasgos conservados en estructuras de sostenimiento (tallo) y reproductivas (semillas), aumenta el potencial de resistencia a condiciones adversas (e.g., climas fríos, baja precipitación, alta radiación solar y exposición de los vientos), como lo serían las mayores elevaciones. Sin embargo, dada la disminución en la diferencia de estos rasgos medios ponderados entre las comunidades invadidas con las leguminosas leñosas invasoras a mayores altitudes, también revelan una estrategia funcionalidad similar con las especies nativas para superar las condiciones ambientales en las nuevas áreas de introducción (Tecco et al. 2010; Gallien et al. 2015; El-Barougy et al. 2020). En consecuencia, estos resultados también sustentan la hipótesis de unirse a los locales (*Join the local*) vía similitud funcional. Donde, la convergencia funcional entre invasoras y comunidades invadidas, pueden estar dadas para enfrentar un mismo filtro ambiental. Ahora bien, haciendo un paralelo con la hipótesis de esforzarse más (*Try harder*), donde

se establece que, en ambientes de estrés o recursos limitados las plantas invasoras pueden presentar rasgos funcionales relacionados con una mayor conservación de recursos y tolerancia al estrés ambiental que las especies nativas (menor área foliar, área foliar específica y mayor contenido foliar de materia seca y densidad de madera), mientras que en ambientes con buena disponibilidad de recursos pueden presentar rasgos opuestos asociados a mayor adquisición y uso de los recursos (Crawley et al. 1996; Funk and Vitousek 2007); el principal hallazgo de este trabajo consiste en develar que la combinación de rasgos de “rápidos” en el uso de recursos derivado de estructuras foriales “baratas” (<AF, <AFE y >N) para aumentar el potencial competitivo por recursos en ambientes limitados, e invertir en estructuras costosa de tallo (>DM, maderas densas) y reproductivas (>MSS, semillas con alta masa), puede potenciar la tolerancia a condiciones adversas, conforme aumenta la elevación en Los Andes, y particularmente los Andes Sur, donde la conjunción con latitudes templadas incrementa las restricciones climáticas para la colonización, establecimiento y densificación de las invasiones biológicas.

En conclusión, pese a que las leguminosas leñosas invasoras no siguen los patrones esperados tanto en su espectro de forma y función, como en los cambios a lo largo de los gradientes, tener estrategias combinadas de sostenimiento (tallo), captura de recursos (foliares) y dispersión, sumado a la variación en sus rasgos funcionales a lo largo del gradiente altitudinal, resalta la

condición de estrategia funcional novedosa para invadir Los Andes y sus subregiones. Aquí proponemos que las leguminosas leñosas presentan combinaciones de rasgos funcionales comúnmente no esperados, por lo que estos resultados permiten una mejor comprensión de los mecanismos que pueden impulsar la invasión de estas especies, así como, aportar información biológica y ecológica que puede ser empleada en la creación de acciones o protocolos de prevención y gestión de invasiones, en especial en áreas altamente amenazadas y con fuertes procesos de transformación de sus coberturas vegetales por factores antropicos como lo son los Andes (Bradshaw et al. 2008; Fuentes-Lillo et al. 2023). Así mismo, las estrategias funcionales de las especies invasoras y sus diferencias en comparación con las comunidades nativas pueden ayudar a determinar medidas de control y manejo, donde, se favorezcan los factores que pueden limitar a las especies invasoras disminuyendo las posibilidades de invasión (Funk and McDaniel 2010).

## **6.6 Agradecimientos**

Agradecemos al Grupo de Macroecología de la Universidad de Tartu, especialmente a Riin Tamme y Meelis Pärtel, por la estandarización de los rasgos funcionales de las plantas leñosas invasoras. MV y AP fueron financiados por Fondecyt 1180205 y ANID/BASAL FB210006. RGM fue financiado por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

## 6.7 Declaración de disponibilidad de datos

Los autores declaran que los datos de rasgos de leguminosas se descargaron de datos disponibles públicamente en TRY Plant Trait Database versión 5.0 ([www.try-db.org/TryWeb/Home.php](http://www.try-db.org/TryWeb/Home.php)). La categoría de especies invasoras se soporta en la inclusión de las especies en las bases Invasive Species Compendium (CABI, <https://www.cabi.org/>) y en International Legume Database (ILDIS, <https://www.ildis.org/>). Los datos climáticos se descargaron del WorldClim 2.0 – Global Climate Data (<http://www.worldclim.com/>) y fueron revisados, depurados y estandarizado en la publicación previa de Vásquez-Valderrama et al. (2022). Los datos de elevación (m.s.n.m) se obtuvieron a partir de los recursos ráster generados a nivel de país por el *Shuttle Radar Topography Mission*. Los rasgos funcionales para las comunidades invadidas se obtuvieron a partir de las ocurrencias geográficas de las especies de leguminosas leñosas y extraídos de los mapas globales producidos por interpolación ponderada de distancia inversa con resolución espacial de 0.5 minutos ~ 50 km<sup>2</sup> (Schiller et al. 2021; <https://www.nature.com/articles/s41598-021-95616-0>).

## 6.8 Información suplementaria – [Apéndice 3](#)

**Figura S 6.1.** Relación de las variables climáticas y el gradiente de elevación para las especies de leguminosas leñosas invasoras en Los Andes y subregiones. Correlación de Pearson ( $\rho$ ) de las variables compuestas: primer eje del ACP (a),

segundo eje del ACP (b). Variables climáticas individuales (c-i): Precipitación anual (Prec; c), Presión de vapor de agua (PVA; d), Temperatura máxima anual ( $T_{max}$ ; e), Temperatura promedio anual (Temp; f), Temperatura mínima anual ( $T_{min}$ ; g), Radiación solar (RadS, h) y Velocidad del Viento anual (VV, i). Líneas en color indican  $\rho$  significativos en la región Andes (negro), subregión Andes Norte (rojo), Andes Central (verde) y Andes Sur (azul).

**Figura S 6.2.** Relación entre las diferencias de la media ponderada ( $\Delta_{MP}$ ) de los rasgos funcionales para las comunidades invadidas y la  $\Delta_{MP}$  de los rasgos para las leguminosas leñosas invasoras. Valores  $R^2$  indican relación significativa con el gradiente de elevación para Los Andes (líneas en color negro), Andes Norte (líneas en color rojo), Andes Central (líneas en color verde) y Andes Sur (líneas en color azul). Área foliar (AF), Área foliar específica (AFE), Nitrógeno foliar (N), Altura máxima (Amax), Densidad de madera ( $_{MP}DM$ ), y Masa seca de las semillas ( $_{MP}MSS$ ).

## 7 CAPITULO IV

### **Variación de rasgos intraespecíficos de la especie invasora *Ulex europaeus* a lo largo de un gradiente de elevación**

Maribel Vásquez-Valderrama<sup>1,2</sup>, Roy González-M.<sup>3</sup>, Carlos P. Carmona<sup>4</sup>, Aníbal Pauchard<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción 4070386, Chile

<sup>2</sup>Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago 7800003, Chile

<sup>3</sup>Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad del Tolima, Ibagué 730006299, Colombia

<sup>4</sup>Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Juhan Liivi 2, 50409 Tartu, Estonia

#### **7.1 Resumen**

Las invasiones biológicas amenazan la conservación de la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas en todo el mundo. A pesar de que varios estudios que categorizan las especies invasoras y sus patrones de distribución han concluido que el conservadurismo ambiental determina el potencial invasor

de una especie o el riesgo de invasibilidad de un ecosistema, existen lagunas de conocimiento sobre los mecanismos que impulsan las invasiones en ecosistemas ambientalmente nuevos. La evidencia reciente sugiere que las especies invasoras divergen fenotípicamente de las nativas y tienen éxito competitivo cuando adoptan estrategias adquisitivas en ambientes ricos en recursos o estrategias conservadoras y tolerantes en ambientes pobres en recursos. Esta divergencia con las especies nativas, conocida como la hipótesis de esforzarse más “Try Harder”, está impulsada por la variación de rasgos intraespecíficos (itv). Exploramos si la itv de *Ulex europaeus* es un mecanismo subyacente a los cambios de biomasa aérea de esta especie a lo largo de un gradiente de elevación, en uno de los puntos críticos de biodiversidad del mundo: los ecosistemas andinos. Nuestros resultados mostraron que la itv de *U. europaeus* determina un equilibrio entre dispersión y el tamaño del arbusto. Si bien, esta compensación varía y está fuertemente limitada por la elevación, subyace a los mecanismos funcionales que explican la propagación de la biomasa aérea con la elevación y la susceptibilidad potencial de los ecosistemas de Páramos a ser invadidos.

## **7.2 Introducción**

Las invasiones biológicas se consideran uno de los principales impulsores del cambio de la biodiversidad en todo el mundo (Chapin et al. 2000), exacerbando

los daños a los ecosistemas en sinergia con las perturbaciones antropogénicas (Pyšek and Richardson 2010; Seebens et al. 2015). A nivel mundial, las áreas con altos niveles de transformación del paisaje, causada principalmente por perturbaciones antropogénicas, son más susceptibles a la pérdida de biodiversidad nativa y funcionamiento de los ecosistemas cuando las invasiones biológicas comienzan a modificar los procesos ecológicos (Theoharides and Dukes 2007; Early et al. 2016; Meyer et al. 2021). En particular, es probable que las regiones megadiversas altamente perturbadas, como los ecosistemas tropicales, sean más propensas a la invasión debido a perturbaciones antrópicas (Chong et al. 2021). La distribución extendida de especies invasoras en nuevas áreas también se ha atribuido a las condiciones abióticas y a la capacidad de estas especies para hacer frente a nuevos entornos (Datta et al. 2019; Vásquez-Valderrama et al. 2022).

Los factores ambientales (por ejemplo, el clima, los nutrientes del suelo, la elevación) desempeñan un papel crucial al limitar la capacidad de las especies invasoras para sobrevivir en nuevas áreas de introducción (Peterson 2003). Aquí, la hipótesis central es que los nichos ecológicos moldeados por factores ambientales constituyen limitaciones estables en el tiempo sobre la distribución potencial de especies invasoras. Por lo tanto, como el entorno difiere del de las áreas nativas, las invasiones deberían ser más limitadas. A pesar del conservadurismo ambiental sugerido por la teoría del nicho (es decir, nicho

realizado), también se ha informado que la disociación o expansión ambiental es un impulsor de invasión en entornos nuevos, porque las especies pueden ocupar áreas que alcanzan las condiciones ambientales de su nicho fundamental (Early and Sax 2014; Vásquez-Valderrama et al. 2022), pero también está relacionado con los rasgos funcionales de estas especies, y su variación intraespecífica, que pueden mejorar las respuestas adaptativas a nuevas condiciones ambientales (Moran et al. 2016; Westerland et al. 2021).

La ecología basada en rasgos proporciona un marco para comprender cómo las especies responden a las limitaciones ambientales (Garnier et al. 2016; Pistón et al. 2019). Por lo tanto, puede mejorar nuestra capacidad para evaluar combinaciones de rasgos críticos para que las especies invasoras crezcan, sobrevivan y se reproduzcan en respuesta a fuerzas selectivas y, en última instancia, su potencial invasor en entornos nuevos (Drenovsky et al. 2012). Por ejemplo, rasgos como la altura máxima, el área foliar específica, el número de semillas y la masa de semillas se han relacionado positivamente con una mayor biomasa de especies invasoras que nativas a escalas global y local (Ordonez et al. 2010; Godoy et al. 2012; Divíšek et al. 2018). El supuesto general es que las especies invasoras divergen fenotípicamente de las nativas y tienen éxito competitivo cuando logran estrategias de rasgos adquisitivos en ecosistemas ricos en recursos o rasgos de tolerancia adaptativa en ambientes pobres en recursos (Pyšek and Richardson 2007; Theoharides and Dukes 2007; Funk et al.

2016). Este comportamiento se conoce como la hipótesis del esfuerzo (Funk and Vitousek 2007). Aquí, contrariamente a la noción de que el desempeño óptimo de una especie ocurre hacia el rango de distribución ambiental medio (Violle et al. 2007; Garnier et al. 2016), las especies invasoras pueden tener éxito en diferentes ambientes (por ejemplo, limitados o no limitados) empleando la estrategias de eficiencia en el uso de recursos (Crawley et al. 1996; Funk and Vitousek 2007) a través de la variación de rasgos intraespecíficos (Nava and Violle 2009). Algunos investigadores han descrito que las especies con baja variación de rasgos intraespecíficos pueden presentar especialización o preferencias de hábitat (Umaña et al. 2015; He et al. 2018), mientras que las especies con alta variación de rasgos intraespecíficos tienen más posibilidades de pasar filtros ambientales y extenderse por más hábitats (Jung et al. 2010; Violle et al. 2012). En particular, cuando la variación intraespecífica del rasgo se relaciona con la capacidad de dispersión, el potencial de invasión aumenta para diferentes ambientes (Funk 2008; Ordonez et al. 2010; Brym et al. 2011; Ordonez 2014b). Por lo tanto, para mejorar la comprensión de los procesos que impulsan sus patrones de ocupación y las adaptaciones de las especies invasoras a diferentes condiciones ambientales, es necesario incluir el enfoque de variación de rasgos intraespecíficos (Parker et al. 2013; Li et al. 2018).

Los Andes tropicales son uno de los puntos críticos de biodiversidad a nivel mundial, ya que conservan ~25% de la vegetación primaria de su extensión

original y el porcentaje más alto de plantas endémicas en todo el mundo (20.000 especies, 6,7%; Myers et al. 2000). Sin embargo, los ecosistemas andinos también son epicentros de transformación antropogénica que, en sinergia con el cambio climático, ha facilitado la propagación de plantas leñosas invasoras y ha aumentado la vulnerabilidad de la biodiversidad y las amenazas al funcionamiento de los ecosistemas (Young et al. 2011; Gonda 2020). Este es el caso de los ecosistemas altoandinos en la cordillera central de Colombia, Subpáramos y Páramos 2.000-3.500 m.s.n.m., donde la huella humana alcanzó ~40% del cambio de paisaje en la década de 1940 pero ha seguido aumentando hasta el 50% en las últimas cuatro décadas. (Correa Ayram et al. 2020) junto con la propagación de la especie invasora *U. europaeus* (Barrera-Cataño et al. 2019). Este arbusto, considerado una de las peores especies invasoras del mundo (Lowe et al. 2004), amenaza los ecosistemas locales a través de la exclusión competitiva de especies nativas, cambios en las condiciones del suelo y el agua y la transformación del hábitat (Galappaththi et al. 2023). Si bien las invasiones de *U. europaeus* están bien documentadas en todo el mundo (Fuentes-Lillo et al. 2023), incluso en los ecosistemas andinos (Altamirano et al. 2016; Hernández-Lambraño et al. 2017), existen lagunas de conocimiento sobre sus propiedades invasoras. potencial sobre Subpáramos y Páramos, y si este ecosistema climáticamente limitado puede restringir o ser susceptible a la invasión (Barrera-Cataño et al. 2019; Fuentes-Lillo et al. 2023).

Dentro del rango de Subpáramos y Páramos, a medida que aumenta la altitud las temperaturas son más frías (por ejemplo, de  $\sim 14^{\circ}\text{C}$  a 2600 a  $\sim 7^{\circ}\text{C}$  a 3500), y los cambios isotérmicos del día a la noche son mayores. Estos cambios de temperatura limitan el desempeño de las plantas y determinan tipos de vegetación caracterizadas por matorrales altos y de bajo crecimiento (Barrera-Cataño et al. 2019; Cárdenas-Cárdenas and Cortés-Peréz 2023). Debido a esta mayor resistencia ambiental con la altitud, se espera que el éxito de la invasión de *U. europaeus* disminuya a mayor altitud. Sin embargo, hay varios estudios que destacan la alta plasticidad fenotípica de esta especie, que parece ser su estrategia clave para establecer nuevas poblaciones en ambientes novedosos (Atlan et al. 2015; Udo et al. 2017; Galappaththi et al. 2023). Por lo tanto, también se espera que *U. europaeus* se comporte como una especie Try Harder con un conjunto particular de combinaciones de rasgos que favorecen su dispersión, crecimiento y supervivencia en respuesta a ambientes más fríos a medida que aumenta la elevación en el rango de Subpáramos y Páramos. Aquí, exploramos si la variación de rasgos intraespecíficos de la especie invasora *U. europaeus* es un mecanismo potencial subyacente a los cambios de biomasa aérea de esta especie a lo largo de un gradiente de elevación en áreas de invasión para el área de distribución de Subpáramos y Páramos en la Cordillera Andina Oriental de Colombia. Específicamente, abordamos las siguientes preguntas: (1) ¿Cuáles son las combinaciones de rasgos que describen el espacio funcional intraespecífico de *U. europaeus*? (2) ¿Cómo varían los rasgos y el espacio

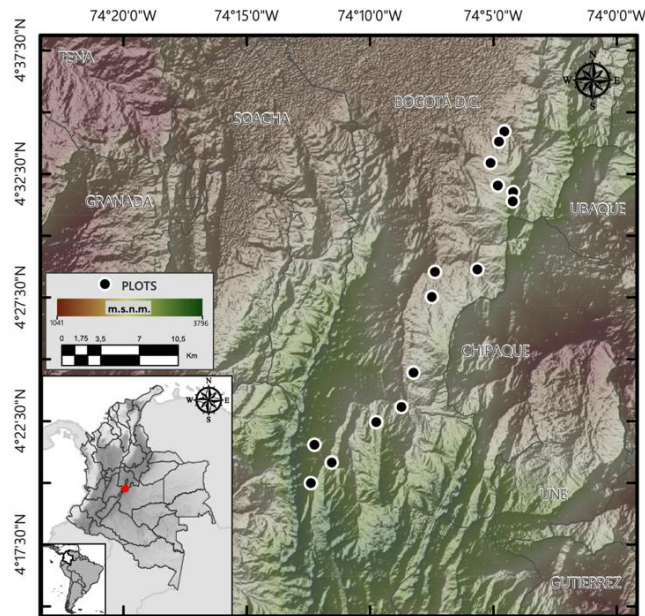
funcional intraespecífico con la elevación? (3) ¿Cuáles son las consecuencias de esta variación para la biomasa aérea de esta especie en las áreas de invasión?

