

UCH-FC  
MAG-EBE  
V719  
C1



Facultad de Ciencias  
Universidad de Chile

**DIVERSIDAD DE PLANTAS NATIVAS Y SU  
IMPACTO SOBRE LA ABUNDANCIA DE LA  
ESPECIE EXÓTICA *CERASTIUM ARVENSE* L. EN  
LOS ANDES DE CHILE CENTRAL: EL ROL  
MODULADOR DE LAS PLANTAS EN COJÍN**

**Tesis**

Entregada a la  
Universidad De Chile  
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos  
Para Optar Al Grado De



**Magíster en Ciencias con Mención en Ecología Y Biología Evolutiva**

Facultad De Ciencias  
Por  
**Elisa Villarroel Olivares**

Mayo, 2010

Director de Tesis: Dr. Ramiro Bustamante

Co-director de Tesis: Dr. Ernesto Badano

**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por la candidata.

**ELISA VILLARROEL OLIVARES**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 15 de Abril de 2010.

Directores de Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante

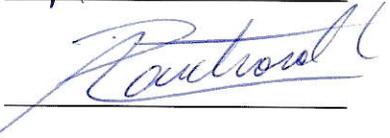
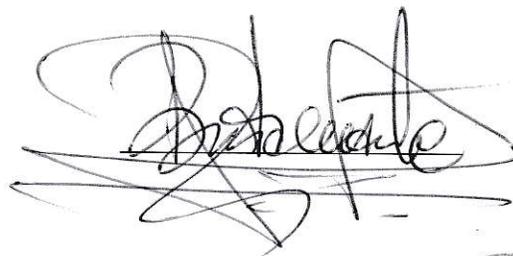
Co-director de Tesis:

Dr. Ernesto Badano

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Juan Armesto

Dr. Anibal Pauchard





*Dedicado a mi querida familia, padres y hermano*



## **Agradecimientos**

Quisiera agradecer a todos los que en diferentes medidas han aportado para que esta tesis e investigación pudiera salir a la luz.

En primer lugar a mis padres Patricio y Mariné y a mi hermano Villa, que me han apoyado siempre en todos y cada uno de los proyectos que he iniciado en mi vida, tanto física, emocional y económicamente. Ellos me han dejado ser libre para cometer mis propios errores y disfrutar mis logros. A quienes ya son de mi familia Pilar y Maria Teresa, que han estado conmigo todo este tiempo, dándome fuerza y alas para poder volar.

A mis amigos, sobretodo a los que han estado conmigo desde pregrado, por todos los momentos que hemos pasado, los buenos y también los malos, en especial a Karina Conejeros, Daniel Aguilera, Javier González y Jaime Troncoso, por no dejarme tirar la esponja como tantas veces quise hacerlo.

A mis profesores en especial al Dr. Ramiro Bustamante por su gran paciencia, los consejos, correcciones, aportes y guía para esta tesis. Al Dr. Ernesto Badano porque confió en mi, por aconsejarme, guiarme y mostrarme el camino de la investigación científica.

A mis compañeros del EBE y del laboratorio, por todos sus aportes, consejos y amistad.

Por ultimo agradezco el financiamiento de esta tesis, al proyecto P05-002 ICM y el FONDECYT 3060095 del Dr. Ernesto Badano.

Muchas gracias a todos.



## ÍNDICE DE MATERIAS

Lista de Figuras y Tablas.....	v
Resumen.....	01
Abstract.....	03
Introducción.....	05
Hipótesis.....	09
Objetivos Generales.....	10
Objetivos Específicos.....	10
Materiales y Métodos.....	11
Especies estudiadas.....	11
1.- Observaciones de Campo.....	13
2.- Experimento de Campo.....	14
Resultados.....	18
1.- Observaciones de Campo.....	18
2.- Experimento de Campo.....	20
<b>a)</b> Abundancia de <i>Cerastium arvense</i> .....	20
<b>b)</b> Biomasa Individual de <i>Cerastium arvense</i> .....	23
Discusión.....	27
Referencias.....	33

## LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

### **Figura 1:**

Relación entre la abundancia de *C. arvense* y **a)** la riqueza de especies nativas, **b)** la abundancia de especies nativas y **c)** la diversidad de especies nativas (evaluada con el Índice de Shannon) obtenidos por observación de campo..... **19**

### **Figura 2:**

Relación entre la abundancia de *C. arvense* y **a)** la riqueza de especies nativas, **b)** la abundancia de especies nativas y **c)** la diversidad de especies nativas (evaluada con el Índice de Shannon) obtenidos del experimento de campo..... **22**

### **Figura 3:**

Relación entre la biomasa individual de *C. arvense* y **a)** la Riqueza de especies nativas, **b)** la abundancia de especies nativas y **c)** la Diversidad de especies nativas (evaluada con el Índice de Shannon) obtenidos del experimento de campo. .... **25**

### **Figura 4:**

Esquema de las interacciones que estaría ocurriendo en la planta en cojín. Las líneas continuas son interacciones directas y la línea discontinua representa a la interacción indirecta..... **29**

**Tabla 1:**

Especies plantas nativas de los hábitat definidos como cojín (especies que crecen sobre la superficie de la planta de tipo cojín) y espacios abiertos (especies que crecen sin la presencia de la planta en cojín).....**16**

## RESUMEN

Las especies exóticas, son aquellas especies que se han dispersado y establecido en ambientes en forma accidental o intencional en ambientes fuera de su rango de distribución natural, siendo las invasiones biológicas uno de los temas que más interesan en la Ecología actual, por los múltiples efectos que pueden producir en las comunidades a las que llegan. Entre las hipótesis propuestas que explicarían el éxito invasivo de una planta, se encuentra la hipótesis de la resistencia biótica, que propone a la diversidad de especies nativas como una barrera de ingreso a las nuevas especies por la competencia interespecífica por los recursos disponibles en el ambiente (Elton, 1958).

