

Invasiones en montañas: ¿Cuánto hemos avanzado en los últimos 10 años y cuáles son los desafíos para los ecosistemas de los Andes?

Invasions in mountains: How much have we advanced in the last 10 years and what are the challenges for the ecosystems of the Andes?

Eduardo Fuentes-Lillo^{1,2*} & Aníbal Pauchard^{1,2}

¹Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

²Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago, Chile.

*Email: eduafuentes@udec.cl

RESUMEN

Durante la última década ha existido un gran interés en comprender el proceso de invasión de plantas exóticas en los ecosistemas de la Cordillera de los Andes, debido a que presentan una alta diversidad especies endémicas y son una fuente importante de servicios ecosistémicos. Por lo tanto, esta revisión tiene como objetivo evaluar el estado actual del conocimiento sobre la invasión de plantas en los ecosistemas de montaña de la Cordillera de los Andes. Mediante una revisión sistemática cuantitativa que integró publicaciones realizadas en los periodos 1997-2017, se buscó identificar la productividad científica durante los últimos 10 años, las principales tendencias de investigación y comprender cómo los procesos de cambio global afectarán el proceso de invasión. Se determinó que las publicaciones por año incrementan linealmente ($R^2=0,68$), siendo más notorio durante los últimos 10 años (2008-2017). Más del 50% de las publicaciones se concentraban en estudios realizados en ecosistemas andinos de Chile y Argentina. Las temáticas más desarrolladas fueron nuevos reportes de especies exóticas (18,48%) y el estudio de las perturbaciones antrópicas como agentes promotores de la invasión (16,38%). En base a los patrones de investigación se ejemplificó cómo los factores antrópicos modelan los patrones de distribución de especies exóticas en los ecosistemas de los Andes y cómo los patrones de cambio global tendrán implicancias en los patrones de redistribución de las especies exóticas. Finalmente se concluye que es necesario potenciar los estudios experimentales sobre cambio climático, la evaluación de impactos y la generación de protocolos de control y manejo de especies exóticas.

Palabras clave: antropización, cambio climático, ecosistemas de montañas, especies no-nativas, perturbación.

ABSTRACT

During the last decade, there has been a great interest in understanding the process of invasion of exotic plants in the ecosystems of the Andes mountain range, because they have a high diversity endemic species and are an important source of ecosystem services. Therefore, this review aims to assess the current state of knowledge about the invasion of plants in the mountain ecosystems of the Andes mountain range. Through a systematic quantitative review that I integrate publications made in the periods 1997-2017. The aim was to identify scientific productivity during the last 10 years, the main research trends and understand how global change processes will affect the invasion process. We determined that publications per year increase linearly ($R^2 = 0.68$), being more noticeable during the last 10 years (2008-2017). More than 50% of the publications were concentrated in studies carried out in Andean ecosystems in Chile and Argentina. The most developed themes were new reports of exotic species (18.48%) and the study of anthropic disturbances as agents promoting invasion (16.38%). Based on the research patterns, it was exemplified how the anthropic factors model the patterns of distribution of exotic

species in the ecosystems of the Andes and how the patterns of global change will have implications for the redistribution patterns of the exotic species. Finally, we conclude that it is necessary to strengthen experimental studies on climate change, impact assessment and the generation of control and management protocols for exotic species.

Keywords: anthropization, climate change, disturbance, mountain ecosystems, non-native species.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de la Cordillera de los Andes abarcan cerca de 3.371 millones de km², extendiéndose por 7 países (Ecuador, Colombia, Venezuela, Bolivia, Perú, Argentina y Chile) (Young *et al.* 2002). Esta extensión latitudinal permite que se encuentren distintos tipos de ecosistemas y a su vez altos índices de biodiversidad, que principalmente se distribuyen bajo estos gradientes altitudinales (Pennington *et al.* 2010). La heterogeneidad ambiental que caracterizan estos gradientes altitudinales ha generado que estos ecosistemas presenten una gran diversidad tanto especies nativas como endémicas, por tal motivo estos ecosistemas han sido catalogados como hotspot de biodiversidad (Myers *et al.* 2000). Si bien la importancia de estos ecosistemas radica en el valor de su flora y fauna, también estos brindan una serie de servicios ecosistémicos, donde se calcula que más de 40 millones de personas dependen directamente de los recursos que ofrecen los ecosistemas andinos, principalmente en ecosistemas tropicales y subtropicales (Hofstede *et al.* 2002).

En su mayoría los estudios sobre invasiones de plantas a lo largo de nuestro planeta se han centrado en comprender la biología de las especies consideradas invasoras y una menor proporción a comprender procesos y patrones tanto de distribución como el impacto que estas especies generan en los ecosistemas que invaden (Quiroz *et al.* 2009; 2011, Gaertner *et al.* 2014). En cuanto a los ecosistemas de montañas, estos han sido históricamente menos estudiados debido a que se consideraban resistentes a la invasión, dadas las condiciones climáticas extremas que predominan en estos ecosistemas (bajas temperaturas, bajo contenido hídrico, alta intensidad lumínica, bajo contenido de nutrientes, fuertes vientos) (Körner *et al.* 2011).

Durante los últimos años los procesos de cambio global (antropización y cambio climático) han funcionado como factores importantes cuando se evalúa el proceso de invasión, principalmente en los ecosistemas de montañas. Los procesos antrópicos como la presencia de carreteras, infraestructura

asociada a actividades turísticas, aumento en el número de turistas cada año, constante flujo vehicular y las actividades ganaderas han sido importantes agentes para la llegada de propágulos (Pauchard *et al.* 2009), además de facilitar el establecimiento de especies exóticas debido a alteraciones de las condiciones microclimáticas y adición de nutrientes que se asocian a las perturbaciones antrópicas (Lembrechts *et al.* 2014).

Uno de los efectos principales del cambio climático en el proceso de invasión es facilitar el establecimiento de especies exóticas principalmente en zonas de mayor altitud, ya que eliminaría las limitantes abióticas que predominan en dichas zonas (Carboni *et al.* 2017). Por otro lado, el cambio climático induce importantes cambios en la fenología de las especies exóticas, presentando efectos importantes sobre los patrones de dispersión y producción de semillas (Teller *et al.* 2016, Cao *et al.* 2018). Todos estos procesos permitirán, por un lado, un aumento de las especies exóticas que invaden estos ecosistemas de montaña y un desplazamiento altitudinal de las mismas hacia zonas de mayor altitud (Pauchard *et al.* 2009).

Durante los últimos años se ha avanzado considerablemente en comprender cómo los factores ya sea bióticos, abióticos y antrópicos han moldeado las invasiones de montaña, concentrándose la mayoría de estos estudios en ecosistemas alpinos (Gallien *et al.* 2010). Si bien en términos generales los resultados son homologables, potenciar el estudio de las invasiones en ecosistemas andinos es vital, tomando en cuenta la importancia biológica y la variedad de servicios ecosistémicos que generan (Anderson *et al.* 2011)

Bajo este contexto el objetivo de esta revisión es abordar la investigación de las invasiones de plantas en los ecosistemas andinos durante los últimos 10 años, enfocando la revisión principalmente en determinar las tendencias actuales en el estudio de los factores que determinan la invasión, el efecto del cambio climático y la antropización sobre los patrones de redistribución de especies exóticas y finalmente determinar los principales impactos que presentan las invasiones en los ecosistemas andinos.

MATERIALES Y MÉTODOS

REVISIÓN SISTEMÁTICA DE LITERATURA CIENTÍFICA

Para analizar las tendencias actuales de la investigación de invasiones de plantas en los ecosistemas montañosos de los Andes, se identificaron trabajos publicados en español e inglés utilizando búsqueda en base de datos electrónicas de artículos científicos que incluyen: Google Scholar, Web of Science, Scopus y ProQuest Dissertation and theses (Barros *et al.* 2015). La búsqueda de artículos científicos fue realizada entre los años 1997-2017, centrándola en trabajos realizados en siete países como primer filtro de búsqueda: Ecuador, Colombia, Venezuela, Perú, Bolivia, Argentina y Chile.

El segundo concepto de búsqueda fue “Andes” y términos relacionados Andino, cordillera, montaña, altitud, elevación, gradiente altitudinal, gradiente de elevación, andes tropical, ecosistemas andinos, ecosistemas alpinos y las formas en inglés (Anexo Tabla 1). En tercer lugar se ingresa el concepto “Planta”; Hierba, invasora, invasión biológica; exótica, invasiva, hierbas invasoras, plantas exóticas, especies invasoras, plantas alpinas tropicales y sus distintas formas en inglés (ver Anexo Tabla 1). Para discriminar los estudios se seleccionaron los artículos mediante la lectura de títulos y resúmenes, excluyendo los estudios que no coincidían con el criterio de búsqueda. Para esta revisión se incluyeron artículos, revisiones, comentarios, comunicaciones breves que estaban relacionados con plantas exóticas o invasoras en los ecosistemas de los Andes sudamericanos.

En base a la búsqueda bibliográfica se analizaron las principales tendencias temporales (número de publicaciones por año), espaciales (número de publicaciones por país) y taxonómicas (principales familias estudiadas).

Para evaluar los patrones temporales se analizó el conjunto de publicaciones realizadas durante el periodo 2008-2017, y se comparó con las publicaciones realizadas durante el periodo 1997-2007. La relación entre el número de publicaciones y el año de publicación fue evaluada mediante una regresión lineal.