### 7.3 Métodos

#### Área de estudio y datos de la parcela

El trabajo de campo se llevó a cabo en la Cordillera Andina Oriental de Colombia en zonas rurales de Bogotá con una fuerte historia de perturbación antropogénica (Etter and Villa 2000; Hurtado-M et al. 2021) y procesos altamente invasivos de *U. europaeus* desde los años 50 (Barrera-Cataño et al. 2019). Los sitios de estudio se encuentran en colinas y montañas compuestas de areniscas y lutitas del Cretácico y Terciario (Mendoza S. and Etter R. 2002). Durante 2019, establecimos 15 parcelas temporales de 100 m<sup>2</sup> a lo largo de un gradiente altitudinal de 2600 a 3500 m de altitud (**Figura 7.1**). Registramos la latitud y longitud (en grados decimales) y la elevación (m) para cada parcela con un GPS (Mapa 64s), y extrajimos datos de temperatura promedio anual (Temp.) y precipitación total anual (Prec.) de la Fuente Climática Nacional de Colombia (~90 m de resolución espacial <http://geonetwork.humboldt.org.co/>). Las parcelas registraron Temp.) de  $10,3 \pm 2$  °C y Prec. varían de 744,2 a 1239,5 mm (media 1047,3 mm·año<sup>-1</sup>) (**Figura S 7.1**) con un régimen de lluvia bimodal (Mendoza S. and Etter R. 2002). Además, extrajimos datos del Índice de Huella Humana (Ihh) ajustado al legado que describe la variación espaciotemporal del impacto

antropogénico entre 1970 y 2015 (Correa Ayram et al. 2020). Las parcelas mostraron un Ihh de  $73 \pm 13\%$  para el sitio de estudio (**Figura S 7.1**). Seleccionamos la elevación como gradiente ambiental para este estudio debido a las fuertes relaciones con Prec. ( $R^2 = 0,96$ ,  $P < 0,001$ ), Temp. ( $R^2 = 0,34$ ,  $P = 0,013$ ) y Ihh ( $R^2 = 0,44$ ,  $P = 0,004$ ) (**Figura S 7.1**). Dentro de cada parcela, tomamos en cuenta todos los arbustos individuales de *U. europaeus* con un diámetro basal del tallo (DB, a 1 cm sobre la superficie del suelo)  $> 1$  cm. Posteriormente, para describir la estructura de cada parcela, seleccionamos aleatoriamente de cada parcela 30 ramets individuales para medir el DB (cm) y la altura total (A, m). Para asegurarnos de que cada parcela se refiriera a un área invadida de *U. europaeus*, seleccionamos sitios donde esta especie cubría al menos el 70% del área.



**Figura 7.1.** Sitios de estudio en las zonas rurales de Bogotá en la Cordillera Andina Oriental de Colombia. Los círculos negros indican la ubicación de las 15 parcelas temporales de 100 m<sup>2</sup> instaladas a lo largo del gradiente de altitud para describir la estructura y la biomasa de *U. europaeus* y para muestrear rasgos funcionales.

## Rasgos funcionales

Dentro de cada parcela, medimos rasgos funcionales en diez arbustos individuales seleccionados de *U. europaeus* que alcanzaron la DB y la altura máxima, para un total de 150 individuos. Consideramos 15 rasgos funcionales (**Tabla 7.1**) que caracterizan el espectro de forma y función de las plantas (Díaz et al. 2016; Carmona et al. 2021a) junto con el continuo raíz-tallo-copa (Piovesan and Biondi 2021). Medimos tres rasgos de semillas asociados con mecanismos de dispersión y supervivencia (masa seca de semillas, MSS; número de semillas por fruto, NS; y volumen de semillas, VS; **Tabla 7.1**. Dimensión de rasgos de

semillas) (Saatkamp et al. 2019). la MSS, como masa de semillas secada al horno, representa la capacidad de almacenar recursos y sobrevivir bajo limitaciones ambientales (Cornelissen et al. 2003; Salgado-Negret et al. 2015)(Cornelissen et al. 2003; Salgado-Negret et al. 2015). NS, como número de semillas por fruto, determina el potencial de dispersión y establecimiento (Saatkamp et al. 2019). Los VS, como forma tridimensional de la semilla, desempeña un papel clave en el recubrimiento y la escarificación para el establecimiento (Kaliniewicz et al. 2022). Secamos en horno a 80 °C durante al menos 72 horas y medimos cada semilla de diez vainas por arbusto individual. Para VS, utilizamos la ecuación de volumen elipsoide para estimar el volumen de las semillas debido a la forma ovoide comprimida de las semillas (Clements et al. 2001; Ocampo-Zuleta and Bravo 2019), de la siguiente manera:  $VS = \frac{4}{3} \pi \times IS \cdot dS \cdot 0,5dS$ , donde IS representa la longitud de la semilla, dS el diámetro de la semilla y 0,5dS el espesor de la semilla. Elegimos VS sobre otra morfología para reducir las dimensiones del rasgo, manteniendo el significado funcional (Kaliniewicz et al. 2022). Medimos dos rasgos del fruto asociados con los procesos de dispersión y establecimiento (masa del fruto, MF; tamaño del fruto, TF; **Tabla 7.1**. Dimensión de los rasgos del fruto) (Saatkamp et al. 2019). La MF, como peso de la fruta fresca, se calculó a partir de diez vainas por arbusto individual utilizando una báscula de precisión digital (Lab1st 510 g × 0,1 mg) (Rojas et al. 2022). TF, como área máxima del fruto, se estimó multiplicando la longitud máxima paralela al pedúnculo de la vaina (IF, longitud del fruto en mm)

por la distancia máxima perpendicular a IF (AF, ancho del fruto) (Burns and Lake 2009). Ambos rasgos del fruto desempeñan funciones esenciales en la reproducción de las plantas; donde, a mayor MF y TF, se espera un mayor potencial de dispersión y establecimiento de un arbusto (Burns and Lake 2009; Rojas et al. 2022).

Medimos cuatro rasgos foliares que caracterizan la inversión en compensaciones de tejidos y el espectro económico foliar de las plantas (área foliar, AF; contenido de materia seca de las hojas, CFMS; grosor foliar, GF; área foliar específica, SFE; **Tabla 7.1.** Dimensión de los rasgos foliares) (Wright et al. 2004). AF es el área de superficie proyectada por un lado de una hoja, medida a partir de diez hojas frescas utilizando un escáner digital (Canon Lide 300) (Cornelissen et al. 2003). Este rasgo representa la capacidad de interceptación de la luz de una planta, el equilibrio de carbono y el ciclo de nutrientes. CFMS es el contenido de materia seca de una hoja dividido por su masa fresca saturada de agua, y AFE es el área de un lado de una hoja fresca dividida por su masa seca al horno. Ambos rasgos se midieron a partir de diez hojas secadas al horno a 80 °C durante al menos 72 horas (Salgado-Negret et al. 2015). Estos rasgos informan sobre las defensas de carbono de las hojas y las inversiones en tejidos relacionadas con la capacidad de captura de carbono (Cornelissen et al. 2003; Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Salgado-Negret et al. 2015). GF, que representa la fuerza física de las hojas mediante la inversión de carbono, se midió en diez hojas frescas por individuo en

tres segmentos de la hoja (es decir, ápice, medio y base) utilizando un micrómetro digital (Mitutoyo 293-240-30, 0,01 mm) (Onoda et al. 2011; Salgado-Negret et al. 2015).

De manera similar, medimos cuatro rasgos del tallo que determinan la estabilidad mecánica, el soporte y la inversión en tejidos de la madera (grosor de la corteza, GC; diámetro máximo del tallo, DBmax; altura máxima del arbusto, Hmax; densidad de la madera, WD; **Tabla 7.1.** Dimensión de los rasgos de la madera). (Chave et al. 2009; Díaz et al. 2016). GC es el espesor de la corteza externa al xilema. Tiene funciones esenciales para aislar meristemas ante eventos adversos como incendios (Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Rosell et al. 2014). DM es la densidad de la madera estimada en un núcleo segmentado como la masa secada al horno dividida por su volumen fresco (Cornelissen et al. 2003). DM es reconocido como uno de los rasgos principales para determinar la estabilidad, la defensa y dar forma a las compensaciones entre seguridad y eficiencia hidráulica relacionadas con la captura de carbono (Chave et al. 2009). Medimos GC y DM en núcleos de tres segmentos a lo largo del tallo. BSD, punto medio del tallo entre el BSD y el punto ápice del tallo con xilema, y en el punto ápice del tallo con xilema ( $\varnothing=4.88\pm 1.9$  cm, longitud= $2.51\pm 0.8$  cm). Medimos tres puntos aleatorios en cada segmento para GC usando un micrómetro digital (Mitutoyo 293-240-30, 0,01 mm). Definimos Amax y Dmax como rasgos del tallo porque estaban asociados con el tallo de cada arbusto. Aquí, seleccionamos diez individuos de

altura y DB máximos observados de cada población. Amax es la estatura potencial vertical medida como la distancia más corta entre DB y el punto ápice del tallo con xilema en un arbusto (Cornelissen et al. 2003). Está relacionado con el vigor competitivo y el tamaño reproductivo (Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Salgado-Negret et al. 2015) Medimos Dmax en DB en el ramet más grande de cada individuo. Dmax es la estatura horizontal máxima potencial de un arbusto y está asociada con la historia de vida de una planta: “sobrevivir bien” en condiciones ambientales expuestas (Prado-Junior et al. 2016).

Finalmente, medimos dos rasgos de la raíz que influyen en la estabilidad mecánica, la inversión en tejidos y la defensa subterránea (contenido de materia seca de raíz fina, CRMSf; contenido de materia seca de raíz gruesa, CRMSg; **Tabla 7.1.** Dimensión de los rasgos de la raíz) (Bardgett et al. 2014). RDMC es el contenido de materia seca de las raíces (fina  $\varnothing < 2$  mm y gruesa  $\varnothing \geq 2$  mm secadas al horno a 80 °C durante al menos 72 horas) dividido por su masa fresca saturada de agua (Salgado-Negret et al. 2015). Un CRMS alto se asocia con una mayor estabilidad de la planta (raíces gruesas) y defensa subterránea (raíces finas) debido a la alta inversión en tejidos y la captura de carbono bajo tierra (Bardgett et al. 2014).

**Tabla 7.1.** Descripción de los rasgos funcionales medidos en este estudio. N = esfuerzo de muestreo. Individuos arbustivos de *Ulex europaeus* (ind.). Diámetro en la sección medida (d).

<b>Dimensión rasgo rasgo (abreviatura)</b>	<b>Unidades</b>	<b>N</b>	<b>Descripción</b>	<b>Referencias</b>
<b><i>Dimensión de rasgos de semillas</i></b>				
Masa de semillas (MSS)	mg <sup>-1</sup>	Total semillas·fruto <sup>-1</sup> , 10 frutos·ind <sup>-1</sup> (aleatorio), 150 ind.	<sup>a</sup> Masa de una semilla secada al horno (80 °C – 72h) <sup>b</sup> Almacenamiento de recursos y sobrevivencia de plántulas <sup>c</sup> min.= 3.52, media= 6.71, max.= 12.05	(Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Salgado-Negret et al. 2015)
Número de semillas por fruto (NS)	número	Total semillas·fruto <sup>-1</sup> , 10 frutos·ind <sup>-1</sup> (aleatorio), 150 ind.	<sup>a</sup> Número de semillas por fruto <sup>b</sup> Potencial de dispersión y establecimiento <sup>c</sup> min.= 2, media= 4, max.= 8	(Saatkamp et al. 2019)
Volumen de semillas (VS)	de mm <sup>3</sup>	Total semillas·fruto <sup>-1</sup> , diez frutos·ind <sup>-1</sup> (aleatorio), 150 ind.	<sup>a</sup> Forma tridimensional de una semilla <sup>b</sup> Establecimiento de plántulas <sup>c</sup> min.= 20.73, media=52.85, max.= 107.33	(Saatkamp et al. 2019)
<b><i>Dimensión de rasgos de fruto</i></b>				
Masa de fruto (MF)	mg <sup>-1</sup>	10 frutos·ind <sup>-1</sup> (aleatorio), 150 ind.	<sup>a</sup> Peso fresco del fruto <sup>b</sup> Potencial de dispersión y establecimiento <sup>c</sup> min.= 41.49, media= 97.16, max.= 213.50	(Burns and Lake 2009; Rojas et al. 2022)
Tamaño del fruto (TF)	mm <sup>2</sup>	10 frutos ·ind <sup>-1</sup> (aleatorio), 150 ind.	<sup>a</sup> Área máxima del fruto <sup>b</sup> Potencial de dispersión y establecimiento <sup>c</sup> min.= 48.39, media= 83.48, max.= 161.82	(Burns and Lake 2009; Rojas et al. 2022)
<b><i>Dimensión rasgos de hoja</i></b>				

<b>Dimensión rasgo rasgo (abreviatura)</b>	<b>Unidades</b>	<b>N</b>	<b>Descripción</b>	<b>Referencias</b>
Área de la hoja (AF)	mm <sup>2</sup>	10 hojas·ind <sup>-1</sup> , 150 ind.	<sup>a</sup> Área de la superficie proyectada por un lado de una hoja fresca <sup>b</sup> Intercepción de luz, equilibrio de carbono y ciclo de nutrientes <sup>c</sup> min.= 8.21, media= 16.43, max.= 27.61	(Cornelissen et al. 2003; Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Salgado-Negret et al. 2015)
Contenido foliar de materia seca (CFMS)	mg·g <sup>-1</sup>	10 hojas·ind <sup>-1</sup> , 150 ind.	<sup>a</sup> Masa seca por unidad de superficie de la hoja <sup>b</sup> Defensas de las hojas e inversiones de carbono en tejidos <sup>c</sup> min.= 250.4, media= 409.8, max.= 881.7	(Cornelissen et al. 2003; Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Salgado-Negret et al. 2015)
Grosor de la hoja (GF)	mm	3 segmentos·hoja <sup>-1</sup> (ápice, medio, base), 10 hojas·ind <sup>-1</sup> , 150 ind.	<sup>a</sup> Sección transversal para espesor de una hoja <sup>b</sup> Fuerza física de las hojas y compensación de los beneficios fotosintéticos con los costos de la respiración y la transpiración <sup>c</sup> min.= 0.10, media= 0.33, max.=0.66	(Onoda et al. 2011; Salgado-Negret et al. 2015)
Área foliar específica (AFE)	mm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup>	10 hojas·ind <sup>-1</sup> , 150 ind.	<sup>a</sup> rea de un lado de una hoja fresca dividida por su masa secada al horno <sup>b</sup> Capacidad de captación de recursos <sup>c</sup> min.= 26.76, media= 87.99, max.= 154.95	(Cornelissen et al. 2003; Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Salgado-Negret et al. 2015)
<b>Dimensión de rasgos del tallo</b>				
Grosor de la corteza (GC)	mm	3 segmentos·corteza <sup>-1</sup> (aleatorios), 3 cortezas·ind <sup>-1</sup> (d. basal, d. medio, d.	<sup>a</sup> Grosor de la corteza <sup>b</sup> Protección y defensa de condiciones de estrés (por ejemplo,	(Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Rosell et al. 2014)