En los ambientes de montaña las probabilidades de éxito para el ingreso de especies exóticas son menores por las condiciones climáticas extremas asociadas a este tipo de hábitat (Billings & Mooney, 1968; Pysek & Lyska 1991); sin embargo, las plantas en cojín, especies adaptadas a este ambiente, beneficiaría a especies nativas y a especies introducidas en su desarrollo, por los microhábitat con condiciones mas favorables que producirían los cojines en su interior.

En esta tesis se examina el rol regulador de las especies nativas sobre las especies exóticas bajo la premisa que estas ejercerían un efecto negativo hacia ellas en ambientes de alta montaña, pero que este efecto podría estar modulado por las plantas en cojín. Para ello estudiamos un sistema formado por la planta en cojín *Azorella monantha*, las especies nativas que crecen sobre ella y la especie exótica *Cerastium arvense*, a los 3400 m.s.n.m. en los Andes de Chile central. Mediante experimentos naturales y de

manipulación, observamos el efecto de la diversidad de especies nativas sobre la abundancia de *C. arvensis*.

Nuestros resultados indican un efecto negativo o neutro fuera de las plantas en cojín (espacios abiertos) entre las especies nativas y la especie introducida *C. arvensis*. En tanto, sobre las plantas en cojín la abundancia de *C. arvensis* se incrementa significativamente frente a la diversidad, abundancia y riqueza de las especies nativas, contrario a nuestras expectativas teóricas.

Los efectos de facilitación de las especies nativas sobre *C. arvensis* sobre los cojines podrían estar generados por efectos positivos directos e indirectos, por parte de las plantas en cojín y las especies nativas.

## ABSTRACT

Exotic species are those species that have dispersed and established in different areas beyond their natural distribution ranges by intentional or accidental transport, being the biological invasions is an issue of current interest in ecology because of the multiple effects of exotic species that could cause on native communities. Hence it is critical to understand all the determinant factors in this process. Among the proposed mechanisms that would explain success or failure in the arrival of new species to a community, we can mention, i.e., the biotic resistance hypothesis, which raises the native diversity as a preventive biological barrier for prevent to arrive of new species, due to interspecific competition for available resources (Elton, 1958).

In mountain ecosystems the likelihood of success for exotic species is very low, due to the stressful weather conditions, common among these locations (Billings & Mooney, 1968; Pysek & Lyska 1991). Nevertheless, the presence of cushion plants, fully adapted to these environments, would enhance the performance of plant species, native or introduced, due to the reduction of environmental stress on the cushion plants.

In this thesis, we examine the role of native species on alien species based on the assumption that these should exert a negative effect to them in mountain ecosystems, but cushion plants could modulate this effect. We used a system consisting on the cushion plant *Azorella monantha*, the native species growing on it, and the exotic plant *Cerastium arvense* which live at 3400 masl in the Andes of central Chile. By using

natural and manipulative experiments, we assessed the effect of native species diversity on the abundance of *C. arvensis*.

The results showed a negative or neutral effect outside of cushion plants (open areas) between native species and the exotic species *C. arvensis*. In the other hand, on cushion plants the abundance of *C. arvensis* is significantly increased by to the diversity, abundance and richness of native species, which was contrary to our theoretical expectations.

The effect of facilitation of the native species on *C. arvensis* on the cushion plants may be generated by direct and indirect positive effects, due to native species and cushion plants as well.

## INTRODUCCIÓN

Las especies exóticas, son aquellas especies que han sido introducidas en forma accidental o intencional por las actividades antrópicas, en una área mas allá de sus rangos de distribución geográficos originales (Arroyo et al. 2000). Cuando estas especies se naturalizan y expanden geográficamente, son denominadas especies invasoras (Mack et al. 2000; Richardson et al. 2000). Las invasiones biológicas son consideradas un importante componente del fenómeno de cambio ambiental global (Sala et al. 2000), pudiendo causar grandes alteraciones en las comunidades naturales, como la homogeneización biótica (Schwartz et al. 2006), o la pérdida de biodiversidad, lo a su vez puede alterar la composición y funcionamiento de las comunidades naturales (Pauchard & Shea 2006; Arim 2006). El estudio de la invasiones biológicas es de gran interés para la Ecología moderna, no sólo por los impactos ecológicos, y económicos que estas especies producen (Pimentel 2002), sino también porque representan un buen modelo para el estudiar de los mecanismos de colonización y establecimiento de nuevas especies en comunidades naturales (Pauchard et al. 2004). Así, estos procesos pueden ser considerados “experimentos naturales” que podrían contribuir a comprender las alteraciones sufridas por las especies bajo nuevas condiciones ambientales (Sax et al. 2007).