Finalmente, para evaluar las principales tendencias de investigación los trabajos fueron clasificados en 9 categorías según la temática abordada: a) Primeros reportes de especies exóticas e invasoras, b) autoecología, c) factores abióticos, d) factores bióticos, e) perturbaciones, f) patrones de distribución, g) cambio climático, h) impactos, i) control de especies invasoras. Lo que permitió evaluar cuáles han sido las temáticas de mayor interés y cuáles son las que necesitan abordarse en el futuro.

RESULTADOS

TENDENCIAS ACTUALES DE LA INVESTIGACIÓN DE INVASIONES DE PLANTAS EN LOS ECOSISTEMAS MONTAÑOSOS DE LOS ANDES

La revisión sistemática cuantitativa dio como resultado 189 trabajos científicos (Anexo Tabla 2) divididos entre artículos originales, revisiones, comunicaciones breves y capítulos de libros. Al realizar los análisis de regresión se encuentra que existe un aumento significativo de las publicaciones a través de los años $R^2=0,68$; $p<0,001$ (Fig.1). Este aumento significativo se ve claramente durante los últimos 10 años (periodo 2008-2017), donde se concentra el 81% de las publicaciones ($n=153$), frente al periodo 1997-2007 que sólo concentra el 19% ($n=36$ publicaciones) de la totalidad de las publicaciones (Fig. 2).

En cuanto a las tendencias espaciales de la producción científica realizada por país, Chile lidera la productividad científica con un 36,97% ($n=88$ publicaciones), seguido de Argentina con un 23,95% ($n=57$ publicaciones), esto durante los últimos 20 años. Los países que presentan una menor productividad científica relacionada al estudio de las invasiones en ecosistemas de montaña son Bolivia con un 5,48% ($n=13$ publicaciones) y Perú con un 5,98% ($n=14$ publicaciones) (Fig. 3).

Al realizar la clasificación por temáticas abordadas se determinó que un 18,48% de las publicaciones correspondían a primeros reportes sobre especies exóticas, seguido de un 16,38% de las publicaciones que estudian el efecto antrópico y sus implicancias sobre el establecimiento y llegada de especies exóticas. Finalmente, el estudio de las interacciones bióticas alcanza un 15,96% de las publicaciones, en donde

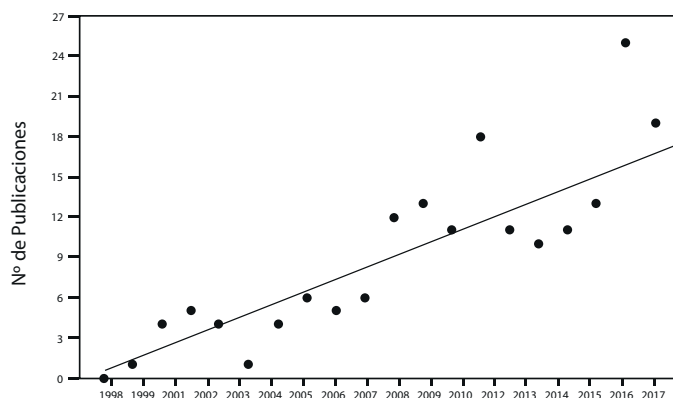


FIGURA 1. Número de publicaciones relacionadas con invasiones de plantas en los ecosistemas montañosos de los Andes a través del tiempo (1997-2017). / Number of publications related to plant invasions in mountain ecosystems in the Andes over time (1997-2017).

esta temática engloba tanto los procesos de facilitación de especies nativas sobre las especies exóticas y procesos competitivos de las especies exóticas sobre las nativas (Fig. 4). Los resultados indicaron que las temáticas menos abordadas

(<10%) fueron el estudio de los patrones de distribución de las especies tanto actuales como futuros, el impacto de las especies exóticas invasoras, el control de especies exóticas invasoras y el estudio de los factores abióticos asociado a el establecimiento y dispersión de las especies exóticas (Fig.4).

Finalmente se determinó que la mayor parte de los taxones exóticos que han sido estudiados corresponden a las familias Poaceae (29 especies), Fabaceae (13 especies) y Asteraceae (11 especies) (Fig. 5).

FACTORES QUE DETERMINAN EL PROCESO DE INVASIÓN EN LOS ECOSISTEMAS DE LOS ANDES

En cuanto a los procesos que determinan el proceso de invasión se identificó que existe una mayor profundización de los estudios que evalúan el efecto biótico y antrópico y una menor concentración de estudios que evalúan las variables de tipo abiótica (Figura 4, Anexo Tabla 2). Estos patrones se deben principalmente a que los factores abióticos se analizan de manera indirecta asociado a los patrones altitudinales que predominan en los ecosistemas de montaña (Pauchard *et al.* 2004a, 2004b, 2013, Dietz *et al.* 2006, Giorgis *et al.* 2011, Giraldo-Cañas 2010, Crespo-Pérez *et al.* 2011, McDougall *et al.* 2011, Paiaro *et al.* 2011, Seipel *et al.* 2012, Tecco *et al.* 2006, Taylor *et al.* 2016, Cuesta *et al.* 2017). Sin embargo, existen trabajos que han logrado identificar algunos parámetros específicos que explican los patrones de distribución de las especies exóticas en los ecosistemas andinos, ejemplos claros son altos contenidos de nitrógeno y su correlación con la presencia de *Taraxacum officinale* F.H Wigg. en montañas del centro-sur de Chile (Quiroz *et al.* 2009), además para esta misma especie se determinó que el pH, altos contenidos de fósforo y potasio también son relevantes para su establecimiento, principalmente en zonas de mayor elevación (Quiroz *et al.* 2011).

En cuanto a la importancia de la precipitación y temperatura, a modo general se ha determinado una preferencia de las especies exóticas a climas mediterráneos como también templados (Fuentes *et al.* 2015). En gradientes altitudinales de Argentina se ha observado que la riqueza de especies exóticas está asociada a zonas donde las precipitaciones anuales no superan los 800 mm al año (Torres *et al.* 2018). Por el contrario, la riqueza de especies exóticas en los Andes peruanos se asocia a zonas con un alto contenido hídrico y presencia de ríos (Thomas *et al.* 2010). En los Andes colombianos se han determinado resultados similares, donde altos valores de humedad y suelos que presentan altos niveles de intercambios de cationes Ca^{+2} , K^+ y Mg^{+2} se asocian a una mayor riqueza y abundancia de especies exóticas (Valencia *et al.* 2013).

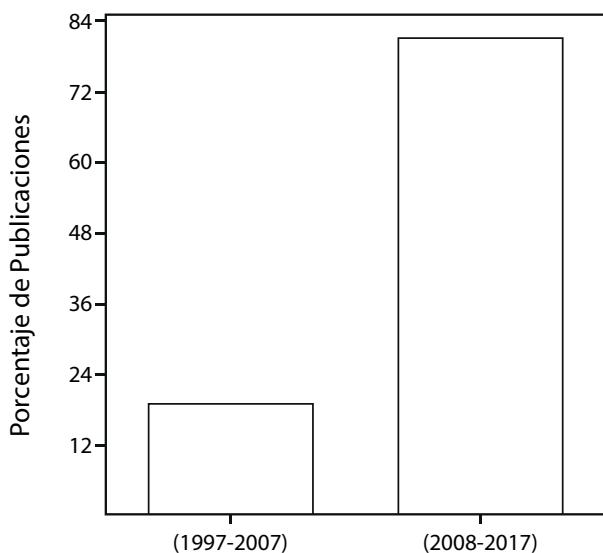


FIGURA 2. Comparación porcentual de las publicaciones relacionadas con invasiones de plantas en los ecosistemas montañosos de los Andes realizadas durante el periodo 1997-2007 y el periodo 2008-2017. / Percentage comparison of publications related to plant invasions in the mountain ecosystems of the Andes during the period 1997-2007 and the period 2008-2017.

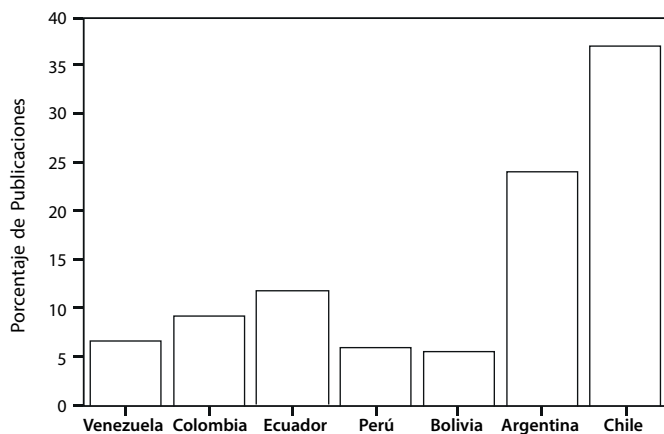


FIGURA 3. Porcentaje de publicaciones realizadas por país durante el periodo 1997-2017. / Percentage of publications made by country during the 1997-2017 period.