<b>Dimensión rasgo rasgo (abreviatura)</b>	<b>Unidades</b>	<b>N</b>	<b>Descripción</b>	<b>Referencias</b>
		apical), 150 ind.	fuego) <sup>c</sup> min.= 0.66, media= 1.59, max.= 2.65	
Diámetro máximo del tallo (Dmax)	cm	150 ind.	<sup>a</sup> Estatura horizontal máxima potencial a la base del tallo <sup>b</sup> Historia de vida y supervivencia en condiciones ambientales expuestas <sup>c</sup> min.= 1.91, media= 4.88, max.= 11.2	(Prado-Junior et al. 2016)
Altura máxima del arbusto (Amax)	m	150 ind.	<sup>a</sup> Estatura potencial vertical entre la base y el punto apical del tallo <sup>b</sup> Vigor competitivo y tamaño reproductivo <sup>c</sup> min.= 1.17, media= 2.50, max.= 4.60	(Cornelissen et al. 2003)
Densidad de madera (DM)	g·cm <sup>-3</sup>	3 secciones·ind <sup>-1</sup> (d. base, d. medio, d. ápice), 150 ind.	<sup>a</sup> Densidad específica de la masa secada al horno dividida por el volumen fresco de una sección del núcleo de madera <sup>b</sup> Compensaciones hidráulicas entre seguridad y eficiencia, estabilidad y captura de carbono <sup>c</sup> min.= 0.52, mean= 0.64, max.= 0.75	(Chave et al. 2009; Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Salgado-Negret et al. 2015)
<b>Dimensión de rasgos raíz</b>				
Contenido de materia seca de la raíz fina (CRMSf)	mg·g <sup>-1</sup>	150 ind. (total de raíces finas Ø < 2mm)	<sup>a</sup> Masa seca por biomasa fresca de raíces finas Ø < 2mm <sup>b</sup> Estabilidad mecánica, inversión en tejidos y defensa subterránea	(Bardgett et al. 2014; Salgado-Negret et al. 2015)

Dimensión rasgo rasgo (abreviatura)	Unidades	N	Descripción	Referencias
				<sup>c</sup> min.= 126.0, media= 331.9, max.= 924.5
Contenido de materia seca de la raíz gruesa (CRMSFg)	mg·g <sup>-1</sup>	150 ind. (total de raíces gruesas Ø ≥ 2mm)	<sup>a</sup> Masa seca por biomasa fresca de raíces gruesas Ø ≥ 2mm <sup>b</sup> Estabilidad mecánica, inversión en tejidos y defensa subterránea	(Bardgett et al. 2014; Salgado-Negret et al. 2015)
				<sup>c</sup> min.= 287.2, media= 423.5, max.= 833.8

<sup>a</sup> Definición de ecología basada en rasgos y método de cálculo, <sup>b</sup> Asociación de rasgos con la forma y funciones de un arbusto, <sup>c</sup> Valores del rango de rasgos. Valores mínimos (min.), promedio (media) y máximo (max.).

## Biomasa aérea y ponderada

Para estimar la biomasa aérea (BA, g) de cada arbusto muestreado dentro de las parcelas, utilizamos la ecuación de biomasa alométrica para *U. europaeus* de (Augusto et al. 2009) (**Ecuación 1**):

**Ecuación 1.** 
$$BA_i = \exp^{(0.8717 \times \log(DB^2 \times A)) - 3.7676}$$

Donde, DB es el diámetro basal del tallo en mm y A la altura total en cm.

Posteriormente, para cada rasgo, calculamos el promedio ponderado de BA multiplicando el valor del rasgo de cada arbusto por su BA y dividiendo por el BA total de los arbustos medidos por rasgos (**Ecuación 2**).

$$\text{Ecuación 2. } Ct_{BA} = \sum_{i=1}^n t_i \times BA_i / \sum_{i=1}^n BA_i$$

Donde, i representa cada arbusto con un rasgo (t) medido y BA estimado.

### **Análisis estadístico**

Para caracterizar el espacio de rasgos funcionales intraespecíficos de *U. europaeus*, realizamos un Análisis de Componentes Principales (ACP) con valores de rasgos a nivel individual (es decir, cada puntuación en el ACP se refiere a un arbusto). Realizamos una prueba de Kolmogorov-Smirnov (D) de una muestra para evaluar la distribución normal de las variables incluidas en el ACP (**Figura S 7.2**). La hipótesis nula D establece una distribución  $N_{(\mu=0, s=1)}$  de los valores de cada rasgo (Birnbaum and Tingey 1951). Realizamos una transformación logarítmica para rasgos con distribución no normal (NS, MF, CFMS, DBmax y CRMSg, **Figura S 7.2**) para ajustar la distribución ( $\sim N_{0,1}$ ). Todos los rasgos se transformaron en z ( $\mu = 0, s = 1$ ) para una fácil interpretación. NS no mostró una distribución normal, incluso después de la transformación logarítmica (**Figura S 7.2**), en parte debido a datos discretos. Sin embargo, incluimos esta variable en el ACP debido a su importancia ecológica y verificamos

que no afectó el análisis e interpretación. Además, realizamos una rotación *Varimax* para mejorar la interpretabilidad del espacio de rasgos intraespecífico funcional bidimensional resultante. La rotación no cambió el sistema de coordenadas del ACP inicial ( $\rho = 0,96$ ,  $P < 0,001$ ). Evaluamos el factor de inflación de la varianza (FIV) para evitar la multicolinealidad entre rasgos. El FIV fue 2,47, lo que indica una ligera correlación que no disminuyó cuando eliminamos los rasgos ni afectó el ACP.

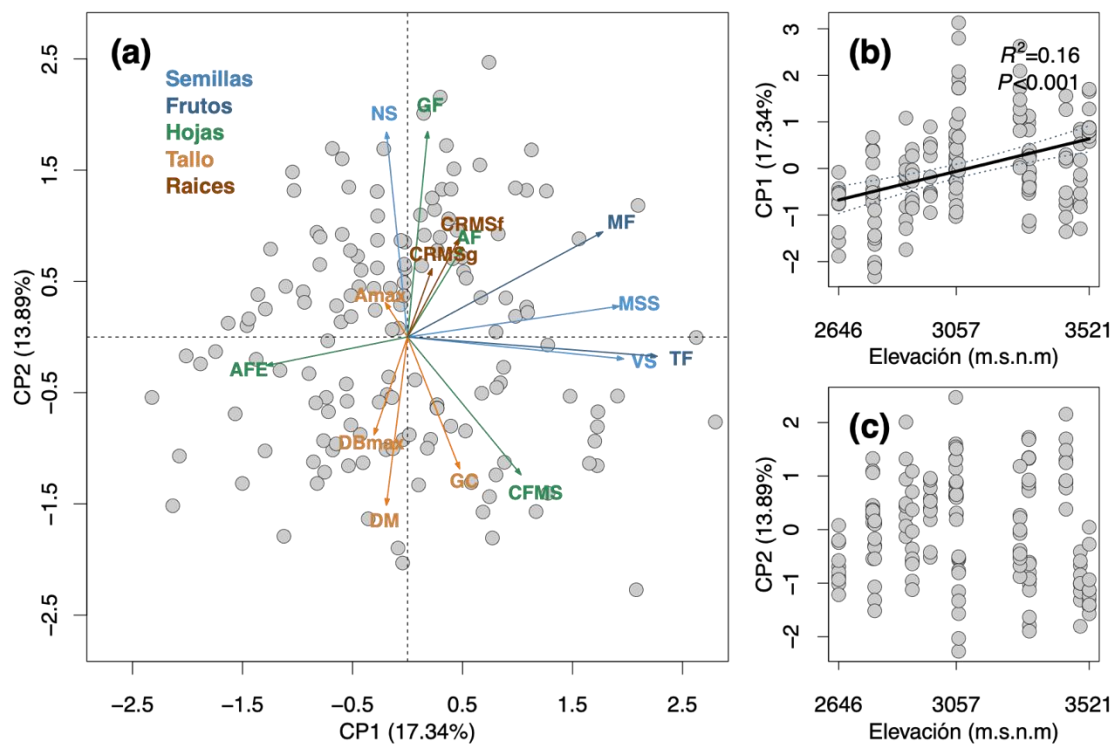
Realizamos modelos lineales generalizados basados en rasgos y rasgos ponderados por BA para evaluar la relación rasgo-elevación intraespecífica. Tanto en el modelo rasgo-elevación como en el modelo rasgo-elevación ponderado por BA, consideramos que un rasgo varía a lo largo de un gradiente si la pendiente era significativamente diferente de 0 ( $P < 0,05$ ). Ejecutamos modelos utilizando la función *glm* de R (v4.3.1) con los 15 rasgos y dos primeros ejes de los rasgos ACP como variables de respuesta y el gradiente de elevación como predictor. Para la función *glm*, utilizamos la familia de distribución gaussiana y la identidad de enlace para aproximar la interpretación de los modelos  $\sim N(0,1)$ . Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando R (v4.3.1; [www.r-project.org](http://www.r-project.org)).

## 7.4 Resultados

### **Espacio de rasgos funcionales intraespecíficos de *Ulex europaeus***

El espacio de rasgos funcionales intraespecíficos de los arbustos de *U. europaeus* se resume en las dos primeras dimensiones del ACP (**Figura 7.1a**). El primer eje de ACP (17,34% de la varianza explicada) reflejó principalmente un continuo de dispersión rápida-lenta y compensaciones por el tamaño de los arbustos. El lado de dispersión rápida se caracterizó por individuos con frutos y semillas pequeños, baja masa seca de frutos y semillas, y baja inversión en tejidos de hojas (AFE alto) de arbustos ligeramente grandes (Amax y DBmax altos), mientras que el lado de dispersión lenta tuvo individuos con frutos y semillas más grandes y pesados, tejidos más “costosos” en hojas (AFE bajo) y arbustos pequeños (Amax y DBmax bajos). El segundo eje ACP (13,89% de la varianza explicada) reflejó principalmente una compensación de inversión en tejido aéreo y subterráneo, donde los valores negativos se relacionaron con individuos con hojas y tallos más densos, tamaño pequeño (Amax bajo) pero DBmax altos y GC gruesos. En contraste, los valores positivos en el segundo eje ACP mostraron individuos con raíces más densas (finas y gruesas), hojas gruesas y grandes, y un alto número de semillas en arbustos grandes. El continuo de dispersión rápida-lenta varió a lo largo del gradiente de elevación ( $R^2 = 0,16$ ,  $P < 0,001$ , **Figura 7.1b**), donde, a medida que aumentaba la elevación, los individuos mostraron estrategias de dispersión más lentas con hojas de tejido

"costosas" y arbustos de pequeño tamaño. La elevación no afectó significativamente la compensación de inversión en tejido por encima y por debajo del suelo (**Figura 7.1c**).

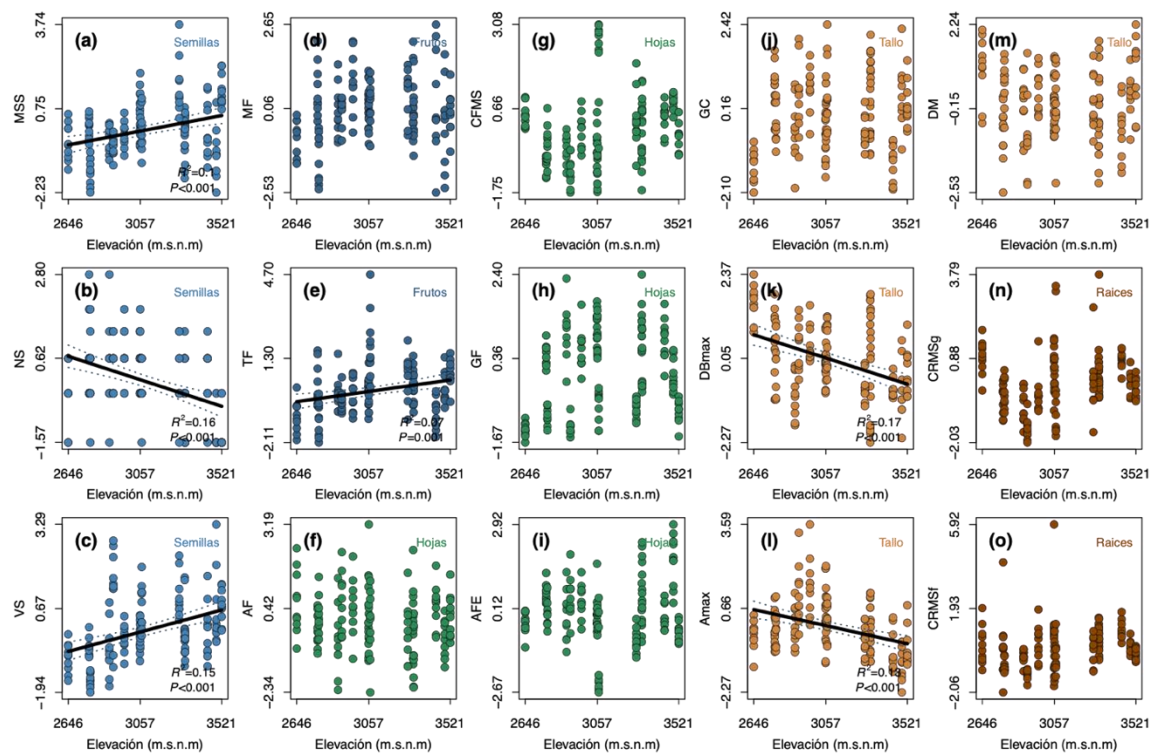


**Figura 7.1.** Análisis de componentes principales (a) que muestran el espacio funcional intraespecífico de *Ulex europaeus* y modelos lineales generalizados (b-c) que evalúan la variación de los primeros ejes ACP a lo largo del gradiente de elevación. Dimensión de los rasgos de la semilla: masa de semillas (MSS,  $\text{mg}^{-1}$ ), número de semillas por fruto (NS, número), volumen de semillas (VS,  $\text{mm}^3$ ). Dimensión de los rasgos del fruto: masa del fruto (MF,  $\text{mg}^{-1}$ ), tamaño del fruto (TF,  $\text{mm}^2$ ). Dimensión de los rasgos foliares: área foliar (AF,  $\text{mm}^2$ ), contenido foliar de materia seca (CFMS,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), grosor foliar (GF, mm), área foliar específica (AFE,  $\text{mm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ). Dimensión de los rasgos del tallo: grosor de la corteza (GC, mm), diámetro basal máximo del tallo (DBmax, cm), altura máxima del arbusto (Amax, m), densidad de la madera (DM,  $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ). Dimensión de los

rasgos de la raíz: contenido de materia seca de raíz fina (CRMSf,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), contenido de materia seca de raíz gruesa (CRMSg,  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ).

### **Rasgos y biomasa aérea de *Ulex europaeus* a lo largo de la elevación**

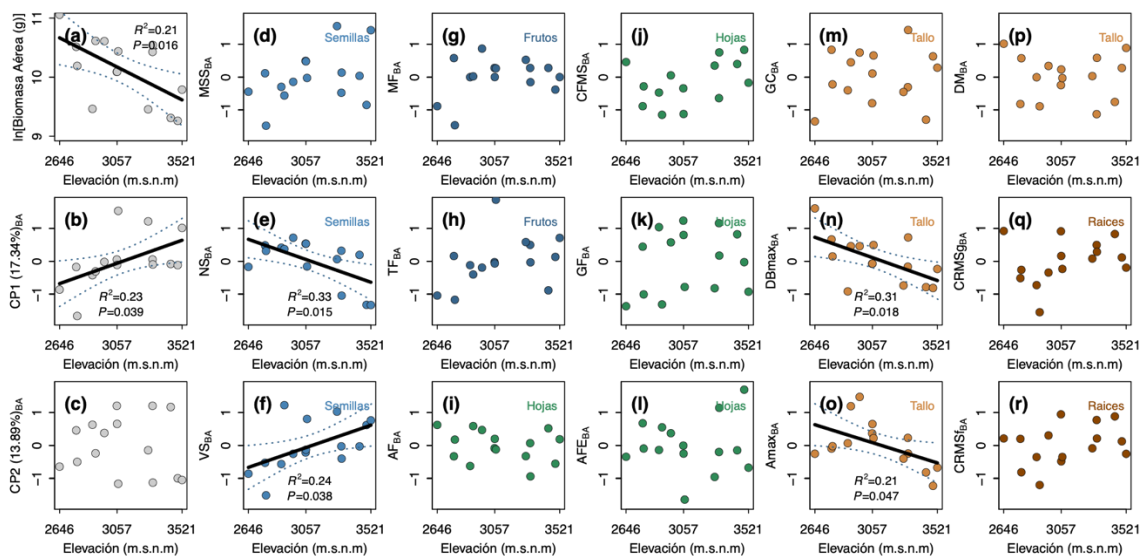
En general, los rasgos de las semillas variaron ligeramente a lo largo del gradiente de elevación ( $R^2 = 0,1-0,16$ ,  $P < 0,001$ ; **Figura 7.2a-c**). MSS y VS mostraron relaciones positivas con la elevación, mientras que NS tuvo efectos negativos de la elevación. El tamaño del fruto aumentó a medida que aumentaba la elevación ( $R^2 = 0,07$ ,  $P < 0,001$ ; **Figura 7.2e**). Todas las tendencias de estos rasgos indican estrategias de dispersión lenta con altitudes más altas. La mayoría de los rasgos de hojas, tallos y raíces no tuvieron relaciones significativas con la elevación. Sin embargo, DBmax y Amax mostraron una disminución con elevaciones más altas ( $R^2 = 0,13-0,17$ ,  $P < 0,001$ ; **Figura 7.2k-l**), lo que indica que el tamaño de los arbustos puede estar limitado por la altitud en el sitio de estudio.