Se han propuesto diversos mecanismos determinantes en el éxito o fracaso de una invasión biológica. Una de las hipótesis sugiere que cuando las especies exóticas arriban a un nuevo ambiente, no encuentran sus enemigos naturales, con los que coexistían en

sus rangos de distribución original, o bien no son reconocidos por los depredadores nativos como un recurso. Esto se conoce como la hipótesis de la liberación de enemigos naturales (Keane & Crawley 2002). Un corolario de esta hipótesis es que siendo un escenario sin enemigos naturales, las especies invasoras evolucionarían hacia la adquisición de una mayor habilidad competitiva, lo que podría resultar en la exclusión competitiva a las especies nativas presentes en la comunidad invadida (Blossey & Nötzold 1995; Shea & Chesson 2002; Pysek et al. 2008). Otra hipótesis propone que las perturbaciones favorecerían a la llegada de nuevas especies, ya que produce un incremento en la disponibilidad de recursos, y con ello la incrementa la susceptibilidad al establecimiento de especies introducidas (Rejmánek & Richardson 1996). Este efecto al parecer, sería mucho más fuerte a escalas espaciales locales que a escalas regionales o biogeográficas (Mack & D'Antonio 1998). Finalmente, como un mecanismo natural que limita al éxito de las invasiones biológicas, se ha propuesto cómo algunas comunidades nativas podrían impedir el establecimiento de especies exóticas, generando lo que se conoce como “resistencia biótica” (Elton 1958). Este hipótesis establece que las comunidades con una alta diversidad de especies nativas, se encontrarían más “saturadas” y por ende existirían pocos recursos disponibles que pudieran ser utilizados por las nuevas especies, y por ello estas comunidades serían menos susceptibles a la invasiones, si se compara con comunidades más “pobres” en términos del número de especies nativas (Levine & D'Antonio 1999; Mack et al. 2000). Esta última hipótesis ha sido evaluada en diferentes escalas espaciales, reportando una mayor relevancia a escala local que regional o biogeográfica (Shea & Chesson 2002; Pauchard & Shea 2006). Esta hipótesis explica que la competencia interespecífica es mediada por los recursos

disponibles en las diferentes comunidades. Esto podría eventualmente, traducirse en una disminución no solo del número de especies introducidas, sino también en un menor desempeño y abundancia de las especies exóticas en estos nuevos ambientes debido a competencia difusa. .

Los ambientes de alta montaña son considerados lugares de alto estrés ambiental en relación con los ambientes de menor altitud, para el crecimiento y desarrollo de especies vegetales (Billings & Mooney 1968; Pysek & Lyska 1991). Las especies que allí habitan deben soportar una gran variación de temperatura diaria, altas radiaciones, fuertes vientos, sustratos inestables, cortas estaciones de crecimiento, baja concentración de nutrientes y en muchos casos una limitada disponibilidad de agua (Billings & Mooney 1968; Körner 2003); sin embargo, existen formas de vida adaptadas para este tipo de ambientes extremos, como es el caso de las plantas de tipo cojín. Las plantas en cojín se encuentran distribuidas en varias familias, estando presentes en comunidades alpinas de todo el mundo, desde latitudes tropicales hasta latitudes australes (Armesto et al. 1980, Körner 2003). Estas especies, se caracterizan por una alta densidad de ramas y hojas, e internodos muy cortos y muy compactos, y pueden modular las variaciones climáticas propias de los ambientes de alta montaña en su interior. Debido a su arquitectura, estas especies puede producir una menor variación de temperatura diaria, una mayor humedad del suelo, protección contra viento y mayor disponibilidad de nutrientes, con respecto a las condiciones que predominan en los interespacios entre los cojines y condiciones externas a los cojines, que llamaremos “espacios abiertos”. (Arroyo et al. 2003; Badano & Cavieres 2006a; Cavieres et al. 2007). Estas características de las plantas en cojín producirían un tipo de microhábitat favorable para la germinación y el establecimiento

de otras especies sobre su superficie, ejerciendo en ellas un efecto de facilitación (Franco & Nobel 1989; Núñez et al. 1999, Arredondo-Núñez et al. 2009).

Estudios realizados en comunidades alto-andinas de Chile y Argentina, han documentado que muchas especies de plantas nativas crecen preferentemente más asociadas a las plantas en cojín que a los espacios abiertos (Badano et al. 2002; Cavieres et al. 1998; Nuñez et al. 1999), estos estudios indican que existe entre un 30% a un 50% más especies nativas creciendo sobre los cojines que en los sustratos circundantes. Esto nos sugiere el efecto facilitador sobre otras especies de plantas nativas (Cavieres et al. 1998, 2007; Nuñez et al. 1999; Molina-Montenegro et al. 2000; Badano et al. 2002, 2006, 2007; Arroyo et al. 2003). Algunos estudios, sin embargo, junto a las especies nativas, también se han descrito especies exóticas asociadas a las plantas tipo cojín, las cuales también se verían afectadas en forma positiva por el efecto facilitador (Badano et al. 2007; Cavieres et al. 2007).

Sabiendo que existe una compleja dinámica de interacciones positivas y negativas entre las especies que estructuran las comunidades naturales, nos preguntamos si esta facilitación que ejercen las plantas en cojín sobre las especies exóticas y las especies nativas, que se desarrollan en su superficie podría aminorar los potenciales efectos de la competencia interespecífica. Para evaluar si existen estos efectos, compararemos como varia la densidad de una especie exótica al interior de las plantas en cojín y en los espacios abiertos, y como se relaciona con diversidad de especies nativas de la comunidad. Dado que dentro de las plantas en cojín las concentraciones de recursos sería más alta que fuera de ellos y las condiciones ambientales menos estresantes,

esperaríamos que los efectos negativos de las especies nativas sobre la especie exótica fueran menores o incluso neutros al interior de los cojines que en los espacios abiertos.

Para esto estudiaremos un sistema alto-andino de Chile central donde se encuentra la planta en cojín *Azorella monantha* Clos (Apiaceae), una serie de especies herbáceas nativas que conforman la comunidad vegetal natural del sitio de estudio y la especie exótica llamada *Cerastium arvense* L.; (Caryophyllaceae).