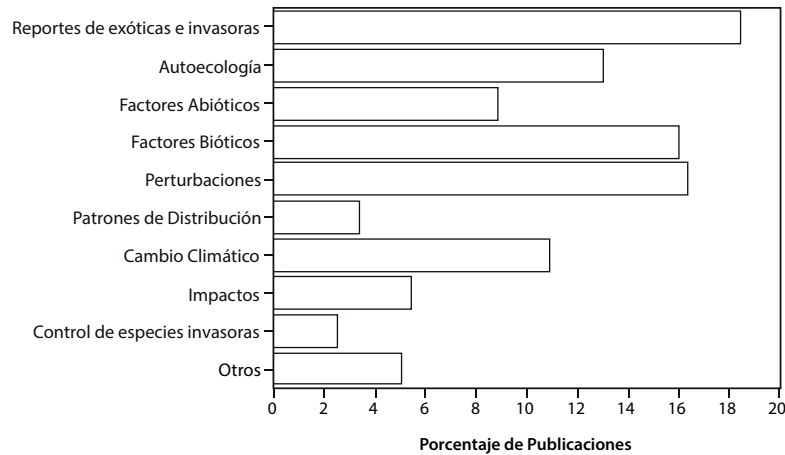


FIGURA 4. Porcentaje de publicaciones realizadas en los ecosistemas montañosos de los Andes clasificadas en 9 temáticas de investigación./ Percentage of publications made in the mountain ecosystems of the Andes classified in 9 research topics.

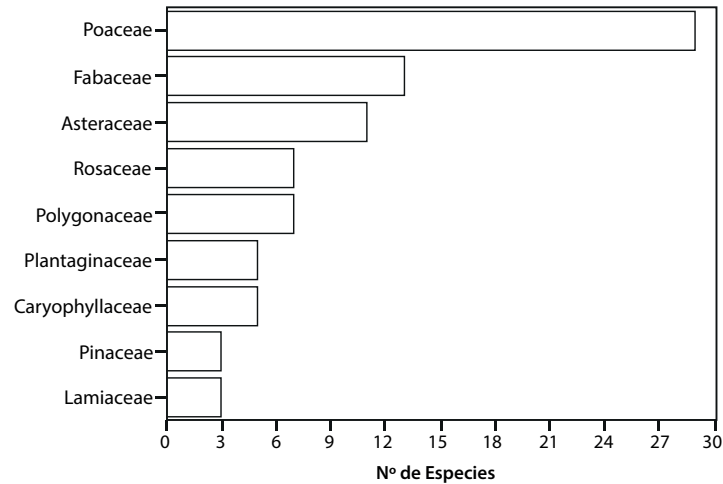


FIGURA 5. Número de especies exóticas identificadas en la totalidad de trabajos publicados para los ecosistemas montañosos de los Andes durante el periodo 1997-2017, clasificados a nivel de familia. / Number of exotic species identified in all works published for the mountain ecosystems of the Andes during the period 1997-2017, classified at the family level.

En relación con los factores bióticos, estos presentan distinta importancia en el gradiente altitudinal y son determinantes en el establecimiento de las especies exóticas (Pauchard *et al.* 2009). En zonas de baja elevación principalmente se observan interacciones de competencia entre las especies nativas y exóticas, donde se ha documentado que funcionan como un filtro ecológico para el establecimiento de las especies exóticas (Bulleri *et al.* 2008, Maestre *et al.* 2009). Ejemplos claros son la correlación entre el aumento de especies de plantas nativas y la consecuente disminución de especies exóticas que se dan en varios ecosistemas de los Andes (Seipel *et al.* 2012; McDougall *et al.* 2018, Haider *et al.* 2018). Además, se ha observado en los Andes argentinos que el aumento de roedores nativos funciona como una barrera biótica para el establecimiento

de *Gleditsia triacanthos* L. y *Robinia pseudoacacia* L. que son especies que invaden zonas de baja elevación (Muschetto *et al.* 2015).

Por otro lado, en zonas de mayor altitud la interacción biótica que explica la presencia de especies exóticas es la facilitación (Badano *et al.* 2007, Brooker *et al.* 2008, Arredondo-Núñez *et al.* 2009, Badano *et al.* 2015, Danet *et al.* 2017). Donde se ha identificado que la presencia de especies nodrizas modifica las condiciones microclimáticas y la frecuencia de polinizadores, favoreciendo los patrones de dispersión y establecimiento de especies exóticas en zonas de mayor elevación (Cavieres *et al.* 2005; 2007).

Algunos ejemplos de facilitación son la asociación entre las especies nativas *Laretia acaulis* (Cav) Gilles & Hook. y *Azorella monantha* Clos (especies nodrizas) y su efecto positivo

sobre la sobrevivencia de las especies *Cerastium arvense* L. y *T. officinale* en zonas de alta montaña en los Andes central (Cavieres *et al.* 2007, 2008). Por el contrario, *Pyracantha angustifolia*, (Franch.) C.K. Schneid una especie exótica en Argentina, ha demostrado tener efectos positivos sobre el reclutamiento y abundancia de especies arbóreas nativas en los Andes argentinos (Tecco *et al.* 2006).

Por otro lado, existen excepciones en cuanto a estos patrones, donde se ha documentado que la presencia de la especie facilitadora *Arenaria muscifformis* Triana & Planch en los Andes venezolanos no tiene efectos significativos sobre la sobrevivencia de la especie invasora *Rumex acetosella* L., por el contrario, esta última especie tiene efectos competitivos hacia las especies nativas que dominan estos ecosistemas (Llambí *et al.* 2018).

Finalmente existen efectos tanto negativos como positivos de las especies exóticas sobre patrones de polinización (Aizen *et al.* 2008, Carvallo *et al.* 2013, Montaldo *et al.* 2017). En cuanto a los efectos positivos se ha documentado que la presencia de especies exóticas en los Andes central que presentan flores llamativas, como el caso de *Lupinus arboreus* Sims, aumenta la frecuencia de polinizadores hacia la especie *Carduus pycnocephalus* L., lo que se traduce en un aumento de las capacidades reproductiva de esta especie (Molina-Montenegro *et al.* 2008). Por el contrario, se han documentado efectos negativos de la presencia de *T. officinale* sobre la producción de semillas y la frecuencia de visitas de polinizadores de las especies nativas *Hypochaeris thrincoides* (J. Remy) Reiche y *Perezia carthamoides* (D. Don) Hook. & Arn. en los Andes central (Muñoz & Cavieres 2008).

Dentro de los factores que determinan la invasión es importante destacar las propiedades intrínsecas de las especies invasoras, principalmente la plasticidad fenotípica que presentan tanto las especies herbáceas como arbóreas que permiten que estas especies colonicen todas las condiciones ambientales disponibles en el gradiente altitudinal (Molina-Montenegro *et al.* 2010). *T. officinale* ha sido una de las especies que han presentado una amplia plasticidad fenotípica que ha permitido invadir todo el gradiente altitudinal en los Andes Central en Chile (Molina-Montenegro *et al.* 2010; 2011; 2012; 2016), donde incluso es capaz de soportar temperatura bajo los -10°C (Sierra-Almeida *et al.* 2009). Otros ejemplos de especies que presentan amplia plasticidad fenotípica son las especies *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton y *Celtis australis* L., permitiéndoles ser especies dominantes en un amplio gradiente ambiental en los Andes argentinos (Zeballos *et al.* 2014).

Si bien un gran número de artículos estudian los factores que determinan la invasión (ver Material Suplementario), estos se han concentrado en el estudio del efecto antrópico, por lo

tanto, poner esfuerzos en comprender a fondo cuáles son los factores (principalmente abióticos y bióticos) que operan a distintas escalas espaciales a través del gradiente altitudinal es indispensable para el manejo y control de las especies exóticas, tomando en cuenta cómo estos factores variarán en importancia producto de los procesos de cambio global.

EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE EL PROCESO DE INVASIÓN EN ECOSISTEMAS DE LOS ANDES

Actualmente el estudio del efecto del cambio climático sobre los ecosistemas de los Andes es escaso y en muchos casos anecdóticos, ya que las variaciones topográficas complejas que presentan los Andes dificultan la simulación de escenarios climáticos por medio de modelos de circulación atmosférica (Anderson *et al.* 2011, Herzog *et al.* 2011). En base a esto la mayoría de las predicciones climáticas señaladas para los Andes han sido homologadas a las predicciones hechas para los ecosistemas polares (~ 0,34°C por década) (IPCC 2007). Las simulaciones climáticas bajo cambio climático han determinado que los aumentos de temperatura se intensificarán hacia zonas de mayor altitud (>4000 m s.n.m), este aumento de temperatura estará determinada principalmente por aumentos de la temperatura media nocturna de los ecosistemas montañosos de los Andes (Anderson *et al.* 2011). Debido al efecto del cambio climático sumado al aumento de la antropización en los ecosistemas de montaña, modelos de simulación han determinado que para el año 2080 aproximadamente 125 especies nativas podrían extinguirse en los Andes tropical (Seimon *et al.* 2009, Anderson *et al.* 2011, Herzog *et al.* 2011).

Así mismo, en los Andes tropical se han documentado aumentos de temperatura entre los rangos de los 0,66-1,3°C por década, muy superiores a los pronosticados por los modelos climáticos, además de aumentos de hasta un 15% en los patrones de precipitación anual (Insel *et al.* 2009, Marengo *et al.* 2011). Para los Andes central los patrones climáticos muestran aumentos significativos de temperatura y disminución en la precipitación, donde los parámetros indican aumentos de +0,23 - 0,40°C por década y disminución de la precipitación entre los -5 a -10 % por década (Rangecroft *et al.* 2013). Finalmente, las zonas patagónicas de la Cordillera de la Andes que comprende Chile y Argentina también están siendo afectadas por el cambio climático, donde los pronósticos indican aumentos de temperatura de +0,62°C por década y una disminución de un 12% en la precipitación por década (Vera *et al.* 2006).