**Figura 7.2.** Modelos lineales generalizados que evalúan la variación de rasgos a lo largo del gradiente de elevación. Dimensión de los rasgos de la semilla: (a) masa de semillas (MSS,  $\text{mg}^{-1}$ ), (b) número de semillas por fruto (NS, número), (c) volumen de semillas (VS,  $\text{mm}^3$ ). Dimensión de los rasgos del fruto: (d) masa del fruto (MF,  $\text{mg}^{-1}$ ), (e) tamaño del fruto (TF,  $\text{mm}^2$ ). Dimensión de los rasgos foliares: (f) área foliar (AF,  $\text{mm}^2$ ), (g) contenido foliar de materia seca (CFMS  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ), (h) grosor foliar (GF,  $\text{mm}$ ), (i) área foliar específica (AFE,  $\text{mm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ). Dimensión de los rasgos del tallo: (j) grosor de la corteza (GC,  $\text{mm}$ ), (k) diámetro basal máximo del tallo (DBmax,  $\text{cm}$ ), (l) altura máxima del arbusto (Amax,  $\text{m}$ ), (m) densidad de la madera (DM,  $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ). Dimensión de los rasgos de la raíz: (n) contenido de materia seca de raíz fina (CRMSf,  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ), (o) contenido de materia seca de raíz gruesa (CRMSg,  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ). Los efectos significativos del gradiente de elevación sobre los rasgos se muestran en líneas negras ( $\beta \neq 0$ ,  $P < 0,05$ ).

AGB varió entre 10,5 y 63,3 kg para los diez individuos con DB máximo por parcela, mostrando una relación negativa con la elevación ( $R^2 = 0,16$ ,  $P = 0,016$ ; **Figura 7.3a**). De manera similar a los rasgos, el gradiente de elevación mostró un efecto negativo para aquellos rasgos ponderados por BA asociados con el continuo de dispersión rápida-lenta y las compensaciones de tamaño (primer eje

ACP, **Figura 7.3b**;  $R^2 = 0,16$ ,  $P = 0,016$ ; **Figura 7.3**). Así, la relación positiva de VSBA ( $R^2 = 0,24$ ,  $P = 0,038$ ; **Figura 7.3f**), como las relaciones negativas de NSBA ( $R^2 = 0,33$ ,  $P = 0,015$ ; **Figura 7.3e**), DBmaxBA ( $R^2 = 0,31$ ,  $P = 0,018$ ; **Figura 7.3n**) y AmaxBA ( $R^2 = 0,21$ ,  $P = 0,047$ ; **Figura 7.3o**) con elevación, mostraron que la dispersión y el tamaño de los arbustos subyacen a los cambios de AGB de *U. europaeus* en el sitio de estudio en respuesta a la fuerza de elevación.



**Figura 7.3.** Modelos lineales generalizados que evalúan la variación de la biomasa aérea (a, BA) y los ejes de rasgos ACP (b-c, CP, ver **Figura 7.1**) y los rasgos ponderados por BA (d-r, ponderado por BA) a lo largo del gradiente de elevación. Dimensión de los rasgos de la semilla: (d) masa de semillas (SDM, mg-1), (e) número de semillas por fruto (NS, número), (f) volumen de semillas (VS, mm<sup>3</sup>). Dimensión de los rasgos del fruto: (g) masa del fruto (MSS, mg-1), (h) tamaño del fruto (TF, mm<sup>2</sup>). Dimensión de los rasgos foliares: (i) área foliar (AF, mm<sup>2</sup>), (j) contenido de materia seca foliar (CFMS, mg-g-1), (k) espesor foliar (GF, mm), (l) área foliar específica (AFE, mm<sup>2</sup>-g-1). Dimensión de los rasgos del tallo: (m) espesor de la corteza (GC, mm), (n) diámetro máximo del tallo (DBmax, cm), (o) altura máxima del arbusto (Amax, m), (p) densidad de la madera (DM, g·cm<sup>-3</sup>). Dimensión de los rasgos de la raíz: (q) contenido de materia seca de raíz

fina (CRMSf, mg·g<sup>-1</sup>), (r) contenido de materia seca de raíz gruesa (CRMSg, mg·g<sup>-1</sup>). Los efectos significativos del gradiente de elevación sobre los rasgos se muestran en líneas negras (P<0,05).

## 8.1 Discusión

Evaluamos cómo el espacio funcional intraespecífico de rasgos de la especie invasora *U. europaeus* varía a lo largo de un gradiente altitudinal, y las consecuencias de los cambios en la biomasa aérea de esta especie en áreas de invasión periurbanas de Bogotá. Nuestros resultados mostraron que: (1) el espacio de rasgos funcionales intraespecíficos de *U. europaeus* está formado principalmente por un continuo de dispersión rápida-lenta y tamaño de los arbustos, y otro de compensación de inversiones en tejidos aéreos y subterráneos. (2) Los rasgos de dispersión y tamaño de los arbustos están limitados por la elevación, y (3) los cambios tanto en la dispersión como en el tamaño son los mecanismos funcionales subyacentes que explican la disminución de la biomasa aérea con la elevación.

### **Trade-off de rasgos forman el espacio funcionales intraespecíficos de *Ulex europaeus***

Como era de esperar, la variación de rasgos intraespecíficos de la especie invasora *U. europaeus* sigue a estudios previos que muestran combinaciones de

rasgos críticos para que las plantas crezcan, sobrevivan y se reproduzcan en respuesta a fuerzas selectivas (Wright et al. 2004; Chave et al. 2009; Díaz et al. 2016; Saatkamp et al. 2019; Carmona et al. 2021a). Sin embargo, la mayoría de los estudios que trabajan en el continuo raíz-tallo-copa enfatizaron la importancia de la variación de rasgos funcionales entre especies (interespecíficas) más que dentro de las especies (intraespecíficas) (Fortunel et al. 2012; Méndez-Alonzo et al. 2012; Rosell et al. 2014; Liu et al. 2019). Este descuido del aspecto intraespecífico se debe en parte a la falta de datos de rasgos intraespecíficos para las plantas, pero también a la suposición de que incluso si la variación de rasgos interespecíficos actúa en respuesta a fuerzas selectivas, debería ser mayor que la intraespecífica para la coordinación de rasgos (Garnier et al. 2016; Shipley et al. 2016), restando importancia a la inclusión de la variación de rasgos intraespecíficos para comprender procesos ecológicos novedosos como las invasiones biológicas (Moran et al. 2016; Westerland et al. 2021; Wong and Carmona 2021).

Encontramos dos ejes cruciales de coordinación de rasgos que dan forma al espacio funcional de rasgos intraespecíficos de *U. europaeus*. El primer eje, que representa la fracción más alta de variación, mostró una compensación crítica entre los rasgos de dispersión, la inversión en tejido de carbono de las hojas y el tamaño del arbusto (**Figura 7.1a**). Nuestros resultados coinciden con patrones generales que sugieren que las relaciones inversamente proporcionales entre la

masa y el tamaño de las semillas del fruto (el mecanismo reproductivo de un individuo) con las fracciones de nitrógeno y carbono de las hojas (el potencial fotosintético de un individuo) muestran una compensación ecológica en la asignación fotosintética (Díaz et al. 2016; Hodgson et al. 2017). La hipótesis central plantea que las plantas con alta capacidad fotosintética (relacionada con AFE alta) asignan más recursos a frutos y semillas pequeños (baja DM, VS, MF, TF), favoreciendo esfuerzos reproductivos rápidos (Dombroskie et al. 2016; Hodgson et al. 2017). Esto significa que los individuos de *U. europaeus* cambian de estrategias de dispersión rápida a lenta en paralelo con inversiones de tejido en las hojas de bajas a altas. Curiosamente, encontramos que la altura y el diámetro de los arbustos de *U. europaeus* aumentan con la rápida dispersión y la capacidad fotosintética de los individuos (por ejemplo, alto AFE). Este resultado contrasta con el espectro global de forma y función de las plantas, que establece que las plantas leñosas con Amax alto tienden a tener hojas conservadoras y estrategias de dispersión lenta (Díaz et al. 2016). Sin embargo, esta coordinación de rasgos observada puede estar respaldada por la suposición de que la altura de la planta media el desequilibrio de la distancia de dispersión que favorece a las semillas grandes sobre las pequeñas (Thomson et al. 2011).

El segundo eje de variación de rasgos intraespecíficos mostró una compensación de inversiones en tejido por encima y por debajo del suelo (**Figura 7.1a**). Los individuos de *U. europaeus* que tienen una gran cantidad de tejido en el tallo

desarrollan raíces con una cantidad deficiente de tejido y viceversa. Este resultado contrasta con la hipótesis de la estrategia de recursos Raíz-Tallo-Hojas (RTH), que establece que el espectro económico de hojas (LES, Wright et al. 2004), madera (WES, Chave et al. 2009) y raíces (RES, Bardgett et al. 2014) deben coordinarse a lo largo de un eje que va desde los rasgos adquisitivos de recursos hasta los rasgos conservadores para el crecimiento y la supervivencia de las plantas (Grime 1977; Reich et al. 2008; Freschet et al. 2010). El mecanismo subyacente que explica la RSH es que una planta de rápido crecimiento con hojas adquisitivas (es decir, alto AFE, bajo CFMS) tiene una alta demanda de transpiración y fotosíntesis y, en consecuencia, requiere un alto movimiento de agua a lo largo de los tallos (bajo DM relacionado con grandes conductos del xilema) y suministro suficiente de agua y nutrientes para mantener las tasas de crecimiento (Reich 2014; Garnier et al. 2016). Sin embargo, recientemente, existe amplia evidencia que respalda el desacoplamiento entre LES, WES y RES en especies de plantas (Fortunel et al. 2012; Weemstra et al. 2016). En particular, Weemstra et al. (2016) sugirieron tres razones que podrían explicar la compensación encontrada suelo - tallo para el eje de rasgos intraespecíficos de *U. europaeus*.

Primero, múltiples filtros actúan de manera diferente sobre los rasgos superficiales y subterráneos. En el sitio de estudio, el clima, que covaría con la elevación, impone condiciones duras para los rasgos del tallo y la copa debido a

las temperaturas frías a gran altura (promedio anual de  $10,3 \pm 2$  °C, **Figura S 7.3**) (Ocampo-Zuleta and Bravo 2019), mientras que los suelos provienen de entornos relativamente ricos en nutrientes que pueden ser menos limitantes para el desarrollo de las plantas (por ejemplo, para los rasgos de las raíces) que los factores climáticos (Hurtado-M et al. 2021). En segundo lugar, los rasgos superficiales y subterráneos no son análogos porque funcionan de manera diferente. Se ha informado que *U. europaeus* es una especie de alta plasticidad morfológica, pero que difiere en la respuesta rasgo-ambiente entre órganos (Atlan et al. 2015; Udo et al. 2017; Christina et al. 2023), mientras que los rasgos aéreos como la altura de los arbustos (es decir,  $A_{max}$ ) varió en experimentos con diferentes temperaturas del aire (por ejemplo,  $A_{max}$  alto a temperatura elevada), los rasgos subterráneos como la masa seca de la raíz (es decir,  $CRMS_{f-c}$ ) variaron en experimentos con nivel de riego (por ejemplo,  $CRMS$  alto con mayor suministro de agua) (Christina et al. 2023). Sugiere que *U. europaeus* en el sitio de estudio puede divergir en sus respuestas funcionales para adaptar el tamaño y las inversiones de tejido a la temperatura y las inversiones de tejido de raíz a la adquisición de agua y nutrientes (por ejemplo, **Figura S 7.3**). En tercer lugar, las interacciones compensadas de los rasgos de las micorrizas y las raíces desacoplan el espectro de rasgos superficiales y subterráneos. A pesar de que no se han reportado asociaciones de micorrizas con *U. europaeus* (Clements et al. 2001), es una especie de leguminosa y un importante fijador de N con una actividad voluminosa en las raíces (Clements et al. 2001; Magesan et al. 2012;

Galappaththi et al. 2023), que puede determinar un eje independiente de variación de rasgos intraespecíficos en el continuo de toda la planta. Estudios adicionales deberían evaluar estos aspectos para comprender mejor el espacio funcional de rasgos intraespecíficos de *U. europaeus* y las consecuencias para su dispersión, colonización y procesos invasivos.

### **Dispersión y tamaño de los arbustos, mecanismos subyacentes que determinan los cambios en la biomasa aérea de *Ulex europaeus* a lo largo de la elevación**

*U. europaeus* disminuyó su biomasa aérea con la elevación, pero varió sus rasgos asociados con la capacidad de dispersión y el tamaño de los arbustos para establecer sus poblaciones en mayores elevaciones (**Figura 7.2Figura 7.3**). Estos resultados son consistentes con estudios previos que mostraron el alto nivel de plasticidad de esta especie invasora en respuesta a limitaciones abióticas (Atlan et al. 2015; Christina et al. 2023). En comparación con otros rasgos, una alta variación intraespecífica de los rasgos de dispersión puede ser el mecanismo más eficiente para la dispersión y el establecimiento de poblaciones de especies de plantas en áreas nuevas (Saatkamp et al. 2019), por extensión, potencializando la invasión de *U. europaeus* a lo largo del gradiente altitudinal (Galappaththi et al. 2023). Para el área de estudio, a medida que aumenta la elevación, las temperaturas del aire son más frías (**Figura S 7.1**) y la isotérmica

del día a la noche es alta, lo que genera condiciones duras para las plantas (Cresso et al. 2020). Puede explicar por qué la biomasa aérea disminuye con la elevación, pero también por qué los individuos de *U. europaeus* tienen diámetros y alturas pequeños y estrategias de dispersión lenta (**Figura S 7.3****Figura S 7.4**). Los estudios experimentales demostraron que la  $A_{max}$  de esta especie disminuía con las temperaturas frías como mecanismo de resistencia a condiciones más duras (Christina et al. 2023), mientras que la disminución en el número de semillas pero el aumento en el tamaño de las semillas (p. ej., masa o volumen) con la elevación pueden estar asociados con la asignación de más recursos para la reproducción. Se ha informado que las tasas de germinación de *U. europaeus* se reducen significativamente en altitudes entre 2700 y 3300 m.s.n.m. (Portilla-Yela et al. 2019), pero alcanzan ~100 % a temperaturas entre 5 y 15 °C (Udo et al. 2017).

Además, los efectos de la elevación sobre la dispersión (es decir,  $VS_{ABG}$  positivo) y el tamaño de los arbustos (es decir, negativo en  $A_{max_{BA}}$  y  $D_{max_{Ba}}$ ) también pueden indicar una reasignación adaptativa de recursos entre reproducción y crecimiento reportada en otros estudios (Atlan et al. 2015). Aquí, la hipótesis central es que, bajo limitaciones ambientales como restricción de agua, disponibilidad de nutrientes e intensidad de luz, entre otras, las especies de plantas varían los patrones de asignación a lo largo de toda la fase de crecimiento vegetativo para una reubicación óptima, priorizando la reproducción en

condiciones duras para amplificar las poblaciones. dispersión y establecimiento (McConnaughay and Coleman 1999).