### **Hipótesis:**

A medida que se incrementa la diversidad de especies nativas, existirían cada vez menos recursos disponibles para la el desarrollo de la especie exótica *Cerastium arvense*, lo cual se traduciría en una disminución de su abundancia, debido a competencia interespecífica difusa. Sin embargo las especies en cojín podrían reducir estos efectos negativos. De este modo, se esperaría que:

- a) Exista relación negativa entre la abundancia de la especie *Cerastium arvense* y la diversidad de especies nativas, en los espacios abiertos.
- b) Este efecto negativo será menos intenso sobre los cojines que fuera de ellos.

**Objetivos generales:**

Determinar la abundancia de *C.arvense* ante la diversidad de las especies nativas, dentro y fuera de cojines de *Azorella monantha*, en los Andes de Chile central.

**Objetivos específicos:**

1. Establecer la relación entre la abundancia de *C. arvense*, y la diversidad de especies nativas dentro y fuera de las plantas en cojín, a través de observaciones de campo.
2. Determinar en forma experimental la relación causal entre la abundancia de *C. arvense*, y la diversidad de especies nativas dentro y fuera de las plantas en cojín

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Sitios de estudio**

El estudio se desarrolló en los Andes de Chile central, en los terrenos del centro de ski Valle Nevado, localizado a 50 km. al este de la ciudad de Santiago. El sitio específico del estudio fue en una ladera de exposición sur a 3400 m.s.n.m. (33°19'S, 70°15'O). Esta zona de Chile central se caracteriza por un clima de tipo Mediterráneo (Di Castri & Hajek 1976) con una marcada estacionalidad tanto en las temperaturas como en las precipitaciones. Las precipitaciones ocurren durante los meses de inviernos, principalmente en forma de agua-nieve (Rozzi et al. 1989), alcanzando aproximadamente los 900 mm (Santibáñez & Uribe 1990). En el periodo libre de nieve, se desarrolla la estación de crecimiento vegetal, con una duración de entre 4 a 5 meses, que usualmente inicia en Noviembre y finaliza en Marzo. En esta estación, la temperatura promedio estimada del aire a los 3400 m.s.n.m es de 6°C (Cavieres & Arroyo 1999), pero se pueden medir temperaturas menores a 0°C durante la noche (Badano et al. 2006). El suelo es principalmente arcilloso mezclado con algunos sedimentos y rocas volcánicas, las cuales se presenta a esta altitud en una proporción de 44,5% de arcilla y 22,2% de rocas volcánicas (Cavieres et al. 2000).

### **Especies estudiadas**

La especie de planta de tipo cojín, que formo parte de nuestro estudio, fue *Azorella monantha* Clos (Apiaceae). Esta especie se distribuye desde los 3200 a 3600 metros de

elevación en los Andes de Chile central a 33°S de latitud, pero puede encontrarse cerca del nivel del mar a los 55°S en el sur de Chile. Es una especie de planta que forma doseles bajos, con ramas compactas densamente cubiertas por hojas lineares, enteras, tiesas, agudas, de 3-10 mm de largo, a veces con pelos largos y delgados, blancos y con pecíolos envainadores. Sus flores son cortamente pedunculadas, rodeadas por hojas, dispuestas en umbelas de 1-5 flores; los pétalos son amarillos de 1 - 1,5 mm de largo y su fruto es subcilíndrico formado por 2 mericarpios de dorso aplanado. (Hoffmann et al. 1998).

La especie exótica que evaluamos en este estudio fue *Cerastium arvense* L.; (Caryophyllaceae), la cual fue introducida en Chile durante el siglo XIX, desde el hemisferio norte (Matthei 1995; Cavieres et al. 2007). Es una pequeña planta perenne de menos de 10 cms de alto, con hojas opuestas o agrupadas, peludas, linear-lanceoladas, de 1,0-1,5 cm de largo. Puede tener desde 2 a 6 flores, en el ápice de los tallos, con 5 sépalos y 5 pétalos escotados, blancos. Su floración es producida desde octubre a febrero, formando un fruto con cápsula seca que se abre en 10 dientes, que contiene varias semillas café-rojizas. (Hoffmann et al. 1998).

Las comunidad de especie nativas que podemos encontrar creciendo asociados a *Azorella monantha* en el sitio de estudio son principalmente plantas herbáceas anuales y perenne. En estudios anteriores (Badano et al. 2007) se han descritos las especies que pueden encontrarse en este sitio, siendo identificadas 21 especies de plantas nativas, que crecen en los microhábitat dentro de la planta en cojín y 14 especies de plantas nativas que crecen en los espacios abiertos (Tabla 1)

## **1. Observaciones de campo:**

Para evaluar la abundancia de la especie exótica *Cerastium arvense*, en relación a la diversidad de especies nativas en los dos microhábitat, se realizaron en una primera instancia observaciones de campo. Para esto se utilizó un aro metálico de 50 cms. de diámetro, el cual se ubicó en repetidas ocasiones de forma azarosa en el sitio de estudio, sobre la superficie de las plantas en cojín *Azorella monantha*. Se aseguro que todo el aro quedara dentro de la superficie de la planta en cojín y que fueran medidos diferentes individuos de *A.monantha* en cada ocasión. En cada una de estas parcelas observacionales se identifico y contabilizo las especies de plantas nativas y los individuos de la especie exótica *C. arvense*, que se encontraban al interior. Dado que *C. arvense* no se encontraba presente en todas las parcelas, para los análisis sólo fueron consideradas las parcelas donde se detectó la presencia de *C. arvense*. Con este procedimiento obtuvimos la abundancia de la especie exótica *C. arvense* (número de individuos por parcela de muestreo) y las diferentes variables medidas para describir a las especies nativas, la riqueza de especies nativas (número de especies nativas por parcela de muestreo), la abundancia de especies nativas (número de individuos de especies nativas por parcela de muestreo) y la diversidad (calculado por el Índice de Shannon), al interior de los cojines.