Los efectos del cambio climático tendrán consecuencias directas sobre el derretimiento de los glaciares (Marengo *et al.* 2011), generando aumentos en la disponibilidad hídrica en las montañas, efectos negativos sobre la flora nativa adaptada

a las condiciones frías de estos ecosistemas, reduciendo la diversidad nativa (Anderson *et al.* 2011), además de cambiar los patrones de distribución altitudinales y en los patrones fenológicos de especies exóticas (Pauchard *et al.* 2009, Teller *et al.* 2016).

El fracaso en el establecimiento de especies exóticas está determinado por los factores abióticos del nuevo hábitat a colonizar (Alexander *et al.* 2016), es por esto, que el cambio climático eliminaría los filtros abióticos (principalmente a las bajas temperaturas y la baja disponibilidad hídrica) que históricamente han predominado en los ecosistemas de montaña, produciendo cambios en los patrones altitudinales de las especies exóticas que dominan los ecosistemas de baja elevación (O'Donnell *et al.* 2012). Actualmente para los Andes, la evaluación de los cambios en los patrones altitudinales de las especies exóticas basados en el efecto del cambio climático ha sido escasamente estudiado. La revisión bibliográfica evidenció que solo hay un trabajo que evalúa mediante modelos de distribución de especies y modelamiento de nicho como las especies *T. officinale* F.H. Wigg. y *Ulex europaeus* L., aumentarán sus rangos de distribución hacia zonas de mayor latitud (Patagonia Argentina) y zonas de mayor altitud (principalmente en los Andes central), asociado principalmente a aumentos en la precipitación y temperatura anuales (Hernández-Lambraño *et al.* 2017).

En ecosistemas alpinos el efecto del cambio climático sobre los patrones de distribución de las especies exóticas se ha estudiado con mayor profundidad. La realización de modelos de distribución para 48 especies invasoras de baja elevación en tres regiones (Suiza, Gales y Australia), proyectadas para dos escalas temporales 2050 y 2070, demostró que más del 50% de las especies invasoras de baja elevación (principalmente de especies tolerantes a bajas temperaturas y con afinidad a suelos con mayor disponibilidad hídrica) aumentarán sus rangos altitudinales para el año 2070, principalmente en zonas subalpinas (Petitpierre *et al.* 2016). Si bien, los autores discuten que estos modelos basados en cambio climático han resultado ser efectivos, es necesario involucrar datos antropogénicos y de cambio de uso de suelo para mejorar las predicciones de invasión en las zonas de alta montaña y en ecosistemas fríos en general (Petitpierre *et al.* 2016, Carboni *et al.* 2017, Klöner *et al.* 2017).

En los ecosistemas andinos, actualmente no existen investigaciones que evalúen el efecto del cambio climático sobre los procesos fenológicos de las especies exóticas, por lo que aún no se sabe si presentarán efectos positivos sobre los patrones de dispersión y establecimiento de especies exóticas. Tomando en cuenta experiencias realizadas en ecosistemas montañosos de Norteamérica, donde se estudió el efecto del cambio climático sobre la especie exótica *Carduus nutans* L.,

mediante el uso de OTC midieron el éxito de la dispersión y posterior establecimiento de esta especie invasora. Los resultados mostraron que existe un aumento significativo del 13% en el número de semillas liberadas por las plantas bajo el tratamiento de la OTC, además de una menor retención de propágulos en la planta madre (lo que aumentaría el éxito de la dispersión y colonización de esta especie) (Teller *et al.* 2016). Estos resultados podrían dar una idea general de cómo las especies exóticas que invaden ecosistemas de baja elevación en los Andes podrían ser favorecidas por el efecto del cambio climático asociada a cambios en los patrones de dispersión y éxito en el establecimiento, dando como resultado aumentos en sus rangos de invasión, principalmente hacia zonas de mayor elevación.

Generar modelos que permitan evaluar cómo las especies exóticas se redistribuirán bajo distintos escenarios de cambio climático es necesario desde un punto de vista conservativo, ya que permitiría generar protocolos de bioseguridad para manejar y controlar la futura presencia de especies exóticas en zonas de mayor altitud. Además, es necesario generar modelos de distribución que nos permitan identificar potenciales especies que se verían favorecidas por estos nuevos patrones climáticos. Por ejemplo, evaluar cómo el cambio climático favorecerá la presencia de especies de interés forestal como *Pinus radiata* D. Don y especies del género *Eucalyptus* L'Hér. en gradientes altitudinales de los Andes tropical (Young *et al.* 2011). Cómo en los Andes peruanos se modificarán los patrones de redistribución de la especie exótica invasora *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov hacia zonas de mayor altitud (Urbina & Benavides 2015). Evaluar cómo las especies *U. europaeus*, *Acacia dealbata* Link, *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, *Verbascum thapsus* L., que son especies dominantes en bosques de baja elevación en los Andes centro-sur, podrían potencialmente distribuirse hacia zonas de mayor altitud identificando qué efectos negativos tendrían sobre los cambios en las condiciones microclimáticas y sobre la comunidad biótica en zonas de mayor altitud (Pauchard *et al.* 2009, Haider *et al.* 2018).

PERTURBACIONES Y SU EFECTO SOBRE LA INVASIÓN DE PLANTAS EXÓTICAS EN LOS ECOSISTEMAS DE LOS ANDES

Como sabemos, los límites altitudinales de las plantas no necesariamente reflejan la tolerancia climática actual de las especies, sino otros factores entran en juego para determinar cómo las especies se distribuyen en gradientes altitudinales, como por ejemplo el tiempo de introducción de las especies, la velocidad con que las especies son dispersadas hacia mayor altitud y el nivel de perturbación (tanto natural como antrópico) que presentan los diferentes ecosistemas (Castro *et al.* 2005, Chacón & Cavieres 2008, Pauchard *et al.* 2009,

Peña-Gómez & Bustamante 2012). Es este último el factor que actualmente explica de mejor forma la presencia de especies exóticas en zonas de mayor elevación (Petryna *et al.* 2002, Paiaro *et al.* 2007, Pauchard *et al.* 2009, Pauchard & Jiménez 2010, Lembrechts *et al.* 2017).

Las perturbaciones se clasifican en dos grandes grupos, el primero son las perturbaciones naturales, las cuales históricamente han estado asociadas a zonas de mayor elevación (aluviones, erupciones volcánicas, etc.) caracterizándose por la remoción de la vegetación nativa y liberación de recursos (Pauchard *et al.* 2009). El segundo grupo son las perturbaciones antrópicas (carreteras, incendios, construcciones, agricultura, ganadería), que se asocian principalmente a zonas de baja elevación y se caracterizan por una mayor presión de propágulos y la adición de nutrientes al ecosistema (Pauchard *et al.* 2009, Jiménez *et al.* 2013, Lembrechts *et al.* 2017). Son estas últimas las que durante este último siglo se han estudiado en mayor profundidad, ya que existe una fuerte asociación entre la presencia de especies exóticas y mayores índices de perturbación (Lembrechts *et al.* 2017).

Las perturbaciones han sido evaluadas experimentalmente en ecosistemas montañosos andinos, donde se ha documentado que la remoción de la vegetación y adición de nutrientes son claves para explicar el establecimiento y crecimiento de especies exóticas (principalmente herbáceas) en gradientes altitudinales de los Andes subantárticos (Lembrechts *et al.* 2017). Resultados similares han sido encontrados en turberas andinas en los Andes peruanos, donde la adición de nutrientes y remoción de la vegetación circundante favorecen el establecimiento de la especie *P. clandestinum* (Urbina & Benavides 2015). Cuando hablamos sobre la adición de nutrientes principalmente nos referimos a un aumento en las concentraciones de nitrógeno (NO_3^-), donde estudios experimentales han encontrado una fuerte correlación entre el aumento en las concentraciones de nitrato y una mayor riqueza y abundancia de especies exóticas en los Andes central en Argentina (Pearson *et al.* 2018).

Procesos antrópicos como el aumento en la frecuencia de incendios, procesos de fragmentación y cambio uso de suelo han sido factores importantes principalmente en el establecimiento de especies exóticas, ya que existe una modificación de las condiciones microclimáticas y la dinámica de las comunidades vegetales que dominan en los ecosistemas montañosos de los Andes (Hofstede 2002, Bustamante *et al.* 2003, Keating 2007, Veldman *et al.* 2009, Thomas *et al.* 2010, 2011, Carilla *et al.* 2011, Raffaele *et al.* 2016). Ejemplos claros son la asociación entre una mayor frecuencia de incendios en los Andes argentinos y aumentos poblacionales de las especies exóticas del género *Pinus* (Raffaele *et al.* 2016), efectos similares se han encontrado en los Andes bolivianos, donde

los incendios han favorecido la llegada y establecimiento de especies forestales como *Eucaliptus globulus* Labill. y *P. radiata* y otras especies como *Sorghum halepense* (L.) Pers. y *Cynodon nlemfuensis* Vanderyst (Thomas *et al.* 2010).

En cuanto a los procesos de fragmentación y cambio de uso de suelo se ha observado en los Andes central (Chile) una correlación importante entre el aumento de la fragmentación de los bosques y el aumento en la riqueza de especies herbáceas (Rojas *et al.* 2011). Resultados similares se han identificado en los Andes centro-sur de Chile, donde los procesos de fragmentación de los bosques andinos han favorecido la expansión poblacional de la especie *U. europaeus* (Altamirano *et al.* 2016). Por otro lado, el cambio de uso de suelo en los Andes peruanos ha provocado un cambio vegetacional de paisajes dominados por pastizales de gramíneas nativas a ecosistemas dominados por especies exóticas arbóreas como *P. radiata* y *Pinus patula* Schltdl. & Cham (Raboin & Posner 2012).