### **Observaciones sobre la potencial invasión de *Ulex europaeus* en los gradientes de altitud**

A nivel mundial, *U. europaeus* es reconocido como un arbusto invasor fuerte, que coloniza áreas nuevas a pesar de las condiciones ambientales diferentes a las de su área de distribución nativa (Vásquez-Valderrama et al. 2022). Es por eso que *U. europaeus* ha sido categorizada como una de las peores especies invasoras del mundo (Lowe et al. 2004), donde su plasticidad fenotípica parece ser la clave para establecer nuevas poblaciones en ambientes novedosos (Atlan et al. 2015; Udo et al. 2017; Galappaththi et al. 2023). De acuerdo con otros estudios, encontramos que *U. europaeus* tiene una amplia variabilidad de rasgos intraespecíficos, particularmente en los rasgos relacionados con el potencial reproductivo (es decir, rasgos de dispersión) y la forma (es decir, tamaño de los arbustos), lo que mejora su capacidad para colonizar, establecerse e invadir nuevas áreas a través del gradiente elevación en la Cordillera Andina Oriental de Colombia (**Figura 7.2****Figura 7.3**). Como comentamos anteriormente, el hecho de que a mayores altitudes (~3500m) *U. europaeus* desarrollara pequeños arbustos puede estar asociado con la adaptación de sus nuevas poblaciones a ambientes fríos (~8°C), donde los cambios isotérmicos del día a la noche y la temperatura

media anual determinan el tipo de vegetación de bajo crecimiento y matorrales altos (e.g. Subpáramos y Páramos, Barrera-Cataño et al. 2019; Cárdenas-Cárdenas and Cortés-Peréz 2023). Sin embargo, considerando que esta especie aumenta el tamaño y masa de las semillas con la elevación (**Figura 7.2****Figura 7.3**), lo que puede estar relacionado con el aumento de su potencial germinativo (Udo et al. 2017; Portilla-Yela et al. 2019), cabe destacar que en el futuro será un invasor agresivo que amenazará la conservación de uno de los ecosistemas más importantes de Colombia, como lo es el Páramo (Ocampo-Zuleta and Solorza Bejarano 2017). La invasión de esta especie en el área de estudio se reportó desde los años 50 (Barrera-Cataño et al. 2019), y su expansión con el gradiente altitudinal también puede estar relacionada con el avance de IEHH entre 1970-2015 (Figura S1 , T3-S4; Correa Ayram et al. 2020). Numerosos estudios indican que la invasión de *U. europaeus* se potencia en zonas altamente transformadas dado el carácter heliófilo y oportunista de esta especie (Cárdenas-Cárdenas and Cortés-Peréz 2023; Galappaththi et al. 2023). Por lo tanto, si el IEHH continúa aumentando a lo largo del gradiente de elevación en los próximos años, se espera una aceleración de la invasión en el sitio de estudio. Considerando el mecanismo funcional que subyace a la invasión de esta especie a gran altura, es recomendable avanzar lineamientos para su control mediante el agotamiento de los bancos de semillas en el suelo (Ocampo-Zuleta and Solorza Bejarano 2017) y la recolección de órganos reproductores en el momento en que se ubican nuevas poblaciones (Barrera-Cataño et al. 2019). Aunque este estudio coincide

con hallazgos anteriores que sugieren el manejo de la invasión de *U. europaeus*, señalamos que las acciones prácticas para futuras invasiones a lo largo del gradiente altitudinal deben estar relacionadas con controles tempranos de la reproducción (por ejemplo, rasgos de dispersión), optimizando los esfuerzos y recursos necesarios para eliminar poblaciones establecidas que pueden aumentar significativamente en biomasa con el tiempo (Ocampo-Zuleta and Solorza Bejarano 2017; Ocampo-Zuleta and Beltrán-Vargas 2018).

## **8.2 Agradecimientos**

Nos gustaría agradecer al Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, especialmente a José López, Carlos Fonseca, Ana María Medina y Carol Salamanca por la asistencia en el trabajo de campo y los análisis de laboratorio. El apoyo financiero fue brindado por el proyecto ANiD/BASAL FB210006. CPC contó con el apoyo del Consejo de Investigación de Estonia (PSG293 y MOBERC100).

## **8.3 Acceso a los datos**

Los datos de este artículo están disponibles en el Catálogo de Información Biológica del Jardín Botánico de Bogotá ([http://catalogador.jbb.gov.co:8090/app/resource?r=001\\_bio-rrbb\\_sc\\_2021007](http://catalogador.jbb.gov.co:8090/app/resource?r=001_bio-rrbb_sc_2021007))

bajo los términos de Creative Commons Atribución-No Comercial 4.0 Licencia Internacional. Además, estos datos se encuentran en la base de datos de rasgos de plantas (<https://www.try-db.org>).

#### 8.4 Información suplementaria- [Apéndice 4](#)

**Figura S 7.1.** Modelos lineales generalizados que evalúan la relación entre la temperatura media anual (MAT), la precipitación total anual (TAP) y el Índice de Huella Humana ajustado al legado (IEHH) con el gradiente altitudinal (Elevación).

**Figura S 7.2.** Histogramas que muestran la distribución de rasgos, sin transformación y con transformación logarítmica.

**Figura S 7.3.** Modelos lineales generalizados que evalúan la variación de rasgos a lo largo de gradientes de elevación (elevación, m.s.n.m), temperatura media anual (MAT, °C), precipitación total anual (TAP, mm) y el índice de huella humana ajustado por legado (IEHH, %).

**Figura S 7.4.** Modelos lineales generalizados que evalúan la variación de la biomasa aérea (a, AGB) y los ejes de rasgos ACP (b-c, PC, ver Figura 2) y los rasgos ponderados por AGB (d-r, traceAGB) a lo largo de gradientes de elevación (Elevación, m.s.n.m), la temperatura media anual (MAT, °C), la precipitación total anual (TAP, mm) y el Índice de Huella Humana ajustado al legado (IEHH, %)

## 9 DISCUSIÓN GENERAL

El objetivo general de esta tesis fue explorar los mecanismos ecológicos que determinan los procesos de invasión de las leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes ambientales. En general, encontramos que: (1) La disociación de variabilidad ambiental determina en gran medida los procesos de invasión de las especies de leguminosas leñosas invasoras a nivel global. Las cuales, generalmente presentaron de baja a moderada superposición climática entre sus rangos de distribución nativos e introducidos. El patrón más común para estas especies fue ocupar áreas nuevas con condiciones climáticas diferentes a las de sus áreas de distribución introducida. Sin embargo, otros patrones como conservar las condiciones climáticas de origen en sus nuevas áreas de distribución, o inclusive ocupar un pequeño subconjunto de las condiciones climáticas de origen, resalta la existencia de otros factores interviniendo en los procesos de invasión de estas especies, como el diseño rasgos funcionales que tienen para enfrentar nuevos ambientes climáticos de invasión (Capítulo 1). (2) Por ejemplo, el efecto de la variación climática sobre las especies de leguminosas, selecciona aquellas con características –rasgos funcionales– adecuadas para superar las nuevas condiciones de las áreas de introducción, donde, las especies invasoras generalmente exhibieron divergencia funcional con las especies no invasoras. En este caso, a escala global, las leguminosas leñosas invasoras presentaron un espacio funcional más pequeño pero similar a

las leguminosas leñosas no invasoras y a las plantas leñosas del mundo. Sin embargo, al considerar los ambientes climáticos de las especies, los cambios en las combinaciones funcionales mostraron estrategias deferenciales con las especies nativas, lo cual, resalta la prevalencia de procesos abióticos (filtrado ambiental) y bióticos (adaptaciones funcionales) como mecanismos rectores de los procesos de invasión biológica de estas plantas (Capítulo 2). A escala regional, la comunidad de leguminosas leñosas invasoras presento variabilidad en sus rasgos funcionales a lo largo de un gradiente de elevación en la cordillera de Los Andes, con una combinación de rasgos foliares más adquisitivos, y rasgos de tallo y semillas más conservativos en mayores altitudes respecto las comunidades invadidas. Adicionalmente, las especies de leguminosas leñosas invasoras también exhibieron algunas diferencias funcionales con las comunidades invadidas a lo largo del gradiente de elevación, develando un incremento en la disimilitud para las estrategias foliares y mayor similitud para las estrategias de tallo y reproductivas. En este sentido, la característica de combinar rasgos foliares adquisitivos, con rasgos de tallos y reproducción conservativos, se configura como una estrategia funcional novedosa que puede estar potenciando la capacidad de disociación de las especies invasoras en nuevos ambientes, en consecuencia, mayores potenciales de invasión (Capítulo 3). (3) De manera complementaria, se encontró que la variabilidad intra-especifica en los rasgos funcionales de especies invasoras, con la combinación de rasgos funcionales clave e incluso rasgos novedosos, otorgan una ventaja competitiva a

especies, propiciando un mejor desempeño en diferentes ambientes, en particular, aquellos más restrictivos, como la alta montaña. En este caso, el espacio de rasgos funcionales intraespecíficos de *Ulex europaeus* considerada una de las especies más invasoras a nivel mundial, está formado principalmente por un continuo de tamaño de dispersión del arbusto y otro de compensación entre inversiones en tejidos aéreos y subterráneos. Donde, si bien el tamaño de los arbustos están limitados por la elevación, y los valores mayores de volumen y masa de las estructuras reproductivas (semillas) compensan las restricciones de desarrollar arbustos estructuralmente dominantes en las áreas de invasión, por mayores probabilidades de colonización y establecimiento, vía sus rasgos de semillas (Capítulo 4).

### **9.1 La variabilidad climática y su relación con los procesos de invasión de las leguminosas leñosas**

En ecología de invasiones se ha sugerido ampliamente que el éxito de invasión de las especies puede estar relacionado con su capacidad para adaptarse a nuevas condiciones ambientales y tener una alta tolerancia climática (Perret et al., 2018). Siguiendo esta idea, aquí encontramos que la mayoría de las especies de leguminosas leñosas invasoras exhibieron de baja a moderada superposición climática entre sus rangos de distribución nativos e introducidos. De manera complementaria, detectamos que valores bajos de superposición climática (alta

disimilitud) no necesariamente indican que los dos rangos de distribución no comparten gran parte del espacio climático. Por el contrario, nuestro análisis de anidamiento indican que, en la mayoría de las especies, la mayor disimilitud en los nichos climáticos se debe a patrones diferenciales de ocupación de porciones similares del espacio climático, resultado consistente con la idea de que el filtrado ambiental influye en la distribución de las especies (Rejmánek et al. 2005; Kraft et al. 2015a; Turner et al. 2015), y en varios casos las condiciones ambientales del área nativa pueden predecir las áreas potenciales de invasión de la especie (Petitpierre et al. 2012; Early and Sax 2014). Sin embargo, las especies de leguminosas leñosas invasoras pueden presentar también diferentes comportamientos asociadas a las condiciones climáticas (Fernández and Hamilton 2015). Aquí, encontramos cuatro grupos de especies (conservado, disociado, expandido e incompleto) de acuerdo a las diferencias en su distribución climática nativa e invadida.

A escala global, encontramos diferencias significativas en el clima entre el área de distribución introducida y nativa para todos los grupos de especies, pero con diferentes direcciones. Los grupos Conservado (distribuido en altas temperaturas y precipitaciones) y Disociado (ocupa áreas con las temperaturas mínimas más bajas), se distribuyen en el área nativa en condiciones ambientales extremas, por lo cual no es sorprendente que el área introducida tiendan a ocupar condiciones climáticas menos extremas (te Beest et al. 2013; Hejda et al. 2015; Turner et al.

2015), como consecuencia de una alta tolerancia climática no expresada en el área de distribución nativa (Araújo et al. 2013; Perret et al. 2018). Por otro lado. Las especies del grupo de Expandido (ocupan climas más allá de los límites de su distribución nativa) y el grupo Incompleto (el área de distribución introducida es un subconjunto del área de distribución nativa), presentan comportamientos contrastantes. Mientras que las especies en expansión se pueden beneficiar de las nuevas condiciones para no superar o experimentar restricciones bióticas en nuevos climas (Beaumont et al. 2009; Gallagher et al. 2010), las especies del grupo incompleto pueden estar experimentando restricciones bióticas o abióticas en las áreas de introducción (Hejda et al., 2015; Turner et al., 2015), que reduzcan su nicho climático realizado. Lo anterior puede estar relacionado con la respuesta a otros filtros bióticos o abióticos no incluidos en este estudio, como el suelo y los mutualismos que pueden tener las plantas leguminosas con microorganismos en el suelo (Heikkinen et al. 2006; Beauregard and De Blois 2014; Simonsen et al. 2017), e incluso pueden estar relacionados con el tiempo transcurrido desde su introducción (Bradley et al. 2014). A luz de estos resultados reconocemos que el filtrado ambiental es un determinante importante en la invasión de leguminosas leñosas invasoras en las primeras etapas del proceso de invasión, y que los diferentes ambientes climáticos para las especies también pueden estar asociados a ventajas competitivas frente a las especies nativas de las nuevas áreas de introducción (MacDougall et al. 2009). Lo cual, puede atribuirse a sus rasgos funcionales, como por ejemplo, variaciones en el área foliar,

donde, su tamaño está determinado en mayor medida por la temperatura y la precipitación (Funk and Vitousek 2007; Leishman et al. 2007).

De tal forma, al evaluar la variación funcional de las especies invasoras y las comunidades invadidas, a lo largo de gradientes de elevación en la cordillera de Los Andes y sus subregiones, permitió entender los efectos de filtrado ambiental sobre las expresiones de la diversidad de las leguminosas leñosas invasoras, pero también el potencial derivado de los rasgos funcionales, para superar barreras ambientales limitantes (Peters et al. 2016). Bajo el supuesto que solo las especies, con rasgos o estrategias tolerantes a las restricciones de recursos impuestas por las zonas montañosas serán seleccionadas en el proceso de filtrado (Peters et al. 2016; Ferrero et al. 2022), se encontró que tanto las leguminosas leñosas invasoras, como las comunidades invadidas, presentaron un cambio de sus rasgos medios ponderados, con tendencia al conservadurismo en tallos y dispersión, pero estrategias adquisitivas en rasgos de hojas. En este contexto, utilizar la elevación como el gradiente de contraste para evaluar los cambios en la diversidad funcional de las comunidades invadidas y leguminosas leñosas invasoras, ofrece una mejor aproximación sobre los mecanismos subyacentes a los procesos de invasión de plantas previamente documentados en la cordillera de Los Andes (Fuentes-Lillo et al. 2023). Pero también, sobre el debate de si los rasgos funcionales de las especies son las estrategias adaptativas que potencian su capacidad de invasión en ambientes

limitados, como la alta montaña, o si el filtro ambiental derivado de la altitud (bajas temperaturas, baja precipitación, mayor exposición a la radiación solar y velocidad del viento), se constituyen en limitantes fundamentales que contienen los procesos de invasión, vía selección de rasgos funcionales “óptimos” para lidiar con las condiciones restrictivas (Fernández and Hamilton 2015; Carboni et al. 2017; Vásquez-Valderrama et al. 2022).

## **9.2 Estrategias funcionales de leguminosas leñosas invasoras a lo largo de gradientes ambientales**

La ecología basada en rasgos, ofrece un enfoque alternativo para integrar la respuesta de las especies invasoras a la variación ambiental (Suding et al. 2008; Kattge et al. 2011) y comprender como su interacción con los factores bióticos modulan la invasión (Qiao et al. 2017; Nunez-Mir et al. 2019). Aquí evidenciamos que a escala global las leguminosas leñosas invasoras no muestran una estrategia específica o fuera de los espectros esperados, lo que permite sugerir que las especies de leguminosas leñosas invasoras, en conjunto, no exhiben estrategias funcionales diferentes a las especies leñosas no invasoras en el contexto global (Leishman et al. 2007; Funk et al. 2016). Posiblemente por que al no incluir su afinidad ambiental las diferencias funcionales son poco perceptibles sugiriendo una similitud funcional entre especies invasoras y no invasoras como resultado del filtrado ambiental (Tecco et al. 2010; Gallien et al.

2015; El-Barougy et al. 2020). En consecuencia, al clasificar las especies de leguminosas leñosas invasoras en los cuatro grupos climáticos previamente establecidos (Conservado, Expandido, Disociado e Incompleto). Se observaron diferentes comportamientos de los grupos climáticos en relación con el espectro de forma y función de las plantas globales. El grupo Conservado –caracterizado por especies que invaden áreas con condiciones climáticas similares a las de su área de distribución nativa– y el grupo Disociado – caracterizado por especies que invaden áreas con condiciones climáticas diferentes, o que son raras, respecto sus áreas de distribución nativa, presentaron mayor combinación o variabilidad de sus rasgos funcionales, posiblemente relacionado con mayor tolerancia de condiciones climáticas no expresadas en el área de distribución nativa (Araújo et al. 2013; Perret et al. 2018). En contraste, el grupo Incompleto –caracterizado por especies que invaden áreas que exhiben un subconjunto de condiciones climáticas similar al de su área de distribución nativa– mostró una combinación de rasgos funcionales similar al de las plantas leñosas no invasoras. Interesantemente, el grupo Expandido –caracterizado por invadir área con condiciones climáticas que van más allá de sus áreas de distribución nativa, y en algunos casos a condiciones climáticas extremas (Vásquez-Valderrama et al. 2022)–, presento una mayor concentración de especies hacia valores altos de  $A_{max}$ , DM y MS, lo que resalta estrategias funcionales conservadoras en tallo y semillas (Crawley et al. 1996; Funk and Vitousek 2007), pero también presentó altos valores de AF, AFE y N, generalmente relacionado con estrategias foliares

adquisitivas. Estos rasgos se han reportado previamente, aunque de manera separada, como características que potencian la invasión biológica de las plantas (Godoy et al. 2012; Mathakutha et al. 2019b) y respaldan la idea de que las plantas leguminosas invasoras superan las condiciones de filtrado ambiental de las zonas de introducción vía combinación de rasgos adecuados para superar las condiciones ambientales restrictivas (Richardson et al. 2000; Bernard-Verdier et al. 2012; Kraft et al. 2015a).