El mismo procedimiento se aplico en puntos aleatorios en los espacios abiertos (EA) del sitio de estudio, midiendo las mismas variables para *C. arvense* (abundancia) y las especies nativas (riqueza, abundancia y diversidad), en este microhábitat.

Estas mediciones se realizaron durante la estación de crecimiento, en el mes de Enero del año 2007.

## **2. Experimento de campo:**

Para evaluar experimentalmente si la abundancia de la especie *Cerastium arvense*, se relacionan en forma diferente en los microhábitat en cojín y espacios abiertos, frente a la variación de la diversidad de especies nativas, desarrollamos un experimento de campo manipulando la riqueza de especies nativas.

Para la formación de las parcelas generamos 5 niveles de riqueza de especies nativas, las cuales fueron desde las 0 a las 8 especies nativas por parcela experimental, consideramos este rango porque es consistente con las mediciones observadas en los sitios de estudio (Badano et al. 2007). El gradiente de riqueza de especies nativas fue incrementando en forma geométrica (0, 1, 2, 4, 8 especies nativas por parcela) y se realizaron 10 replicas por nivel de tratamiento por microhábitat, seleccionando las especies en forma aleatoria por replica desde el pool de especies nativas identificadas para cada microhábitat. A todos los niveles y replicas experimentales se les incluyó un número constante de semillas de *C. arvense*. Cada parcela experimental, constaba de 48 semillas de especies nativas, (con excepción del nivel 0) junto con 10 semillas de la especie *C. arvense*. A continuación se da un ejemplo de cómo se constituyeron las parcelas experimentales. Las parcelas del nivel 0 de riqueza no contenía semillas de las especies nativas solo contaban con 10 semillas de *C. arvense*. El tratamiento de nivel 1 contenía 48 semillas de una sola especie nativa junto a las 10 semillas de *C. arvense*.

Cada parcela del nivel 2 de tratamiento, contenía 48 semillas de especies nativas, siendo 24 de una especie nativa y 24 de otra especie nativa, junto con las 10 semillas de *C. arvensis*. De esa misma se procedió con el resto de niveles de tratamientos. Se realizaron un total de 100 parcelas experimentales que se ubicaron en el sitio de estudio, 50 de ellos fueron asignados para los cojines y 50 para los espacios abiertos.

Ya que la germinación de estas especies es un proceso difícil de manejar en condiciones de campo, las semillas fueron mantenidas en cámaras de germinación bajo condiciones controladas de temperatura 20/10°C (día/noche), durante los meses de Noviembre y Diciembre del año 2006, para asegurar la sobrevivencia de la mayor cantidad de individuos de cada especie.

Las semillas se sembraron inicialmente en recipientes cilíndricos plásticos (vasos) de 10 cm de diámetro y 15 cm de profundidad, que contenían suelo del sitio de experimentación previamente tratado para remover pequeñas rocas y material orgánico (este material fue colectado en la temporada anterior al montaje del experimento) y mezclado con suelo comercial, a los que se agregaron las semillas de las diferentes especies nativas y de la especie exótica *C. arvensis*. Estas semillas también fueron colectadas a fines de la temporada de crecimiento previa a la realización del experimento, separando las especies que crecían en los cojines y los espacios abiertos (Tabla 1), las cuales fueron almacenadas en bolsas de papel, en un ambiente aireado para su mantención durante el año.

Las parcelas con las plantulas en desarrollo fueron trasladadas al sitio de estudio al comienzo del mes de Enero de 2007, en el periodo medio de la estación de crecimiento. Ellas se transplantaron después de remover el contenedor plástico, colocando las 50

parcelas sobre la superficie de *Azorella monantha* y 50 en los espacios abiertos, dejando que continuaran su desarrollo en el sitio de estudio. Al terminar el experimento en Marzo de 2007 (final de la estación de crecimiento) se registró el número de individuos sobrevivientes por especie en cada parcela. Además se recolectaron los individuos completos (tallos y raíces) de cada una de estas especies en bolsas de papel individuales (una bolsa por especie por parcela experimental) para mediciones posteriores. Estas bolsas fueron secadas en estufa a 75°C por 72 horas y material fue pesado para determinar la biomasa seca de los individuos.

**Tabla 1:** Especies plantas nativas de los hábitat definidos como cojín (especies que crecen sobre la superficie de la planta en cojín) y espacios abiertos (especies que crecen sin la presencia de la planta en cojín). En el sitio de estudio a 3400 m.s.n.m. El nombre de la familia de las especies se encuentra dentro del paréntesis