Diversas actividades humanas, como la agricultura, transporte, turismo y comercio funcionan como vectores de dispersión, permitiendo que zonas alejadas y no perturbadas estén propensas a ser invadidas por especies exóticas (Wilson *et al.* 2009, Thomas *et al.* 2009, Jiménez *et al.* 2013, Mardones *et al.* 2005, Vásquez *et al.* 2015). Estudios han demostrado que existe una correlación entre la llegada y naturalización de especies exóticas con zonas de mayor flujo comercial, principalmente el flujo comercial existente entre Europa con el continente americano (Van Kleunen *et al.* 2015).

Por otro lado, las actividades turísticas y ganaderas que se realizan anualmente en los ecosistemas Andinos tienen efectos significativos en la remoción de la vegetación nativa (creación de senderos no señalizados y flujo de ganado) y han funcionado como vectores para propágulos de especies exóticas, además de modificar las condiciones ambientales de los ecosistemas andinos (Barros & Pickering 2014, Hofstede *et al.* 2002). Ejemplos de estos procesos han sido documentados para los Andes central en Argentina, donde la creación de senderos y remoción excesiva de vegetación nativa ha facilitado la llegada de especies exóticas como *T. officinale*, *R. acetocella* y *Trifolium repens* L. (Barros & Pickering 2014), mismos resultados han sido documentados para los Andes tropical (Hofstede *et al.* 2002).

Finalmente, uno de los principales agentes que se han estudiado en relación a la perturbación antrópica de los ecosistemas montañosos de los Andes ha sido la presencia de las carreteras (Pauchard *et al.* 2009, 2016, Alexander *et al.* 2016). Se ha determinado que la presencia de las carreteras genera cambios en la composición de las especies nativas, producen una fragmentación de los hábitats, provocan cambios en la ecología del suelo, cambios en la hidrología,

alteran el microclima e incrementan la disponibilidad de nutrientes y aumentan la presión de propágulos de especies exóticas (Lembrechts *et al.* 2016). Es por este motivo, que las carreteras han sido utilizadas como parte metodológica importante de varios estudios que buscan comprender los patrones de distribución de especies exóticas en gradientes altitudinales (Seipel *et al.* 2012, Jiménez *et al.* 2013). Algunos ejemplos sobre estos patrones de distribución de especies exóticas en base a la presencia de la carretera son los realizados en Ecuador (Sandoya *et al.* 2017), Bolivia (Fernández-Murillo *et al.* 2016), Chile central (Haider *et al.* 2018), Chile centro-sur (Pauchard & Alaback 2004, Haider *et al.* 2018, McDougall *et al.* 2018) y Argentina (Haider *et al.* 2018, McDougall *et al.* 2018).

Los patrones de estos análisis han demostrado que la riqueza y abundancia de las especies exóticas siempre es mayor en zonas perturbadas (borde de la carretera) en comparación con las zonas donde la perturbación es menor (áreas adyacentes a la carretera) (Seipel *et al.* 2012, Jiménez *et al.* 2013). Análisis globales (incluidos ecosistemas montañosos de Chile y Argentina) han indicado que la presencia de la carretera modifica los patrones de distribución altitudinales de las especies exóticas, donde parcelas que se encuentran perpendiculares a la carretera presentan una distribución lineal inversa, con una mayor riqueza de especies exóticas en zonas de baja elevación y una disminución gradual de la riqueza a medida que aumenta la altura. Por el contrario, la riqueza de especies exóticas en las parcelas perturbadas (carretera) presentan una distribución unimodal con un máximo de riqueza exóticas en zonas de mediana elevación y una disminución gradual de la riqueza con la altura (Haider *et al.* 2018).

Cómo determinamos los procesos de perturbación y su relación con la llegada y establecimiento de especies exóticas ha sido uno de los procesos que más se ha estudiado en relación con el proceso de invasión en los ecosistemas andinos (Fig. 4). Sin embargo, aún es necesario evaluar por ejemplo cómo las sinergias de los procesos antrópicos y el cambio climático potenciarán el proceso de invasión, principalmente en zonas de mayor altitud. La creación de modelos híbridos que incluyan tanto variables de cambio climático como variables antrópicas sería imprescindible para evaluar la potencialidad de las especies exóticas a establecerse en zonas de mayor altitud. Metodologías como las realizadas en especies exóticas en África que incluyen variables ambientales e índices de huella humana podrían aplicarse a especies que invaden los ecosistemas de baja elevación en los Andes y evaluar su potencialidad de dispersarse hacia zonas de mayor elevación (Terzano *et al.* 2018).

IMPACTOS DE LAS ESPECIES EXÓTICAS EN LOS ECOSISTEMAS DE LOS ANDES
El impacto de las especies exóticas en los ecosistemas

de los Andes no se ha abordado en profundidad debido a que en la mayoría de los bosques andinos el efecto de las especies exóticas no se ha considerado como un factor de preocupación en relación con la pérdida de biodiversidad (Garavito *et al.* 2012). Es bajo este contexto que no ha existido una profundización en determinar cuáles son los impactos que presentan estas especies en los ecosistemas andinos. Si bien es escasa la investigación de los impactos, existen estudios que han logrado determinar que la mayoría de los impactos se centran en la reducción de biodiversidad local, cambios en los cursos de agua, reducción de la materia orgánica, impactos en las interacciones bióticas e impactos en los servicios ecosistémicos.

En relación con la reducción de biodiversidad local, se ha determinado que la presencia de la especie herbácea *P. clandestinum* genera cambios importantes en la composición de especies nativas en turberas andinas de los Andes tropical, lo que ha provocado con el tiempo una homogeneización de biota nativa (Garavito *et al.* 2012). Además, provoca cambios en el flujo de agua y la escorrentía en las turberas, lo que ha tenido implicancias en el flujo hídrico que alimenta a las zonas urbanas en los Andes tropical (Garavito *et al.* 2012). Efectos similares se han documentado para la especie *P. contorta*, la cual genera una reducción de la flora nativa y cambios en las condiciones microclimáticas en gradientes altitudinales del sur de Chile (Franzese *et al.* 2017). Mismos resultados han sido reportados para las especies invasoras *Ligustrum lucidum* y *Morus sp.* en los Andes argentinos, determinando que reducen la humedad del suelo, producen cambios en el ciclaje de nutrientes, además de reducir las tasas de descomposición de hojarasca (Aragón *et al.* 2014).

Por otro lado, se ha determinado que las plantaciones de especies exóticas que crecen por sobre los 3000-4000 m s.n.m. presentan una tendencia general de reducir el contenido hídrico y disminuir el nivel de materia orgánica (Hofstede *et al.* 2002). Resultados similares han sido observados en los Andes ecuatorianos, donde la presencia de las especies *P. radiata* y *P. patula* ha generado cambios hidrológicos importantes, reduciendo casi un 16% de la prestación de estos servicios a las comunidades locales que habitan estos ecosistemas (Balthazar *et al.* 2015). En los Andes colombianos se ha determinado que *P. radiata* también reduce el reclutamiento y regeneración de especies arbóreas nativas de estos bosques montanos (Cavelier & Santos 1999). Así mismo, la presencia de especies del género *Pinus* que invaden bosques andinos en Argentina ha provocado un cambio en la estructura filogenética de hongos nativos, además de reducir la riqueza de hongos arbusculares de las especies nativas, lo que tiene implicancias directas sobre el establecimiento y crecimiento de las especies nativas (Gazol *et al.* 2016).

Otros tipos de impactos que han sido documentados son los impactos sobre la riqueza de aves en ecosistemas andinos colombianos invadidos por *U. europaeus*, donde la dominancia de esta especie reduce la riqueza de especies de arbustos nativos que sirven de alimentos para las especies de aves nativas *Turdus fuscater* y *Colaptes rivolii* (Amaya-Villarreal & Renjifo 2010). Finalmente, en estos mismos ecosistemas se ha determinado que la presencia de plantaciones exóticas del género *Pinus* ha generado un impacto significativo sobre la riqueza y abundancia de especies de artrópodos, disminuyendo las tasas de descomposición de hojarasca y reducción de la materia orgánica de estos ecosistemas (León-Gamboa *et al.* 2010).

Queda en evidencia que es necesario potenciar aquella investigación que permita identificar cuáles son los impactos que desencadenan las especies exóticas tanto sobre la biodiversidad local y los servicios ecosistémicos, principalmente de estudios que analicen especies que sean altamente invasivas. Comprender a fondo estos impactos es de suma importancia, tomando en cuenta que los ecosistemas de los Andes prestan una serie de servicios ecosistémicos que pueden ser potencialmente reducidos con una mayor riqueza de especies exóticas en zonas de mayor altitud.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en la revisión evidenciaron un aumento significativo durante los últimos 10 años en el número de publicaciones que centran sus objetivos en el estudio del proceso de invasión en los ecosistemas de los Andes. Si bien este aumento es importante, consideramos que aún es necesario potenciar la investigación en ecosistemas de los Andes tropicales y centrales ya que como se pudo observar Chile y Argentina concentraban más del 50% de las publicaciones realizadas durante las últimas dos décadas.