Esta misma estrategia funcional se observó a escala regional, al evaluar la diferencia de los valores de rasgos medios ponderados de las comunidades invadidas frente a las comunidades de leguminosas leñosas invasoras a lo largo de un gradiente de elevación en los la cordillera de los Andes, donde, se combinan rasgos foliares adquisitivos con rasgos densidad de madera y masa de semillas más conservativos. Este resultado es un primer punto de partida sobre el debate de los mecanismos que explican las invasiones biológicas de leguminosas leñosas invasoras a diferentes escalas. Como era de esperarse, dado el carácter adquisitivo de recursos para la mayoría de especies con alto potencial de invasión (Ehrenfeld 2003; Tecco et al. 2010), las leguminosas leñosas invasoras mostraron mayores valores de AFE y N foliar respecto las comunidades invadidas, confirmando la predominancia de rasgos foliares de alta capacidad fotosintética y pocas inversiones en costos de construcción tisular hallados en otros estudios (Powers and Tiffin 2010; Adams et al. 2016). Sin

embargo, el hecho que los valores medios ponderados de la densidad de madera y masa seca de las semillas sean mayores para las leguminosas leñosas invasoras respecto las comunidades nativas, puede significar que tener rasgos conservados en estructuras de sostenimiento (tallo) y reproductivas (semillas), aumenta el potencial de resistencia a condiciones adversas (e.g., climas fríos, baja precipitación, alta radiación solar y exposición de los vientos), como lo serían las mayores elevaciones, apoyando la idea planteada por Richardson and Pyšek (2007) y Funk et al. (2016), que las especies invasoras pueden tener rasgos funcionales que promueven su alto rendimiento en entornos con recursos limitados, lo que les permite explotar eficientemente los recursos ante nuevos ambientes.

De manera adicional, la diferencia de los valores medios ponderados del AF, AFE, N y Amax, entre las comunidades invadidas frente las leguminosas leñosas invasoras conforme aumento con la elevación, con mayores valores de los rasgos, para las comunidades de invasoras. Lo anterior, soporta la idea de una similitud limitante (*Limiting similarity*) como mecanismo que promueve el potencial invasor de las especies de plantas. Donde, aumentar la divergencia funcional respecto las especies de las comunidades invadidas reduce el nivel de competencia con estas especies y maximiza su potencial de invasión (Catford et al. 2009; Garnier and Navas 2012; Parker et al. 2013; Hulme and Bernard-Verdier 2018). No obstante, al tener en cuenta, la disminución en la diferencia de los

rasgos medios de DM y MSS ponderados entre las comunidades invadidas con las leguminosas leñosas invasoras a mayores altitudes, también indican una estrategia funcionalidad similar entre las dos comunidades para superar las condiciones ambientales en las nuevas áreas de introducción (Tecco et al. 2010; Gallien et al. 2015; El-Barougy et al. 2020), sustentando la hipótesis de unirse a los locales (*Join the local*) vía similitud funcional. Donde, la convergencia funcional entre invasoras y comunidades invadidas, pueden estar dadas para enfrentar un mismo filtro ambiental. Esto nos permite resaltar que un hallazgo interesante en este trabajo consiste en develar que la combinación de rasgos de “rápidos” en el uso de recursos derivado de estructuras foriales “baratas” (<AF, <AFE y >N) para aumentar el potencial competitivo por recursos en ambientes limitados, e invertir en estructuras costosa de tallo (>DM, maderas densas) y reproductivas (>MSS, semillas con alta masa), puede potenciar la tolerancia a condiciones adversas, conforme aumenta la elevación en Los Andes, y particularmente los Andes Sur, donde la conjunción con latitudes templadas incrementa las restricciones climáticas para la colonización, establecimiento y densificación de las invasiones biológicas. No obstante, es importante considerar que las especies invasoras también pueden variar en rasgos funcionales que no fueron incluidos en este estudio, como por ejemplo su reproducción vegetativa, potencial germinativo, tasas fotosintéticas, entre otros, (Funk and Vitousek 2007; Pyšek and Richardson 2007; Haider et al. 2010; Simonsen et al. 2017; Nunez-Mir et al. 2019) y que incluir la variabilidad de los rasgos funcionales dentro de las

especies (variabilidad intra-específica), puede ayudar a mejorar la comprensión sobre los procesos que impulsan sus patrones de ocupación y las adaptaciones a diferentes condiciones ambientales (Parker et al. 2013; Li et al. 2018) y a comprender mejor las estrategias funcionales que impulsan la capacidad de dispersión y potencial de invasión de las leguminosas leñosas invasoras en diferentes ambientes. (Funk 2008; Ordonez et al. 2010; Brym et al. 2011; Ordonez 2014a).

Aquí exploramos la variabilidad de rasgos funcionales a lo largo de un gradiente de elevación para la especie invasora *U. europaeus* a partir de rasgos relacionados con el crecimiento, reproducción y supervivencia de las especies (Wright et al. 2004; Chave et al. 2009; Díaz et al. 2016). Encontramos dos ejes cruciales de coordinación de rasgos que dan forma al espacio funcional para esta especie. El primer eje muestra un continuo de dispersión y tamaño de los arbustos, en paralelo con inversiones de tejido en las hojas de bajas a altas, mostrando que los individuos de *U. europaeus* siguen con los espectros esperados para las plantas, donde la capacidad fotosintética (relacionada con AFE alta) asigna más recursos a frutos y semillas pequeños, para favorecer su reproducción (Dombroskie et al. 2016; Hodgson et al. 2017). El segundo eje muestra una compensación de inversiones en tejidos aéreos y subterráneos, donde, los individuos de *U. europaeus* que invierten más en la construcción de tejidos densos en el tallo reducen su inversión en la formación de raíces y viceversa.

Contrastando, con la idea que establece que el espectro económico de hojas, la madera y raíces deben coordinarse a lo largo de un eje que va desde los rasgos adquisitivos de recursos hasta los rasgos conservativos en recursos (Grime 1977; Reich et al. 2008; Freschet et al. 2010). Este desacople quizá puede explicarse por que los filtros ambientales actúan diferentes sobre los rasgos superficiales y subterráneos, por ejemplo, el clima puede restringir el crecimiento y desarrollo de los rasgos aéreos, mientras que las condiciones de suelos actúan sobre las raíces (Ocampo-Zuleta and Bravo 2019) (Hurtado-M et al. 2021). De manera adicional los rasgos de las semillas (MSS y VS) mostraron relaciones positivas con la elevación, mientras que NS tuvo efectos negativos de la elevación. También, DBmax y Amax mostraron una disminución a mayores elevaciones. Este resultados refuerzan la idea de que las plantas invasoras pueden presentar alta plasticidad en sus rasgos en respuesta a limitaciones abióticas (Atlan et al. 2015; Christina et al. 2023). En especial, esta combinación de rasgos puede indicar una reasignación adaptativa de recursos entre reproducción y crecimiento (Atlan et al. 2015), ya que bajo limitaciones ambientales las especies de plantas varían los patrones de asignación de recursos priorizando la reproducción con el fin de garantizar la permanencia de sus poblaciones (McConnaughay and Coleman 1999). De manera contundente, tanto a nivel global, como regional la MSS sobresalió en la mayoría de casos. A escala global las especies que se están expandiendo a nuevas condiciones ambientales presentan valores de este rasgo asociados a mayor conservación de recursos. De manera similar, a escala

regional este rasgo mostro diferencias entre comunidades nativas y comunidades de leguminosas leñosas invasoras, con mayores valores del rasgo para las comunidades de invasoras. Así mismo, fue un rasgo que vario con la altitud presentando mayor similitud entre las dos comunidades a mayor altitud. Además, también presento variación dentro de una misma especie a lo largo del gradiente de elevación con mayor masa en altas elevaciones. Lo anterior nos lleva a pensar que, una alta variación de los rasgos de dispersión puede ser el mecanismo más eficiente para la dispersión y el establecimiento de poblaciones de plantas en nuevas áreas potencializando su invasión (Saatkamp et al. 2019)(Galappaththi et al. 2023), como al parecer suceder con *U. europaeus* a lo largo del gradiente altitudinal.

Por ultimo, estos resultados con información biológica y ecológica de las leguminosas leñosas invasoras permite mejorar la comprensión de los mecanismos que pueden impulsar la invasión de estas especies (Kaushik et al. 2022), así como, información relevante para incluir en los análisis de riesgo de invasión de especies o en acciones o protocolos de prevención y gestión de las especies invasoras (Bradshaw et al. 2008; Fuentes-Lillo et al. 2023). Incluso, tanto los resultados de distribución climática como de estrategia funcional y variabilidad de rasgos funcionales se pueden contemplar como información base en las medidas de control y manejo (Goodwin et al. 1999; Funk and McDaniel 2010). Finalmente, esperamos que estos resultados sirvan como un predictor

importante de la invasión de leguminosas leñosas que trascienda a los tomadores de decisiones en torno a la gestión y conservación de los ecosistemas naturales.

## **10 CONCLUSIONES GENERALES**

En general, las especies invasoras de leguminosas leñosas pueden distribuirse en nuevas condiciones climáticas en el área introducida, donde las condiciones ambientales interfieren en sus procesos de establecimiento e invasión. En este caso son posibles cuatro comportamientos diferentes entre rangos de distribución; sin embargo, la disociación del nicho climático en áreas introducidas es lo más común entre las leguminosas leñosas invasoras, lo que respalda la hipótesis de que algunas especies invasoras son capaces de adaptarse a nuevas condiciones ambientales. Esta diferencia entre especies puede deberse a otros mecanismos como los rasgos funcionales de las especies que pueden ser un buen predictor de cómo estas especies modifican sus espacios climáticos.

En conjunto, las leguminosas leñosas invasoras parecen presentar rasgos funcionales similares a las plantas leñosas del mundo y leguminosas no invasoras. Sin embargo, al tener en cuenta sus condiciones climáticas, las leguminosas leñosas invasoras presentan combinaciones de rasgos foliares de rápida adquisición de recursos y densidad de la madera de mayor conservación de recursos. De la misma forma, a lo largo de los gradientes de elevación, las

leguminosas leñosas invasoras presentan estrategias combinadas de sostenimiento (tallo), captura de recursos (foliares) y dispersión, posiblemente como una estrategia funcional novedosa que potencia su invasión en diferentes ambientes y les otorga una ventaja competitiva frente a especies o comunidades nativas. No obstante, estas especies exhibieron variación en algunos rasgos funcionales a lo largo de gradientes de elevación, donde, la variación de la masa de semilla parece ser la característica que más promueve la invasión de estas especies en diferentes ambientes y en particular para *U. europaeus*.

Finalmente, concluimos que i) las condiciones ambientales de las zonas de introducción modulan el establecimiento de estas especies, ii) el comportamiento más común de las leguminosas leñosas invasoras es presentar combinaciones de rasgos no esperados, rasgos foliares adquisitivos, y rasgos de madera y semillas conservativos, que generalmente, divergen con otras especies. Por último, la variabilidad en los rasgos funcionales sobresale como una estrategia novedosa, en especial la variabilidad en la masa de semilla que varía de menor a mayor masa a lo largo del gradiente de elevación.

## 11 GLOSARIO

**Especie invasora:** Especie establecida que se propaga y tiene efectos negativos en la biodiversidad, otras especies y los ecosistemas locales (Roy et al. 2023).

**Leguminosa leñosa invasora:** especie de la familia Fabaceae con hábito arbóreo o arbustivo que ha sido introducida por acción del hombre en áreas de distribución no nativa y esta causando impactos negativos a ecosistemas naturales o especies nativas.

**Gradiente ambiental:** variación secuencial de condiciones climáticas en un territorio. especialmente, variación de condiciones climáticas con cambios en la altitud (Qian et al. 2014).

**Grupos climáticos:** Grupos definidos a partir de la diferencia en las condiciones climáticas entre las áreas de distribución nativa e introducida (Vásquez-Valderrama et al. 2022).

**Rasgos funcionales:** características fisiológicas, morfológicas o fenológicas de las plantas que interfieren en su crecimiento, reproducción y supervivencia (Violle et al. 2007).

**Comunidad nativa:** conjunto de especies nativas cuya presencia en las áreas de introducción de leguminosas leñosas invasoras se da de forma natural, sin mediación del hombre (Roy et al. 2023).

**Variabilidad intraespecífica:** variación (cambios) en los rasgos funcionales entre individuos de una misma especie (Salgado-Negret 2016).

## 12 REFERENCIAS

Adams MA, Turnbull TL, Sprent JI, Buchmann N (2016) Legumes are different: Leaf nitrogen, photosynthesis, and water use efficiency. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113:4098–4103. <https://doi.org/10.1073/pnas.1523936113>

Altamirano A, Cely JP, Etter A, et al (2016) The invasive species *Ulex europaeus* (Fabaceae) shows high dynamism in a fragmented landscape of south-central Chile. *Environ Monit Assess* 188:. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5498-6>

Antonelli A, Kissling WD, Flantua SGA, et al (2018) Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nat Geosci* 11:718–725. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0236-z>

Araújo MB, Ferri-Yáñez F, Bozinovic F, et al (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecol Lett* 16:1206–1219. <https://doi.org/10.1111/ele.12155>

Arévalo JR, Otto R, Escudero C, et al (2010) Do anthropogenic corridors homogenize plant communities at a local scale? A case studied in Tenerife (Canary Islands). *Plant Ecol* 209:23–35. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9716-y>

Atlan A, Hornoy B, Delerue F, et al (2015) Phenotypic plasticity in reproductive traits of the perennial shrub *ulex europaeus* in response to shading: A multi-year monitoring of cultivated clones. *PLoS One* 10:1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137500>

Atwater DZ, Ervine C, Barney JN (2018) Climatic niche shifts are common in introduced plants. *Nat Ecol Evol* 2:34–43. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0396-z>

Augusto L, Bakker MR, De Lavaissire C, et al (2009) Estimation of nutrient content of woody plants using allometric relationships: Quantifying the difference between concentration values from the literature and actuals. *Forestry* 82:463–477. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp019>

Azani N, Babineau M, Bailey CD, et al (2017) A new subfamily classification of the leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66:44–77. <https://doi.org/10.12705/661.3>

Bardgett RD, Mommer L, De Vries FT (2014) Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends Ecol Evol* 29:692–699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>

Barrera-Cataño J, Rojas-Rojas J, Contreras-Rodríguez S, Basto-Mercado S (2019) Plan de prevención, manejo y control de retamo espinoso (*Ulex europaeus*) y retamo liso (*Genista monspessulana*) en la jurisdicción CAR. Bogotá, D.C.