Especies nativas en cojín	Especies nativas en Espacios abiertos
<i>Acaena pinnatifida</i> (Rosaceae)	<i>Carex sp. 1</i> (Cyperaceae)
<i>Bromus setifolius</i> (Poaceae)	<i>Chaetanthera euphrasioides</i> (Asteraceae)
<i>Bromus catharticus</i> (Poaceae)	<i>Erigeron andicola</i> (Asteraceae)
<i>Calandrinia caespitosa</i> (Portulacaceae)	<i>Hordeum comosum</i> (Poaceae)
<i>Carex sp. 1</i> (Cyperaceae)	<i>Loasa sigmoidea</i> (Loasaceae)
<i>Carex sp. 2</i> (Cyperaceae)	<i>Montiopsis potentilloides</i> (Portulacaceae)
<i>Erigeron andicola</i> (Asteraceae)	<i>Nassauvia lagascae</i> (Asteraceae)
<i>Festuca magellanica</i> (Poaceae)	<i>Olsynium scirpoideum</i> (Iridaceae)
<i>Hordeum comosum</i> (Poaceae)	<i>Perezia carthamoides</i> (Asteraceae)

<i>Hypochaeris tenuifolia</i> (Asteraceae)	<i>Phacelia secunda</i> (Hydrophyllaceae)
<i>Loasa sigmoidea</i> (Loasaceae)	<i>Poa alopecurus</i> (Poaceae)
<i>Montiopsis andicola</i> (Portulacaceae)	<i>Pozoa coriacea</i> (Apiaceae)
<i>Montiopsis potentilloides</i> (Portulacaceae)	<i>Rytidosperma violaceum</i> (Poaceae)
<i>Nastanthus agglomeratus</i> (Calyceraceae)	<i>Viola atropurpurea</i> (Violaceae)
<i>Olsynium scirpoideum</i> (Iridaceae)	
<i>Perezia pilifera</i> (Asteraceae)	
<i>Plantago barbata</i> (Plantaginaceae)	
<i>Rytidosperma violaceum</i> (Poaceae)	
<i>Senecio looseri</i> (Asteraceae)	
<i>Thlaspi magellanicum</i> (Brassicaceae)	
<i>Trisetum preslei</i> (Poaceae)	

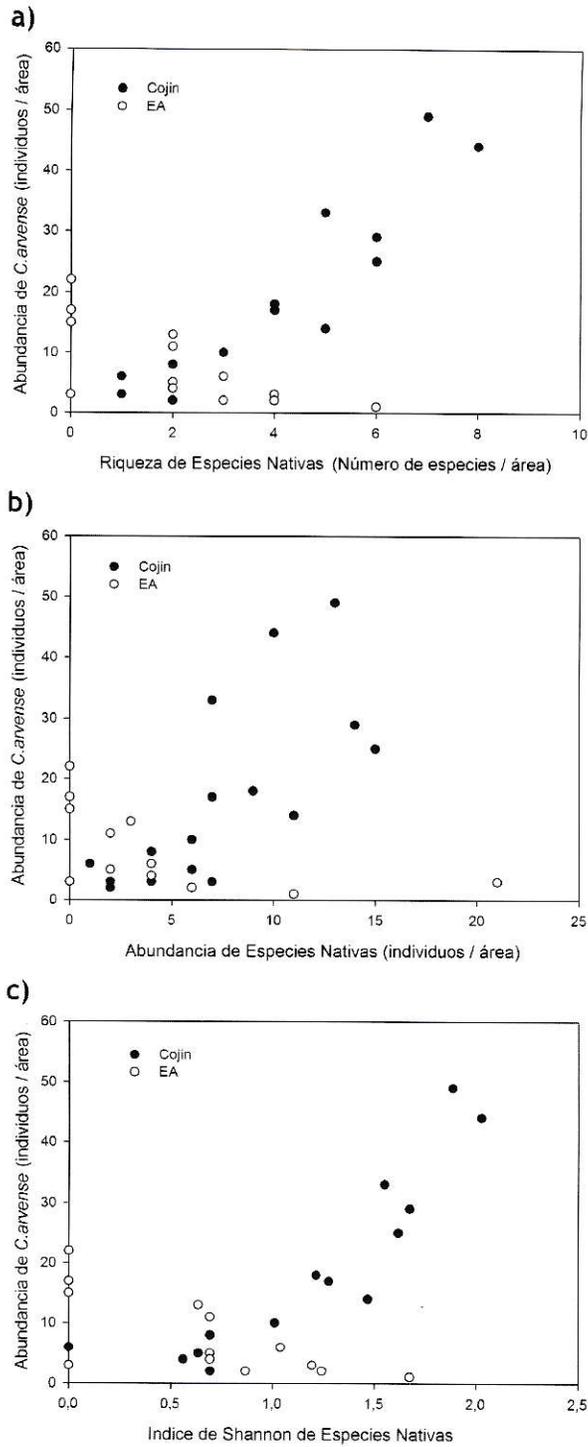
## RESULTADOS

### 1. Observaciones de Campo

La abundancia de *Cerastium arvense* fue significativamente mayor sobre los cojines ( $16,06 \pm 3,63$  (individuos/0,2 m<sup>2</sup>; promedio  $\pm 1$  ee) que los espacios abiertos ( $8,00 \pm 1,89$  (individuos /0,2 m<sup>2</sup>; promedio  $\pm 1$  ee) (GLM,  $F_{(1,26)} = 32,27$ ,  $p < 0,0001$ ); se encontró un efecto significativo de la riqueza de especies nativas (GLM,  $F_{(1,26)} = 12,05$ ,  $p = 0,0018$ ) y una interacción significativas entre microhábitat y riqueza de especies nativas (GLM ,  $F_{(1,26)} = 74,01$ ,  $p < 0,0001$ ); en los cojines, la relación entre la abundancia de *C. arvense* y la riqueza de las especies nativas fue positiva y significativa ( $F_{(1,15)} = 102,29$ ,  $p < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,87$ ), mientras en los espacios abiertos esta relación fue negativa y significativa ( $F_{(1,11)} = 10,98$ ,  $p = 0,0069$ ,  $r^2 = 0,50$ ).