Los resultados de las temáticas más estudiadas permitieron orientar de mejor manera cuáles serían las áreas que se debe considerar potenciar durante los próximos 10 años. Por lo tanto, potenciar investigaciones que busquen evaluar el impacto de las especies exóticas, además de investigaciones que busquen generar protocolos de control y manejo de especies invasoras son importantes, considerando los futuros escenarios de cambio global que afectarán a los ecosistemas montañosos de los Andes.

Si bien se identificaron patrones importantes sobre los futuros escenarios de cambio climático para los Andes, estos se concentran principalmente para los Andes tropical, por lo tanto, generar mejores modelos climáticos para los Andes central y subantárticos es necesario para comprender más a fondo cómo las especies exóticas responderán a estos

cambios ambientales. Por otro lado, generar simulaciones experimentales de cambio climático ya sea en laboratorio como en terreno ayudaría a comprender cómo cambiarán los patrones de dispersión, fenología y establecimiento de especies exóticas en zonas de mayor elevación. Bajo este concepto, consideramos importante replicar los estudios experimentales desarrollados en Norte América para la especie *Carduus nutans* L. (Teller *et al.* 2016); y los desarrollados para las especies *Solidago canadensis* L. y *Bidens frondosa* L. en China (Cao *et al.* 2018), para las especies exóticas que dominan los ecosistemas montañosos de los Andes.

Como analizamos el estudio de los patrones de distribución de especies exóticas a través de zonas perturbadas (carreteras) se ha concentrado en países como Chile, Argentina y Ecuador. Bajo este contexto es necesario replicar estas metodologías de trabajo a los demás ecosistemas montañosos andinos como Perú, Bolivia, Venezuela y Colombia. Una aproximación sería adoptar la metodología de investigación de la Red MIREN (Mountain Invasion Research Network <http://www.mountaininvasions.org>), la cual permitiría homogeneizar y obtener patrones generales de distribución de especies exóticas tanto en ecosistemas Andinos como Alpinos.

Como se observó existen estudios que evalúan el efecto del cambio climático y la antropización de forma separada sobre el proceso de invasión. Consideramos que es necesario comprender como las sinergias que ocurrirán entre el cambio climático y la presión antrópica afectarán las distintas fases del proceso de invasión en los ecosistemas montañosos de los Andes. Es por esto que generar modelos híbridos que permitan enlazar ambos factores ayudaría a generar importantes avances en lo que son la generación de protocolos de bioseguridad y mejores prácticas de control de especies exóticas, lo que permitiría anticipar la invasión de especies exóticas en los ecosistemas Andinos.

Finalmente consideramos que es necesario evaluar en profundidad los impactos de las especies exóticas sobre las comunidades de especies nativas y servicios ecosistémicos, principalmente en ecosistemas de mayor elevación, que es donde los impactos aún no han sido cuantificados. Recomendamos concentrar estos estudios en los ecosistemas andinos de Chile, Argentina, Bolivia y Perú, debido a que son los que concentran menos estudios de impactos de especies exóticas.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la red MIREN por las discusiones y el trabajo en el cual se basa este artículo y el financiamiento de los proyectos CONICYT PIA APOYO CTE AFB170008, FONDECYT 1180205, y beca doctoral 375957.

REFERENCIAS

- Aizen, M.A., Morales, C.L., Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS biology* 6(2): 31.
- Alexander, J., Diez, J.M., Hart, S.P., Levine, J.M. 2016. When climate reshuffles competitors: a call for experimental macroecology. *Trends in Ecology & Evolution* 31(11): 831-841.
- Altamirano, A., Cely, J.P., Etter, A., Miranda, A., Fuentes-Ramírez, A., Acevedo, P., Vargas, R. 2016. The invasive species *Ulex europaeus* (Fabaceae) shows high dynamism in a fragmented landscape of south-central Chile. *Environmental monitoring and assessment* 188(8): 495.
- Amaya-Villarreal, Á.M., Renjifo, L. M. 2010. Efecto del retamo espinoso (*Ulex europaeus*) sobre las aves de borde en un bosque altoandino. *Ornitología Colombiana* (10): 11-25.
- Anderson, E.P., Marengo, J., Villalba, R., Halloy, S., Young, B., Cordero, D., Ruiz, D. 2011. Consequences of climate change for ecosystems and ecosystem services in the tropical Andes. S.K Herzog, R. Martínez, P.M Jørgensen y H. Tiessen (comps.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. São José dos Campos y París: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente 1-19 pp.
- Aragón, R., Montti, L., Ayup, M.M., Fernández, R. 2014. Exotic species as modifiers of ecosystem processes: Litter decomposition in native and invaded secondary forests of NW Argentina. *Acta Oecologica* (54):21-28.
- Arredondo-Núñez, A., Badano, E., Bustamante, R. 2009. How beneficial are nurse plants? A meta-analysis of the effects of cushion plants on high-Andean plant communities. *Community Ecology* 10(1): 1-6.
- Badano, E.I., Bustamante, R.O., Villarreal, E., Marquet, P.A., Cavieres, L. A. 2015. Facilitation by nurse plants regulates community invasibility in harsh environments. *Journal of Vegetation Science* 26(4): 756-767.
- Badano, E.I., Villarreal, E., Bustamante, R.O., Marquet, P.A., Cavieres, L.A. 2007. Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. *Journal of Ecology* 95(4): 682-688.
- Balthazar, V., Vanacker, V., Molina, A., Lambin, E. F. 2015. Impacts of forest cover change on ecosystem services in high Andean mountains. *Ecological Indicators* 48: 63-75.
- Barros, A., Monz, C., Pickering, C. 2015. Is tourism damaging ecosystems in the Andes? Current knowledge and an agenda for future research. *Ambio* 44(2): 82- 98.
- Barros, A., Pickering, C.M. 2014. Non-native plant invasion in relation to tourism use of Aconcagua Park, Argentina, the highest protected area in the Southern Hemisphere. *Mountain Research and Development* 34(1): 13-26.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Armas, C. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96(1): 18-34.
- Bulleri, F., Bruno, J.F., Benedetti-Cecchi, L. 2008. Beyond competition: incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *PLoS biology* 6(6): 162.
- Bustamante, R.O., Serey, I.A., Pickett, S.T.A. 2003. Forest fragmentation, plant regeneration and invasion processes across edges in central Chile. In: Bradshaw, G.A., Marquet P.A. (eds.), *How landscapes change*. pp. 145-160. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Cao, Y., Xiao, Y.A., Zhang, S., Hu, W. 2018. Simulated warming enhances biological invasion of *Solidago canadensis* and *Bidens frondosa* by increasing reproductive investment and altering flowering phenology pattern. *Scientific reports* 8(1): 16073.
- Carboni, M., Guéguen, M., Barros, C., Georges, D., Boulangeat, I., Douzet, R., Bosssdorf, O. 2017. Simulating plant invasion dynamics in mountain ecosystems under global change scenarios. *Global Change Biology* 24(1): 289-302.
- Carilla, J., Aragón, R., Gurvich, D.E. 2011. Fire and grazing differentially affect aerial biomass and species composition in Andean grasslands. *Acta ecologica* 37(4): 337-345.
- Carvalho, G.O., Medel, R., Navarro, L. 2013. Assessing the effects of native plants on the pollination of an exotic herb, the blueweed *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Arthropod-Plant Interactions* 7(5): 475-484.
- Castro, S.A., Figueroa, J.A., Muñoz-Schick, M., Jaksic, F.M. 2005. Minimum residence time, biogeographical origin, and life cycle as determinants of the geographical extent of naturalized plants in continental Chile. *Diversity and Distributions* 11(3): 183-191.
- Cavelier, J., Santos, C. 1999. Efectos de plantaciones abandonadas de especies exóticas y nativas sobre la regeneración natural de un bosque montano en Colombia. *Revista de Biología Tropical* 47(4): 775-784.
- Cavieres, L.A., Quiroz, C.L., Molina-Montenegro, M.A., Muñoz, A.A., Pauchard, A. 2005. Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7(3): 217-226.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-Almeida, A., Molina-Montenegro, M.A. 2007. Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39(2): 229-236.
- Cavieres, L.A., Quiroz, C.L., Molina-Montenegro, M.A. 2008. Facilitation of the non-native *Taraxacum officinale* by native nurse cushion species in the high Andes of central Chile: are there differences between nurses? *Functional*