Beaumont LJ, Gallagher R V., Thuiller W, et al (2009) Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Divers Distrib* 15:409–420. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00547.x>

Beauregard F, De Blois S (2014) Beyond a climate-centric view of plant distribution: Edaphic variables add value to distribution models. *PLoS One* 9:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092642>

Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, et al (2012) Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *J Ecol* 100:1422–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12003>

Birnbaum ZW, Tingey FH (1951) One-Sided Confidence Contours for Probability Distribution Functions. *Ann Math Stat* 22:592–596. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177729550>

Bradley BA, Early R, Sorte CJB (2014) Space to invade? Comparative range infilling and potential range of invasive and native plants. *Glob Ecol Biogeogr* 24:348–359. <https://doi.org/10.1111/geb.12275>

Bradshaw CJA, Giam X, Tan HTW, et al (2008) Threat or invasive status in legumes is related to opposite extremes of the same ecological and life-history attributes. *J Ecol* 96:869–883. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01408.x>

Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, et al (2012) Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Glob Ecol Biogeogr* 21:481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>

Broennimann O, Treier UA, Müller-Schärer H, et al (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol Lett* 10:701–709. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x>

Brown JH (2014) Why are there so many species in the tropics? *J Biogeogr* 41:8–22. <https://doi.org/10.1111/jbi.12228>

Bruehlheide H, Dengler J, Purschke O, et al (2018) Global trait–environment relationships of plant communities. *Nat Ecol Evol* 2:1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>

Brym ZT, Lake JK, Allen D, Ostling A (2011) Plant functional traits suggest novel ecological strategy for an invasive shrub in an understory woody plant community. *J Appl Ecol* 48:1098–1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02049.x>

Burns KC, Lake B (2009) Fruit-frugivore interactions in two southern hemisphere forests: Allometry, phylogeny and body size. *Oikos* 118:1901–1907. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17661.x>

Camenen E, Porté AJ, Benito Garzón M (2016) American trees shift their niches when invading Western Europe: evaluating invasion risks in a changing climate. *Ecol Evol* 6:7263–7275. <https://doi.org/10.1002/ece3.2376>

Carboni M, Calderon-Sanou I, Pollock L, et al (2017) Functional traits modulate the response of alien plants along abiotic and biotic gradients. *Glob Ecol Biogeogr* 27:1173–1185. <https://doi.org/10.1111/geb.12775>

Cárdenas-Cárdenas MA, Cortés-Peréz F (2023) Historia de vida de *Ulex europaeus* y acciones de gestión para controlar su invasión. *Actual Biológicas* 45:1–15. <https://doi.org/10.17533/udea.acbi/v45n119a03>

Carmona CP (2019) TPD: Methods for Measuring Functional Diversity Based on Trait Probability Density

Carmona CP, Bello F, Mason NWH, Lepš J (2019a) Trait probability density (TPD ): measuring functional diversity across scales based on TPD with R . *Ecology* 0:1–8. <https://doi.org/10.1002/ecy.2876>

Carmona CP, Bueno CG, Toussaint A, et al (2021a) Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function. *Nature* 597:683–687. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03871-y>

Carmona CP, de Bello F, Mason NWH, Lepš J (2016) Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. *Trends Ecol Evol* 31:382–394. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.003>

Carmona CP, de Bello F, Mason NWH, Lepš J (2019b) Trait probability density (TPD): measuring functional diversity across scales based on TPD with R. *Ecology* 100:1–8. <https://doi.org/10.1002/ecy.2876>

Carmona CP, Tamme R, Pärtel M, et al (2021b) Erosion of global functional diversity across the tree of life. *Sci Adv* 7:eabf2675

Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers Distrib* 15:22–40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>

Chamberlain S, Barve V, Mcglinn D, et al (2019) rgbif: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API

Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, et al (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242. <https://doi.org/10.1038/35012241>

Chave J, Coomes D, Jansen S, et al (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol Lett* 12:351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>

Chong KY, Corlett RT, Nuñez MA, et al (2021) Are Terrestrial Biological Invasions Different in the Tropics? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 52:291–314. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012021-095454>

Christina M, Gire C, Bakker MR, et al (2023) Native and invasive seedling drought-resistance under elevated temperature in common gorse populations. *J Plant Ecol* 16:. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtac097>

Clements DR, Peterson DJ, Prasad R (2001) The biology of Canadian weeds. 112. *Ulex europaeus* L. *Can J Plant Sci* 81:325–337. <https://doi.org/10.4141/P99-128>

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 51:335. <https://doi.org/10.1071/BT02124>

Correa Ayram CA, Etter A, Díaz-Timoté J, et al (2020) Spatiotemporal evaluation of the human footprint in Colombia: Four decades of anthropic impact in highly biodiverse ecosystems. *Ecol Indic* 117:N.PAG. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106630>

Crawley MJ, Harvey PH, Purvis A (1996) Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 351:1251–1259. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0108>

Cresso M, Clerici N, Sanchez A, Jaramillo F (2020) Future climate change renders unsuitable conditions for paramo ecosystems in Colombia. *Sustain* 12:1–13. <https://doi.org/10.3390/su12208373>

Datta A, Schweiger O, Kühn I (2019) Niche expansion of the invasive plant species *Ageratina adenophora* despite evolutionary constraints. *J Biogeogr* 46:1306–1315. <https://doi.org/10.1111/jbi.13579>

Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *J Ecol* 88:528–534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>

Daws MI, Hall J, Flynn S, Pritchard HW (2007) Do invasive species have bigger seeds? Evidence from intra- and inter-specific comparisons. *South African J Bot* 73:138–143. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2006.09.003>

De Bello F, Carmona CP, Mason NWH, et al (2013) Which trait dissimilarity for functional diversity: Trait means or trait overlap? *J Veg Sci* 24:807–819. <https://doi.org/10.1111/jvs.12008>

Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, et al (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>

Divíšek J, Chytrý M, Beckage B, et al (2018) Similarity of introduced plant species to native ones facilitates naturalization, but differences enhance invasion success. *Nat Commun* 9:1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06995-4>

Dombroskie SL, Tracey AJ, Aarssen LW (2016) Leafing intensity and the fruit size/number trade-off in woody angiosperms. *J Ecol* 104:1759–1767. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12622>

Drenovsky RE, Grewell BJ, Dantonio CM, et al (2012) A functional trait perspective on plant invasion. *Ann. Bot.* 110:141–153

Duong T, Hazelton ML (2003) Plug-in bandwidth matrices for bivariate kernel

density estimation. *J Nonparametr Stat* 15:17–30.  
<https://doi.org/10.1080/10485250306039>

Early R, Bradley BA, Dukes JS, et al (2016). Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nat Commun* 7:. <https://doi.org/10.1038/ncomms12485>

Early R, Sax DF (2014) Climatic niche shifts between species' native and naturalized ranges raise concern for ecological forecasts during invasions and climate change. *Glob Ecol Biogeogr* 23:1356–1365.  
<https://doi.org/10.1111/geb.12208>

Ehrenfeld JG (2003) Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. *Ecosystems* 6:503–523. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0151-3>

El-Barougy RF, Elgamal I, Rohr RP, et al (2020) Functional similarity and dissimilarity facilitate alien plant invasiveness along biotic and abiotic gradients in an arid protected area. *Biol Invasions* 22:1997–2016.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-020-02235-3>

Etter A, Villa LA (2000) Andean forests and farming systems in part of the Eastern Cordillera (Colombia). *Mt Res Dev* 20:236–245. [https://doi.org/10.1659/0276-4741\(2000\)020\[0236:AFAFSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1659/0276-4741(2000)020[0236:AFAFSI]2.0.CO;2)

Felker-Quinn E, Schweitzer JA, Bailey JK (2013) Meta-analysis reveals evolution in invasive plant species but little support for Evolution of Increased Competitive Ability (EICA). *Ecol Evol* 3:739–751. <https://doi.org/10.1002/ece3.488>

Fernández M, Hamilton H (2015) Ecological niche transferability using invasive species as a case study. *PLoS One* 10:1–17.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119891>

Ferrero MC, Tecco PA, Gurvich DE (2022) Is intraspecific variability an advantage in mountain invasions? Comparing functional trait variation in an invasive and a native woody species along multiple environmental gradients. *Biol Invasions* 24:1393–1412. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02722-1>

Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 37:4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Fortunel C, Fine PVA, Baraloto C (2012) Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Funct Ecol* 26:1153–1161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02020.x>

Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R (2010) Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *J Ecol* 98:362–373. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01615.x>

Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, et al (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88:3–17. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[3:TIPRPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[3:TIPRPA]2.0.CO;2)

Fuentes-Lillo E, Lembrechts JJ, Barros A, et al (2023) Going up the Andes: patterns and drivers of non-native plant invasions across latitudinal and elevational gradients. *Biodivers Conserv* 32:4199–4219. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02697-6>

Funk JL (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *J Ecol* 96:1162–1173. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01435.x>

Funk JL, McDaniel S (2010) Altering Light Availability to Restore Invaded Forest: The Predictive Role of Plant Traits. *Restor Ecol* 18:865–872. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00515.x>

Funk JL, Standish RJ, Stock WD, Valladares F (2016) Plant functional traits of dominant native and invasive species in mediterranean- climate ecosystems. *Ecology* 97:75–83. <https://doi.org/10.1890/15-0974.1>

Funk JL, Vitousek PM (2007) Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446:1079–1081. <https://doi.org/10.1038/nature05719>

Gaertner M, Breeyen A Den, Hui C, Richardson DM (2009) Impacts of alien plant invasions on species richness in mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Prog Phys Geogr* 33:319–338. <https://doi.org/10.1177/0309133309341607>

Galappaththi HSSD, de Silva WAPP, Clavijo McCormick A (2023) A mini-review on the impact of common gorse in its introduced ranges. *Trop Ecol* 64:1–25. <https://doi.org/10.1007/s42965-022-00239-9>

Gallagher R V., Beaumont LJ, Hughes L, Leishman MR (2010) Evidence for climatic niche and biome shifts between native and novel ranges in plant species introduced to Australia. *J Ecol* 98:790–799. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01677.x>

Gallagher R V., Randall RP, Leishman MR (2015) Trait differences between naturalized and invasive plant species independent of residence time and phylogeny. *Conserv Biol* 29:360–369. <https://doi.org/10.1111/cobi.12399>

Gallien L, Mazel F, Lavergne S, et al (2015) Contrasting the effects of environment, dispersal and biotic interactions to explain the distribution of invasive plants in alpine communities. *Biol Invasions* 17:1407–1423. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0803-1>

Garibaldi A, Turner N (2004) Cultural Keystone Species: Implications for Ecological Conservation and Restoration. *Ecol Soc* 9:1. <https://doi.org/10.1146/annurev-pharmtox-061008-103038>

Garnier E, Navas M-L, Grigulis K (2016) Plant Functional Diversity

Garnier E, Navas ML (2012) A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review

Godoy O, Valladares F, Castro-Díez P (2012) The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. *New Phytol* 195:912–922. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04205.x>

Goncalves E, Herrera I, Duarte M, et al (2014) Global invasion of *Lantana camara*: Has the climatic niche been conserved across continents? *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111468>

Gong H, Gao J (2019) Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area). *Glob Ecol Conserv* 20:e00696. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00696>

González-Moreno P, Diez JM, Richardson DM, Vilà M (2014) Beyond climate: Disturbance niche shifts in invasive species. *Glob Ecol Biogeogr* 24:360–370. <https://doi.org/10.1111/geb.12271>

Goodwin BJ, McAllister AJ, Fahrig L (1999) Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conserv Biol* 13:422–426. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.013002422.x>

Grime JP (1977) Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *Am Nat* 111:1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>

Guisan A, Petitpierre B, Broennimann O, et al (2014) Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions. *Trends Ecol Evol* 29:260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>

Gurevitch J, Fox GA, Wardle GM, et al (2011) Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecol Lett* 14:407–418. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01594.x>

Haider S, Alexander J, Dietz H, et al (2010) The role of bioclimatic origin, residence time and habitat context in shaping non-native plant distributions along an altitudinal gradient. *Biol Invasions* 12:4003–4018. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9815-7>

Harris CJ, Manea A, Moles AT, et al (2017) Differences in life-cycle stage components between native and introduced ranges of five woody Fabaceae species. *Austral Ecol* 42:404–413. <https://doi.org/10.1111/aec.12456>

He D, Chen Y, Zhao K, et al (2018) Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Ann Bot* 121:1173–1182. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx222>

Hedin LO, Brookshire ENJ, Menge DNL, Barron AR (2009) The Nitrogen Paradox in Tropical Forest Ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:613–635. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110246>

Heikkinen RK, Luoto M, Araújo MB, et al (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Prog Phys Geogr* 30:751–777. <https://doi.org/10.1177/0309133306071957>

Hejda M, Chytrý M, Pergl J, Pyšek P (2015) Native-range habitats of invasive plants: Are they similar to invaded-range habitats and do they differ according to the geographical direction of invasion? *Divers Distrib* 21:312–321. <https://doi.org/10.1111/ddi.12269>

Henn JJ, Yelenik S, Damschen EI (2019) Environmental gradients influence differences in leaf functional traits between native and non-native plants. *Oecologia* 191:397–409. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04498-7>

Hernández-Lambraño RE, González-Moreno P, Sánchez-Agudo JÁ (2017) Towards the top: niche expansion of *Taraxacum officinale* and *Ulex europaeus* in mountain regions of South America. *Austral Ecol* 42:577–589. <https://doi.org/10.1111/aec.12476>

Herron PM, Martine CT, Latimer AM, Leicht-Young SA (2007) Invasive plants and their ecological strategies: Prediction and explanation of woody plant invasion in New England. *Divers Distrib* 13:633–644. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00381.x>

Hierro JL, Maron JL, Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. 5–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00953.x>

Hodgson JG, Santini BA, Montserrat Marti G, et al (2017) Trade-offs between seed and leaf size (seed-phytomer-leaf theory): Functional glue linking regenerative with life history strategies ... and taxonomy with ecology? *Ann Bot* 120:633–652. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx084>

Hulme PE, Bernard-Verdier M (2018) Comparing traits of native and alien plants: Can we do better? *Funct Ecol* 32:117–125. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12982>

Hurtado-M AB, Echeverry-Galvis MÁ, Salgado-Negret B, et al (2021) Little trace of floristic homogenization in peri-urban Andean secondary forests despite high anthropogenic transformation. *J Ecol* 109:1468–1478. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13570>

Iseli E, Chisholm C, Lenoir J, et al (2023) Rapid upwards spread of non-native plants in mountains across continents. *Nat Ecol Evol* 7:405–413. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01979-6>

Jin Y, Qian H (2019) V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography (Cop)* 42:1353–1359. <https://doi.org/10.1111/ecog.04434>

Jung V, Violle C, Mondy C, et al (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J Ecol* 98:1134–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x>

Kaliniewicz Z, Choszcz D, Lipiński A (2022) Determination of Seed Volume Based on Selected Seed Dimensions. *Appl Sci* 12:. <https://doi.org/10.3390/app12189198>

Kattge J, Díaz S, Lavorel S, et al (2011) TRY - a global database of plant traits. *Glob Chang Biol* 17:2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>

Kaushik P, Pati PK, Khan ML, Khare PK (2022) Plant functional traits best explain invasive species' performance within a dynamic ecosystem - A review. *Trees, For*

People 8:100260. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100260>

Knops JMH, Bradley KL, Wedin DA (2002) Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecol Lett* 5:454–466. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00332.x>

Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, et al (2015a) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol* 29:592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>

Kraft NJB, Godoy O, Levine JM (2015b) Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112:797–802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>

Lehnebach R, Bossu J, Va S, et al (2019) Wood density variations of legume trees in French Guiana along the shade tolerance continuum: Heartwood effects on radial patterns and gradients. *Forests* 10:1–22. <https://doi.org/10.3390/f10020080>

Leishman MR, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z (2007) Leaf trait relationships of native and invasive plants: Community- and global-scale comparisons. *New Phytol* 176:635–643. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02189.x>

Lembrechts JJ, Alexander JM, Cavieres LA, et al (2017) Mountain roads shift native and non-native plant species' ranges. *Ecography (Cop)* 40:353–364. <https://doi.org/10.1111/ecog.02200>

Li Y, Shipley B, Price JN, et al (2018) Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. *J Ecol* 106:1001–1009. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12802>

Ling-Ling S, Qing T, Guang L, et al (2022) Variation in characteristics of leaf functional traits of alpine vegetation in the Three-River Headwaters Region, China. *Ecol Indic* 145:109557. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109557>

Liu H, Gleason SM, Hao G, et al (2019) Hydraulic traits are coordinated with

maximum plant height at the global scale. *Sci Adv* 5:  
<https://doi.org/10.1126/sciadv.aav1332>

Lloret F, Médail F, Brundu G, et al (2005) Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *J Ecol* 93:512–520.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.00979.x>

Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2004) 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the Global Invasive Species Database. In: *Invasive Species Spec. Gr. a Spec. Gr. Species Surviv. Comm. World Conserv. Union*

Lu Z, Zhang X, Zhang H, Liu Y (2022) Native woody legumes respond more negatively to extreme drought than invasive ones. *J Plant Ecol* 15:485–493.  
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtab112>

MacDougall AS, Gilbert B, Levine JM (2009) Plant invasions and the niche. *J Ecol* 97:609–615. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01514.x>

Madani N, Kimball JS, Ballantyne AP, et al (2018) Future global productivity will be affected by plant trait response to climate. *Sci Rep* 8:1–10.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-21172-9>

Magesan GN, Wang H, Clinton PW (2012) Nitrogen cycling in gorse-dominated ecosystems in New Zealand. 36:21–28

Maldonado C, Molina CI, Zizka A, et al (2015) Estimating species diversity and distribution in the era of Big Data: To what extent can we trust public databases? *Glob Ecol Biogeogr* 24:973–984. <https://doi.org/10.1111/geb.12326>