Al evaluar el efecto de las especies nativas, estimando la abundancia total y la diversidad (calculada a través del Índice de Shannon-Wiener) sobre la abundancia de *C. arvense*, se detectó un efecto significativo de la abundancia (GLM,  $F_{(1,26)} = 8,17$ ,  $p = 0,0083$ ) y de la diversidad (GLM,  $F_{(1,26)} = 5,52$ ,  $p = 0,027$ ); se encontró además una interacción significativa entre el microhábitat y la abundancia de especies nativas (GLM,  $F_{(1,26)} = 22,34$ ,  $p < 0,0001$ ) y entre microhábitat y diversidad de especies nativas (GLM,  $F_{(1,26)} = 43,83$ ,  $p < 0,0001$ ). De hecho, la relación entre la abundancia de especies nativas y abundancia de *C. arvense* fue significativa y positiva en los cojines ( $F_{(1,15)} = 17,502$ ,  $p = 0,0008$ ,  $r^2 = 0,54$ ) mientras en los espacios abiertos esta relación fue negativa y significativa ( $F_{(1,11)} = 10,98$ ,  $p = 0,0069$ ,  $r^2 = 0,50$ ). La relación entre diversidad de especies nativas y abundancia de *C. arvense* fue también positiva y significativa en los

cojines ( $F_{(1,15)} = 48,83$ ,  $p < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,76$ ) mientras que esta relación fue negativa en los espacios abiertos ( $F_{(1,11)} = 11,49$ ,  $p = 0,006$ ,  $r^2 = 0,51$ ; Figura 1)



**Figura 1:** Relación entre la abundancia de *Cerastium arvense* y **a)** la riqueza de especies nativas, **b)** la abundancia de especies nativas y **c)** la diversidad de especies nativas (evaluada con el Índice de Shannon). Los círculos negros corresponden a los valores encontrados sobre las plantas en Cojín (n = 17) y los círculos blancos, los valores encontrados en los Espacios Abiertos (n = 13). El área total de las parcelas corresponde a 0,2 m<sup>2</sup>.

## **2. Experimento de campo:**

Al finalizar el experimento (marzo, 2007), sólo el 14% del total de parcelas instaladas en terreno presentó plantas vivas en los cojines y un 7% para los espacios abiertos.

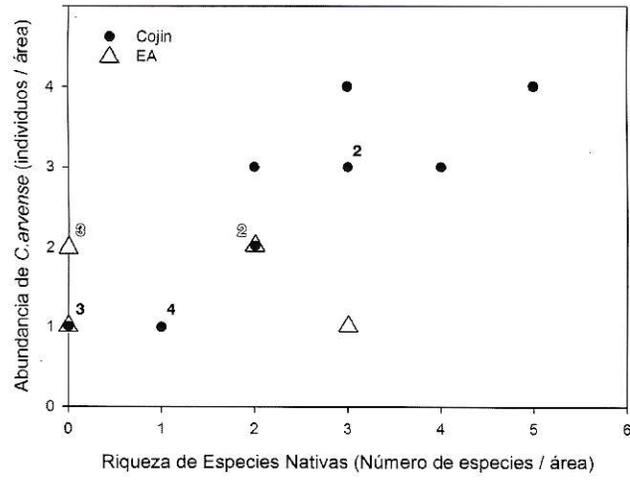
### **a) Abundancia de *Cerastium arvense*:**

La abundancia de *C. arvense* fue significativamente mayor en los cojines ( $2,07 \pm 0,32$  individuos; promedio  $\pm 1$  ee) que en los espacios abiertos ( $1,71 \pm 0,18$  individuos; promedio  $\pm 1$  ee), (GLM,  $F_{(1,17)} = 9,05$ ,  $p = 0,0079$ ); la riqueza de especies nativas afectó en forma significativa la abundancia *C. arvense* (GLM,  $F_{(1,17)} = 9,64$ ,  $p = 0,0064$ ) y se detectó una interacción significativa entre microhábitat y riqueza de especies nativas (GLM,  $F_{(1,17)} = 17,17$ ,  $p = 0,00068$ ). La relación entre abundancia de *C. arvense* y la riqueza de especies nativas fue positiva y significativa para los cojines ( $F_{(1,12)} = 53,49$ ,  $p < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,817$ ), pero en los espacios abiertos no se detectó ninguna relación estadísticamente significativa ( $F_{(1,5)} = 0,38$ ,  $p = 0,56$ ;  $r^2 = 0,019$ ).

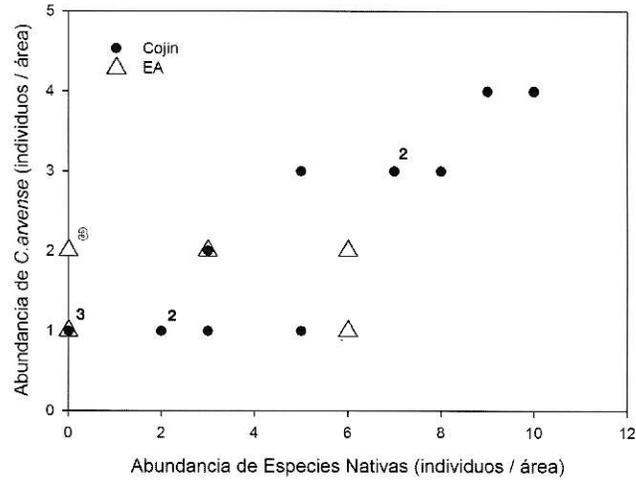
Al evaluar el efecto de las especies nativas, estimando su abundancia total y su diversidad (usando el índice de Shannon) sobre la abundancia de *C. arvense* en el