- Ecology 22(1): 148-156.
- Chacón, P., Cavieres, L.A. 2008. Recovery of alpine plants after a severe human disturbance in the Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40(4): 617-623.
- Change, I.C. 2007. The physical science basis. Contribution of working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 996.
- Crespo-Pérez, V., Rebaudo, F., Silvain, J.F., Dangles, O. 2011. Modeling invasive species spread in complex landscapes: the case of potato moth in Ecuador. *Landscape ecology* 26(10): 1447-1461.
- Cuesta, F., Muriel, P., Llambí, L.D., Halloy, S., Aguirre, N., Beck, S., Gámez, L.E. 2017. Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography* 40(12): 1381-1394.
- Danet, A., Kéfi, S., Meneses, R.I., Anthelme, F. 2017. Nurse species and indirect facilitation through grazing drive plant community functional traits in tropical alpine peatlands. *Ecology and evolution* 7(24): 11265-11276.
- Dietz, H., Kueffer, C., Parks, C.G. 2006. MIREN: a new research network concerned with plant invasion into mountain areas. *Mountain Research and Development* 26(1): 80-82.
- Fernández-Murillo, M. P., Rico, A., Kindlmann, P. 2015. Exotic plants along roads near La Paz, Bolivia. *Weed Research* 55(6): 565-573.
- Franzese, J., Urrutia, J., García, R. A., Taylor, K., Pauchard, A. 2017. Pine invasion impacts on plant diversity in Patagonia: invader size and invaded habitat matter. *Biological Invasions* 19(3): 1015-1027.
- Fuentes, N., Saldaña, A., Kühn, I., Klotz, S. 2015. Climatic and socio-economic factors determine the level of invasion by alien plants in Chile. *Plant Ecology & Diversity* 8(3): 371-377.
- Gaertner, M., Biggs, R., Te Beest, M., Hui, C., Molofsky, J., Richardson, D. M. 2014. Invasive plants as drivers of regime shifts: identifying high-priority invaders that alter feedback relationships. *Diversity and Distributions* 20(7): 733-744.
- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C.H., Boulangeat, I., Thuiller, W. 2010. Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Diversity and Distributions* 16(3): 331-342.
- Garavito, N.T., Álvarez, E., Caro, S.A., Murakami, A.A., Blundo, C., Espinoza, T. B., León, B. 2012. Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Revista Ecosistemas* (21):1-2.
- Gazol, A., Zobel, M., Cantero, J.J., Davison, J., Esler, K.J., Jairus, T., Moora, M. 2016. Impact of alien pines on local arbuscular mycorrhizal fungal communities—evidence from two continents. *FEMS microbiology ecology* 92(6): 1-14.
- Giorgis, M.A., Tecco, P.A., Cingolani, A.M., Renison, D., Marcora, P., Paiaro, V. 2011. Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions* 13(6): 1423-1434.
- Giraldo-Cañas, D. 2010. Distribution and invasion of C 3 and C 4 grasses (Poaceae) along an altitudinal gradient in the Andes of Colombia. *Caldasia* 1 (32): 65-86.
- Haider, S., Kueffer, C., Bruelheide, H., Seipel, T., Alexander, J. M., Rew, L.J., Naylor, B.J. 2018. Mountain roads and non-native species modify elevational patterns of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography* 27(6): 667-678.
- Hernández-Lambráño, R.E., González-Moreno, P., Sánchez-Agudo, J. Á. 2017. Towards the top: niche expansion of *Taraxacum officinale* and *Ulex europaeus* in mountain regions of South America. *Austral Ecology* 42(5): 577-589.
- Herzog, S.K., Martínez, R., Jørgensen, P.M., Tiessen, H. 2011. Climate change and biodiversity in the tropical Andes. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), 348 pp.
- Hofstede, R.G., Groenendijk, J.P., Coppus, R., Fehse, J.C., Sevink, J. 2002. Impact of pine plantations on soils and vegetation in the Ecuadorian high Andes. *Mountain Research and Development* 22(2): 159-168.
- Insel, N., Poulsen, C.J., Ehlers, T.A. 2009. Influence of the Andes Mountains on South American moisture transport, convection, and precipitation. *Climate Dynamics* 35(7): 1477-1492.
- Jiménez, A., Pauchard, A., Marticorena, A., Bustamante, R.O. 2013. Patrones de distribución de plantas introducidas en áreas silvestres protegidas y sus áreas adyacentes del centro-sur de Chile. *Gayana. Botánica* 70(1): 110-120.
- Keating, P.L. 2007. Fire ecology and conservation in the high tropical Andes: observations from northern Ecuador. *Journal of Latin American Geography* 6(1): 43-62.
- Klonner, G., Dullinger, I., Wessely, J., Bossdorf, O., Carboni, M., Dawson, W., Kreft, H. 2017. Will climate change increase hybridization risk between potential plant invaders and their congeners in Europe? *Diversity and Distributions* 23(8): 934-943.
- Körner, C., Paulsen, J., Spehn, E.M. 2011. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany* 121(2): 73.
- Lembrechts, J.J., Alexander, J.M., Cavieres, L.A., Haider, S., Lenoir, J., Kueffer, C., Rew, L.J. 2017. Mountain roads shift native and non-native plant species' ranges. *Ecography* 40(3): 353-364.
- Lembrechts, J.J., Milbau, A., Nijs, L. 2014. Alien roadside species more easily invade alpine than lowland plant communities in a subarctic mountain ecosystem. *PLoS one* 9(2): 102-109.

- Lembrechts, J.J., Pauchard, A., Lenoir, J., Núñez, M.A., Geron, C., Ven, A., Milbau, A. 2016. Disturbance is the key to plant invasions in cold environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(49): 14061-14066.
- León-Gamboa, A.L., Ramos, C., García, M.R. 2010. Efecto de plantaciones de pino en la artropofauna del suelo de un bosque Altoandino. *Revista de Biología Tropical* 58(3): 1031-1048.
- Llambí, L.D., Hupp, N., Sáez, A., Callaway, R. 2018. Reciprocal interactions between a facilitator, natives, and exotics in tropical alpine plant communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* (30): 82-88.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C. J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97(2): 199-205.
- Mardones, D., Fuentes, N., Saldaña, A. 2015. Comparación de la severidad de invasión asociada a caminos con diferentes niveles de perturbación en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Gayana Botánica* 72(2): 221-230.
- Marengo, J.A., Pabón, J.D., Díaz, A., Rosas, G., Ávalos, G., Montealegre, E., Rojas, M. 2011. Climate change: evidence and future scenarios for the Andean region. In: Herzog, S., Martínez, R., Jorgensen, P., Tiessen, H. *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Chapter: 7. 110-127. IAI - SCOPE UNESCO, Paris, France.
- McDougall, K.L., Khuroo, A.A., Loope, L.L., Parks, C.G., Pauchard, A., Reshi, Z.A., Kueffer, C. 2011. Plant invasions in mountains: global lessons for better management. *Mountain Research and Development* 31(4): 380-388.
- McDougall, K.L., Lembrechts, J., Rew, L.J., Haider, S., Cavieres, L.A., Kueffer, C., Seipel, T. 2018. Running off the road: roadside non-native plants invading mountain vegetation. *Biological Invasions* 20(12): 3461-3473.
- Molina-Montenegro, M.A., Atala, C., Gianoli, E. 2010. Phenotypic plasticity and performance of *Taraxacum officinale* (dandelion) in habitats of contrasting environmental heterogeneity. *Biological Invasions* 12(7): 2277-2284.
- Molina-Montenegro, M.A., Badano, E.I., Cavieres, L.A. 2008. Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the 'magnet species' concept with invasive species. *Oikos* 117(12): 1833-1839.
- Molina-Montenegro, M.A., Del Pozo, A., Gianoli, E. 2016. Ecophysiological basis of the Jack-and-Master strategy: *Taraxacum officinale* (dandelion) as an example of a successful invader. *Journal of Plant Ecology* 11(1): 147-157.
- Molina-Montenegro, M.A., Peñuelas, J., Munné-Bosch, S., Sardans, J. 2012. Higher plasticity in ecophysiological traits enhances the performance and invasion success of *Taraxacum officinale* (dandelion) in alpine environments. *Biological Invasions* 14(1): 21-33.
- Molina-Montenegro, M.A., Quiroz, C.L., Torres-Díaz, C., Atala, C. 2011. Functional differences in response to drought in the invasive *Taraxacum officinale* from native and introduced alpine habitat ranges. *Plant Ecology & Diversity* 4(1):37-44.
- Montaldo, N.H., Mantese, A.I., Roitman, G.G. 2017. Sistema reproductivo y polinización de especies leñosas en una selva subtropical invadida por plantas exóticas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 52(4): 675-687.
- Muñoz, A.A., Cavieres, L.A. 2008. The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology* 96(3): 459-467.
- Muschetto, E., Mazia, N., Cueto, G.R., Busch, M. 2015. Are rodents a source of biotic resistance to tree invasion in Pampean grasslands? Tree seed consumption under different conditions. *Austral Ecology* 40(3): 255-266.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853.
- O'Donnell, J., Gallagher, R.V., Wilson, P.D., Downey, P.O., Hughes, L., Leishman, M.R. 2012. Invasion hotspots for non-native plants in Australia under current and future climates. *Global Change Biology* 18(2): 617-629.
- Paíaro, V., Cabido, M., Pucheta, E. 2011. Altitudinal distribution of native and alien plant species in roadside communities from central Argentina. *Austral Ecology* 36(2): 176-184.
- Paíaro, V., Mangeaud, A., Pucheta, E. 2007. Alien seedling recruitment as a response to altitude and soil disturbance in the mountain grasslands of central Argentina. *Plant Ecology* 193(2): 279-291.
- Pauchard, A., Alaback, P. B. 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile. *Conservation Biology* 18(1): 238-248.
- Pauchard, A., Jiménez, A. 2010. Invasiones de plantas exóticas en áreas protegidas: entendiendo un proceso. *Revista Parques* (1): 1-9.
- Pauchard, A., Cavieres, L. A., Bustamante, R. O. 2004a. Comparing alien plant invasions among regions with similar climates: where to from here? *Diversity and Distributions* 10(6): 371-375.
- Pauchard, A., Cavieres, L., Bustamante, R., Becerra, P., Rapoport, E. 2004b. Increasing the understanding of plant invasions in southern South America: first symposium on Alien Plant Invasions in Chile. *Biological Invasions* 6(2): 255-257.
- Pauchard, A., Fuentes, N., Jiménez, A., Bustamante, R., Marticorena, A. 2013. Alien plants homogenise protected areas: evidence from the landscape and regional scales in south central Chile. In: Foxcroft, L.C., Pyšek, P., Richardson, D.M., Genovesi, P. (eds.), *Plant Invasions in Protected Areas Patterns, Problems and Challenges*. pp. 191-208. Springer, Dordrecht.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J., Jakobs, G. 2009. Ain't no mountain