Mason TJ, French K, Lonsdale WM (2009) Do graminoid and woody invaders have different effects on native plant functional groups? *J Appl Ecol* 46:426–433.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01607.x>

Mathakutha R, Steyn C, le Roux PC, et al (2019a) Invasive species differ in key

functional traits from native and non-invasive alien plant species. *J Veg Sci* 30:994–1006. <https://doi.org/10.1111/jvs.12772>

Mathakutha R, Steyn C, le Roux PC, et al (2019b) Invasive species differ in key functional traits from native and non-invasive alien plant species. *J Veg Sci* 30:994–1006. <https://doi.org/10.1111/jvs.12772>

McConnaughay K, Coleman J (1999) Biomass Allocation in Plants : Ontogeny or Optimality ? A Test along Three Resource Gradients. *Ecol Soc Am* 80:2581–2593  
Méndez-Alonzo R, Paz H, Zuluaga RC, et al (2012) Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93:2397–2406. <https://doi.org/10.1890/11-1213.1>

Mendoza S. JE, Etter R. A (2002) Multitemporal analysis (1940-1996) of land cover changes in the southwestern Bogotá highplain (Colombia). *Landsc Urban Plan* 59:147–158. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00012-9](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00012-9)

Meyer S, Callaham M, Stewart J, Warren S (2021) Invasive species response to natural and anthropogenic disturbance. In: Springer International Publishing (ed) *Invasive Species in Forests and Rangelands of the United States: A Comprehensive Science Synthesis for the United States Forest Sector*. Cham, pp 85–110

Moran E V., Hartig F, Bell DM (2016) Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. *Glob Chang Biol* 22:137–150. <https://doi.org/10.1111/gcb.13000>

Morris TL, Barger NN, Cramer MD (2020) Ecophysiological traits of invasive alien *Acacia cyclops* compared to co-occurring native species in Strandveld vegetation of the Cape Floristic Region. *Austral Ecol* 45:48–59. <https://doi.org/10.1111/aec.12827>

Murray BR, Brown AHD, Dickman CR, Crowther MS (2004) Geographical gradients in seed mass in relation to climate. *J Biogeogr* 31:379–388. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00993.x>

Myers N, Mittermeyer RA, Mittermeyer CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>  
Nava ML, Violle C (2009) Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecol* 10:131–137. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.1.15>

Nunez-Mir GC, Guo Q, Rejmánek M, et al (2019) Predicting invasiveness of exotic woody species using a traits-based framework. *Ecology* 100:1–11. <https://doi.org/10.1002/ecy.2797>

Ocampo-Zuleta K, Beltrán-Vargas J (2018) Modelación dinámica de incendios forestales en los Cerros Orientales de Bogotá, Colombia. *Madera Bosques* 24:1–20. <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2431662>

Ocampo-Zuleta K, Bravo S (2019) Recruitment of woody species in tropical forests exposed to wildlandfires: An overview. *Ecosistemas* 28:106–117. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1642>

Ocampo-Zuleta K, Solorza Bejarano J (2017) Banco de semillas de retamo espinoso *Ulex europaeus* L. en bordes del matorral invasor en un ecosistema zonal de bosque altoandino, Colombia. *Biota Colomb* 18:99–109. <https://doi.org/10.21068/c2017v18s01a05>

Onoda Y, Westoby M, Adler PB, et al (2011) Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecol Lett* 14:301–312. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x>

Ordonez A (2014a) Global meta-analysis of trait consistency of non-native plants between their native and introduced areas. *Glob Ecol Biogeogr* 23:264–273. <https://doi.org/10.1111/geb.12123>

Ordonez A (2014b) Functional and phylogenetic similarity of alien plants to co-occurring natives. *Ecology* 95:1191–1202. <https://doi.org/10.1890/13-1002.1>

Ordonez A, Wright IJ, Olff H (2010) Functional differences between native and alien species: A global-scale comparison. *Funct Ecol* 24:1353–1361.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01739.x>

Pagad S, Genovesi P, Carnevali L, et al (2018) Data Descriptor: Introducing the Global Register of Introduced and Invasive Species. *Sci Data* 5:1–12. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.202>

Parker JD, Torchin ME, Hufbauer RA, et al (2013) Do invasive species perform better in their new ranges? *Ecology* 94:985–994. <https://doi.org/10.1890/12-1810.1>

Penone C, Davidson AD, Shoemaker KT, et al (2014) Imputation of missing data in life-history trait datasets: Which approach performs the best? *Methods Ecol Evol* 5:961–970. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12232>

Pepin NC, Arnone E, Gobiet A, et al (2022) Climate Changes and Their Elevational Patterns in the Mountains of the World. *Rev Geophys* 60:1–40. <https://doi.org/10.1029/2020RG000730>

Peppe DJ, Royer DL, Cariglino B, et al (2011) Sensitivity of leaf size and shape to climate: Global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytol* 190:724–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03615.x>

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 61:167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>

Perret DL, Leslie AB, Sax DF (2018) Naturalized distributions show that climatic disequilibrium is structured by niche size in pines (*Pinus* L.). *Glob Ecol Biogeogr* 28:429–441. <https://doi.org/10.1111/geb.12862>

Peterson AT (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Q Rev Biol* 78:419–433. <https://doi.org/10.1086/378926>

Petitpierre B, Kueffer C, Broennimann O, et al (2012) Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science* (80- ) 335:1344–1348.

<https://doi.org/10.1126/science.1215933>

Piovesan G, Biondi F (2021) On tree longevity. *New Phytol* 231:1318–1337. <https://doi.org/10.1111/nph.17148>

Pistón N, de Bello F, Dias ATC, et al (2019) Multidimensional ecological analyses demonstrate how interactions between functional traits shape fitness and life history strategies. *J Ecol* 107:2317–2328. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13190>

Portilla-Yela J, Garzón C, Lasso E (2019) The invasive species *Ulex europaeus* modifies its seeds morphology and germination pattern as it moves up along an elevation gradient. *Universidad de los Andes*

Powers JS, Tiffin P (2010) Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: Leaf habit versus taxonomic approaches. *Funct Ecol* 24:927–936. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01701.x>

Prado-Junior JA, Schiavini I, Vale VS, et al (2016) Functional traits shape size-dependent growth and mortality rates of dry forest tree species. *J Plant Ecol* 10:rtw103. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw103>

Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, et al (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Glob Chang Biol* 18:1725–1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>

Pyšek P, Pergl J, Essl F, et al (2017) Naturalized alien flora of the world: Species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. *Preslia* 89:203–274. <https://doi.org/10.23855/preslia.2017.203>

Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? *Biol Invasions* 193:97–125. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_7)

Pyšek P, Richardson DM (2010) Invasive species, environmental change and management, and health. *Annu Rev Environ Resour* 35:25–55. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>

Qian H, Hao Z, Zhang J (2014) Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *J Plant Ecol* 7:154–165. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt072>

Qiao H, Escobar LE, Peterson TA (2017) Accessible areas in ecological niche comparisons of invasive species: Recognized but still overlooked. *Sci Rep* 7:1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01313-2>

Rahbek C, Borregaard MK, Antonelli A, et al (2019a) Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science* (80- ) 365:1114–1119. <https://doi.org/10.1126/science.aax0151>

Rahbek C, Borregaard MK, Colwell RK, et al (2019b) Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* (80- ) 365:1108–1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>

Rai KP, Singh JS (2020) Invasive alien plant species: Their impact on environment, ecosystem services and human health

Ratier Backes A, Römermann C, Alexander JM, et al (2023) Mechanisms behind elevational plant species richness patterns revealed by a trait-based approach. *J Veg Sci* 34:1–15. <https://doi.org/10.1111/jvs.13171>

Reich PB (2014) The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *J Ecol* 102:275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

Reich PB, Tjoelker MG, Pregitzer KS, et al (2008) Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecol Lett* 11:793–801. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01185.x>

Rejmánek M (1999) Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In: Sandlund OT, Schei PJ, Viken A (eds) *Invasive Species and Biodiversity Management*, IAWQ Acad. The Netherlands, pp 79– 102

Rejmánek M, Richardson DM (2013) Trees and shrubs as invasive alien species - 2013 update of the global database. *Divers Distrib* 19:1093–1094. <https://doi.org/10.1111/ddi.12075>

Rejmánek M, Richardson DM, Higgins SI, et al (2005) Ecology of invasive plants: state of the art. *Invasive Alien Species A New Synth* 63:104–161

Richardson DM, Pyšek P (2006) Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Prog Phys Geogr* 30:409–431. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>

Richardson DM, Pyšek P (2007) Elton, C.S. 1958: The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen. *Prog Phys Geogr* 31:659–666. <https://doi.org/10.1177/0309133307087089>

Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, et al (2000) Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Divers Distrib* 6:93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>

Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Divers Distrib* 17:788–809. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00782.x>

Roberts J, Florentine S (2021) Biology, distribution and control of the invasive species *Ulex europaeus* (Gorse): A global synthesis of current and future management challenges and research gaps. *Weed Res* 61:272–281. <https://doi.org/10.1111/wre.12491>

Rödger D, Engler JO (2011) Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: Advances and possible drawbacks. *Glob Ecol Biogeogr* 20:915–927. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00659.x>

Rojas TN, Zampini IC, Isla MI, Blendinger PG (2022) Fleshy fruit traits and seed dispersers: Which traits define syndromes? *Ann Bot* 129:831–838. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab150>

Rosell JA, Gleason S, Méndez-Alonzo R, et al (2014) Bark functional ecology: Evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytol* 201:486–497. <https://doi.org/10.1111/nph.12541>

Roy H, Pauchard A, Stoett P, et al (2023) Resumen para los encargados de la formulación de políticas de la evaluación temática de las especies exóticas invasoras y su control

Saatkamp A, Cochrane A, Commander L, et al (2019) A research agenda for seed-trait functional ecology. *New Phytol* 221:1764–1775. <https://doi.org/10.1111/nph.15502>

Saikia P, Nag A, Anurag S, et al (2020) Tropical Legumes: Status, Distribution, Biology and Importance. In: Hasanuzzaman M, Araújo S, Gill S (eds) *The Plant Family Fabaceae*. Springer, Singapore, pp 27–41

Salgado-Negret B, Pulido Rodríguez, Esperanza Nancy Cabrera M, Ruíz Osorio C, Paz H (2015) Protocolo para la medición de rasgos funcionales en plantas. In: *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, pp 37–79

Sandoya V, Pauchard A, Cavieres LA (2017) Natives and non-natives plants show different responses to elevation and disturbance on the tropical high Andes of Ecuador. *Ecol Evol* 7:7909–7919. <https://doi.org/10.1002/ece3.3270>

Schmid R (2014) *Legumes of the World* by Gwilym Lewis ; Brian Schrire ; Barbara Mackinder ; Mike Lock Review by : Rudolf Schmid Published by : International Association for Plant Taxonomy ( IAPT ) Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/25065563> . Your use of the JSTOR a. 55:0–1

Seebens H, Essl F, Dawson W, et al (2015) Global trade will accelerate plant

invasions in emerging economies under climate change. *Glob Chang Biol* 21:4128–4140. <https://doi.org/10.1111/gcb.13021>

Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:415–436. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>

Shipley B, De Bello F, Cornelissen JHC, et al (2016) Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180:923–931. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x>

Simonsen AK, Dinnage R, Barrett LG, et al (2017) Symbiosis limits establishment of legumes outside their native range at a global scale. *Nat Commun* 8:1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms14790>

Stekhoven DJ, Bühlmann P (2012) Missforest-Non-parametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics* 28:112–118. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr597>

Suding KN, Lavorel S, Chapin FS, et al (2008) Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Glob Chang Biol* 14:1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>

te Beest M, Elschot K, Olf H, Etienne RS (2013) Invasion Success in a Marginal Habitat: An Experimental Test of Competitive Ability and Drought Tolerance in *Chromolaena odorata*. *PLoS One* 8:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068274>

Tecco PA, Díaz S, Cabido M, Urcelay C (2010) Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: Do aliens join the locals or try harder than them? *J Ecol* 98:17–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01592.x>

Theoharides K, Dukes J (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous .... *New Phytol* 176:256–273.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x>

Thomson FJ, Moles AT, Auld TD, Kingsford RT (2011) Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *J Ecol* 99:1299–1307. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01867.x>

Thuiller W, Lavorel S, Sykes MT, Araújo MB (2006) Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Divers Distrib* 12:49–60. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00216.x>

Tovar C, Carril AF, Gutiérrez AG, et al (2022) Understanding climate change impacts on biome and plant distributions in the Andes: Challenges and opportunities. *J Biogeogr* 49:1420–1442. <https://doi.org/10.1111/jbi.14389>

Traba J, Morales MB, Carmona CP, Delgado MP (2015) Resource partitioning and niche segregation in a steppe bird assemblage. *Community Ecol* 16:178–188. <https://doi.org/10.1556/168.2015.16.2.5>

Treurnicht M, Pagel J, Tonnabel J, et al (2020) Functional traits explain the Hutchinsonian niches of plant species. *Glob Ecol Biogeogr* 29:534–545. <https://doi.org/10.1111/geb.13048>

Turner KG, Fréville H, Rieseberg LH (2015) Adaptive plasticity and niche expansion in an invasive thistle. *Ecol Evol* 5:3183–3197. <https://doi.org/10.1002/ece3.1599>

Udo N, Tarayre M, Atlan A (2017) Evolution of germination strategy in the invasive species *Ulex europaeus*. *J Plant Ecol* 10:375–385. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw032>

Umaña MN, Zhang C, Cao M, et al (2015) Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecol Lett* 18:1329–1337. <https://doi.org/10.1111/ele.12527>

Van Kleunen M, Dawson W, Essl F, et al (2015) Global exchange and

accumulation of non-native plants. *Nature* 525:100–103.  
<https://doi.org/10.1038/nature14910>

Van Kleunen M, Weber E, Fischer M (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecol Lett* 13:235–245.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x>

Vasconcelos M, Grusak M, Pinto L, et al (2020) The Biology of Legumes and Their Agronomic, Economic, and Social Impact. In: Hasanuzzaman M, Araújo S, Gill S (eds) *The Plant Family Fabaceae*. Springer, Singapore

Vásquez-Valderrama M, Carmona CP, Pauchard A (2022) Invasive woody legumes: Climatic range shifts and their relationships to functional traits. *Glob Ecol Biogeogr* 31:2397–2409. <https://doi.org/10.1111/geb.13590>

Vasquez-Valderrama M, González-M R, López-Camacho R, et al (2020a) Impact of invasive species on soil hydraulic properties: importance of functional traits. *Biol Invasions* 22:1849–1863. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02222-8>

Vilà M, Espinar JL, Hejda M, et al (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14:702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>

Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, et al (2012) The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol Evol* 27:244–252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>

Violle C, Navas M-L, Vile D, et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>

Wang CJ, Wan JZ (2021) Functional trait perspective on suitable habitat distribution of invasive plant species at a global scale. *Perspect Ecol Conserv* 19:475–486. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.07.002>

Weemstra M, Mommer L, Visser EJW, et al (2016) Towards a multidimensional

root trait framework: a tree root review. *New Phytol* 211:1159–1169. <https://doi.org/10.1111/nph.14003>

Westerband AC, Funk JL, Barton KE (2021) Intraspecific trait variation in plants: A renewed focus on its role in ecological processes. *Ann Bot* 127:397–410. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab011>

Westoby M, Falster DS, Moles AT, et al (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst* 33:125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>

Wiemann MC, Williamson GB (2002) Geographic variation in wood specific gravity: Effects of latitude, temperature, and precipitation. *Wood Fiber Sci* 34:96–107

Wilson JRU, Dormontt EE, Prentis PJ, et al (2009) Biogeographic concepts define invasion biology. *Trends Ecol Evol* 24:586. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.004>

Wong MKL, Carmona CP (2021) Including intraspecific trait variability to avoid distortion of functional diversity and ecological inference: Lessons from natural assemblages. *Methods Ecol Evol* 12:946–957. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13568>

Wright IJ, Dong N, Maire V, et al (2017) Global climatic drivers of leaf size. *Science* (80-) 357:917–921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, et al (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Xu J, Chen Y, Zhang L, et al (2017) Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation. *Ecol Evol* 7:5056–5069. <https://doi.org/10.1002/ece3.3068>

Yahara T, Javadi F, Onoda Y, et al (2013) Global legume diversity assessment: Concepts, key indicators, and strategies. *Taxon* 62:249–266. <https://doi.org/10.12705/622.12>

## 13 ANEXOS

[Apéndice 1](#). Información suplementaria Capítulo I

[Apéndice 2](#). Información suplementaria Capítulo II

[Apéndice 3](#). Información suplementaria Capítulo III

[Apéndice 4](#). Información suplementaria Capítulo IV