- high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7(9): 479-486.
- Pauchard, A., Milbau, A., Albiñ, A., Alexander, J., Burgess, T., Daehler, C., Haider, S. 2016. Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation. *Biological Invasions* 18(2): 345-353.
- Pearson, D.E., Ortega, Y.K., Villarreal, D., Lekberg, Y., Cock, M. C., Eren, Ö., Hierro, J. L. 2018. The fluctuating resource hypothesis explains invasibility, but not exotic advantage following disturbance. *Ecology* 99(6): 1296-1305.
- Peña-Gómez, F.T., Bustamante, R.O. 2012. Life history variation and demography of the invasive plant *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae), in two altitudinal extremes, Central Chile. *Gayana Botanica* 69(1): 113.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Särkinen, T., Lewis, G.P., Klitgaard, B.B., Hughes, C. E. 2010. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(31): 13783-13787.
- Petitpierre, B., McDougall, K., Seipel, T., Broennimann, O., Guisan, A., Kueffer, C. 2016. Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? *Ecological Applications* 26(2): 530-544.
- Petryna, L., Moora, M., Nuñez, C.O., Cantero, J.J., Zobel, M. 2002. Are invaders disturbance-limited? Conservation of mountain grasslands in Central Argentina. *Applied Vegetation Science* 5(2): 195-202.
- Quiroz, C. L., Cavieres, L. A., Pauchard, A. 2011. Assessing the importance of disturbance, site conditions, and the biotic barrier for dandelion invasion in an Alpine habitat. *Biological Invasions* 13(12): 2889-2899.
- Quiroz, C.L., Choler, P., Baptist, F., González-Teuber, M., Molina-Montenegro, M.A., Cavieres, L.A. 2009. Alpine dandelions originated in the native and introduced range differ in their responses to environmental constraints. *Ecological Research* 24(1): 175-183.
- Raboin, M.L., Posner, J.L. 2012. Pine or pasture? Estimated costs and benefits of land use change in the Peruvian Andes. *Mountain Research and Development* 32(2): 158-169.
- Raffaele, E., Núñez, M.A., Eneström, J., Blackhall, M. 2016. Fire as mediator of pine invasion: evidence from Patagonia, Argentina. *Biological Invasions* 18(3): 597-601.
- Rangecroft, S., Harrison, S., Anderson, K., Magrath, J., Castel, A. P., Pacheco, P. 2013. Climate change and water resources in arid mountains: an example from the Bolivian Andes. *Ambio* 42(7): 852-863.
- Rojas, I., Becerra, P., Gálvez, N., Laker, J., Bonacic, C., Hester, A. 2011. Relationship between fragmentation, degradation and native and exotic species richness in an Andean temperate forest of Chile. *Gayana Botánica* 68(2): 163.
- Sandoya, V., Pauchard, A., Cavieres, L.A. 2017. Natives and non-natives plants show different responses to elevation and disturbance on the tropical high Andes of Ecuador. *Ecology and Evolution* 7(19): 7909-7919.
- Seimon, A., Yager, K., Seimon, T., Schmidt, S., Grau, A., Beck, S., Halloy, S. 2009. Changes in biodiversity patterns in the high Andes-understanding the consequences and seeking adaptation to global change. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 7: 173-183.
- Seipel, T., Kueffer, C., Rew, L.J., Daehler, C.C., Pauchard, A., Naylor, B.J., Cavieres, L.A. 2012. Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world. *Global Ecology and Biogeography* 21(2): 236-246.
- Sierra-Almeida, A., Cavieres, L.A., Bravo, L.A. 2009. Freezing resistance varies within the growing season and with elevation in high-Andean species of central Chile. *New Phytologist* 182(2): 461-469.
- Taylor, K.T., Maxwell, B.D., Pauchard, A., Núñez, M.A., Peltzer, D.A., Terwei, A., Rew, L.J. 2016. Drivers of plant invasion vary globally: evidence from pine invasions within six ecoregions. *Global Ecology and Biogeography* 25(1): 96-106.
- Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Díaz, S., Pérez-Harguindeguy, N., Cabido, M. 2006. Positive interaction between invasive plants: the influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology* 31(3): 293-300.
- Tecco, P.A., Pais-Bosch, A.I., Funes, G., Marcora, P.I., Zeballos, S.R., Cabido, M., Urcelay, C. 2015. Mountain invasions on the way: are there climatic constraints for the expansion of alien woody species along an elevation gradient in Argentina? *Journal of Plant Ecology* 9(4): 380-392.
- Teller, B.J., Zhang, R., Shea, K. 2016. Seed release in a changing climate: initiation of movement increases spread of an invasive species under simulated climate warming. *Diversity and Distributions* 22(6): 708-716.
- Terzano, D., Kotzé, I., Marais, C., Cianciullo, S., Farcomeni, A., Caroli, P., Attorre, F. 2018. Environmental and anthropogenic determinants of the spread of alien plant species: insights from South Africa's quaternary catchments. *Plant Ecology*, 219(3): 277-297.
- Thomas, E., Damme, P., Van Goetghebeur, P. 2010. Some factors determining species diversity of prepuna and puna vegetations in a Bolivian Andes region. *Plant Ecology and Evolution* 143(1): 31-42.
- Thomas, E., Douterlungne, D., Vandebroek, I., Heens, F., Goetghebeur, P., Van Damme, P. 2011. Human impact on wild firewood species in the rural Andes community of Apillapampa, Bolivia. *Environmental Monitoring and Assessment* 178(4): 333-347.
- Thomas, E., Vandebroek, I., Van Damme, P., Goetghebeur, P., Douterlungne, D., Sanca, S., Arrazola, S. 2009. The relation between accessibility, diversity and indigenous valuation of vegetation in the Bolivian Andes. *Journal of Arid Environments* 73(9): 854-861.

- Torres, A., Alarcón, P., Rodríguez-Cabal, M., Núñez, M. 2018. Secondary Invasions Hinder the Recovery of Native Communities after the Removal of Nonnative Pines Along a Precipitation Gradient in Patagonia. *Forests* 9(7): 394.
- Urbina, J.C., Benavides, J. C. 2015. Simulated small scale disturbances increase decomposition rates and facilitates invasive species encroachment in a high elevation tropical Andean peatland. *Biotropica* 47(2): 143-151.
- Valencia, J., Lassaletta, L., Velázquez, E., Nicolau, J. M., Gómez-Sal, A. 2013. Factors Controlling Compositional Changes in a Northern Andean Páramo (La Rusia, Colombia). *Biotropica* 45(1): 18-26.
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E., Antonova, L. 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525(7567): 100.
- Vásquez, D. L., Balslev, H., Sklenář, P. 2015. Human impact on tropical-alpine plant diversity in the northern Andes. *Biodiversity and Conservation* 24(11): 2673-2683.
- Veldman, J.W., Mostacedo, B., Pena-Claros, M., Putz, F.E. 2009. Selective logging and fire as drivers of alien grass invasion in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258(7): 1643-1649.
- Vera, C., Silvestri, G., Liebmann, B., González, P. 2006. Climate change scenarios for seasonal precipitation in South America from IPCC-AR4 models. *Geophysical Research Letters* 33(13): 1-4.
- Wilson, J.R., Dormontt, E.E., Prentis, P.J., Lowe, A.J., Richardson, D.M. 2009. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology & Evolution* 24(3): 136-144.
- Young, B.E., Young, K.R., Josse, C. 2011. Vulnerability of Tropical Andean Ecosystems to Climate Change. In: Foxcroft, L.C., Pyšek, P., Richardson, D.M., Genovesi, P. (eds.), *Plant Invasions in Protected Areas Patterns, Problems and Challenges*. pp. 170-181. Springer, Dordrecht.
- Young, K.R., Ulloa, C.U., Luteyn, J.L., Knapp, S. 2002. Plant evolution and endemism in Andean South America: an introduction. *The Botanical Review* 68(1): 4-21.
- Zeballos, S.R., Tecco, P.A., Cabido, M., Gurvich, D.E. 2014. Woody species composition in invaded communities from mountains of central Argentina: their relations with local environmental factors. *Revista de Biología Tropical* 62(4): 1549-1563.

Anexo: Tabla 1

Ecosistema objetivo	Concepto "Planta"	País
Andes	Planta	Chile
Andean	Plant	Argentina
Cordillera	Hierbas	Ecuador
Mountain range	Herb	Colombia
Montaña	Invasiva	Venezuela
Mountain	Invasive	Perú
Altitud	Exótica	Bolivia
Altitude	Exotic	
Elevación	Invasiones biológicas	
Elevation	Biological invasion	
Gradiente altitudinal	Hierbas invasoras	
Altitudinal Gradient	Invasive herb	
Gradiente de elevación	Planta exótica	
Elevation Gradient	Exotic plant	
Andes tropical	Hierba exótica	
Tropical Andes	Exotic herb	
Ecosistemas andinos	Especies invasoras	
Andes Ecosystem	Invasive species	
Ecosistemas alpinos	Plantas alpinas tropicales	
Alpine Ecosystem	Tropical alpine plant	

Received: 26.01.2018
 Accepted: 29.07.2019