experimento se encontró que para ambas covariables se produjo un efecto significativo (abundancia de especies nativas, GLM,  $F_{(1,17)}= 10,35$ ,  $p = 0,0051$ ; diversidad de especies nativas, GLM,  $F_{(1,17)}= 12,43$ ,  $p = 0,0026$ ); se encontró una interacción significativa entre el microhábitat y la abundancia de especies nativas (GLM,  $F_{(1,17)}= 16,13$ ,  $p = 0,0009$ ) y entre el microhábitat y la diversidad de especies nativas (GLM,  $F_{(1,17)}= 28,29$ ,  $p < 0,0001$ ). Sobre los cojines la relación entre la abundancia de *C. arvensis* y la abundancia de especies nativas fue positiva y significativas ( $F_{(1,12)}=53,17$ ,  $p < 0,0001$ ,  $r^2=0,816$ ) y también con la diversidad de especies nativas ( $F_{(1,12)} = 127,2$ ,  $p < 0,0001$ ,  $r^2= 0,914$ ), mientras en los espacios abiertos no se encontró una relación estadísticamente significativa con ninguna de las dos covariables (Abundancia especies nativas  $F_{(1,5)} = 0,22$ ,  $p = 0,66$ ,  $r^2=0,042$ ); Diversidad de especies nativas ( $F_{(1,5)} = 0,67$ ,  $p = 0,45$ ,  $r^2=0,12$ )) (Figura 2)

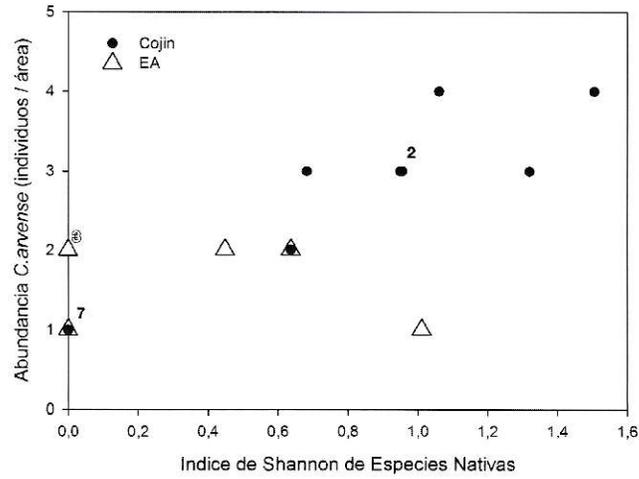
a)



b)



c)



**Figura 2:** Relación entre la abundancia de *Cerastium arvense* y **a)** la riqueza de especies nativas, **b)** la abundancia de especies nativas y **c)** la diversidad de especies nativas (evaluada con el Índice de Shannon) obtenidos del experimento de campo. Los círculos negros corresponden a los valores encontrados sobre las plantas en Cojín (n=14) y los triángulos blancos, los valores encontrados en los Espacios Abiertos (n=7). La sobreposición de valores se identifica con un número a su lado, los números negros para los cojines y los números blancos para los espacios abiertos. El tamaño de las parcelas experimentales corresponde a 78.5 cm<sup>2</sup>.

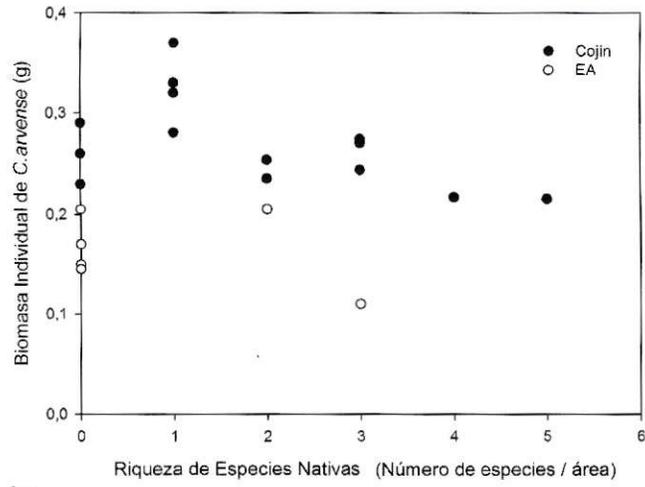
### **b) Biomasa individual de *Cerastium arvense*:**

La biomasa individual de *C. arvense* fue significativamente mayor sobre los cojines ( $0,27 \pm 0,012$  g. promedio  $\pm 1$  ee) que en los espacios abiertos ( $0,17 \pm 0,014$  g. promedio  $\pm 1$  ee), (GLM,  $F_{(1,17)} = 21,17$  p = 0,0002); la riqueza de especies nativas no afectó en forma significativa la biomasa individual de *C. arvense* (GLM,  $F_{(1,17)} = 1,55$  , p = 0,23 ) ni se detectó una interacción significativa entre microhábitat y riqueza de especies nativas (GLM,  $F_{(1,17)} = 0,49$ , p = 0,493). La relación entre biomasa individual de *C. arvense* y la riqueza de especies nativas no fue significativa tanto en los cojines ( $F_{(1,12)} = 3,92$  , p = 0,071,  $r^2 = 0,246$ ), como en los espacios abiertos ( $F_{(1,5)} = 0,098$  , p = 0,766,  $r^2 = 0,019$ ).

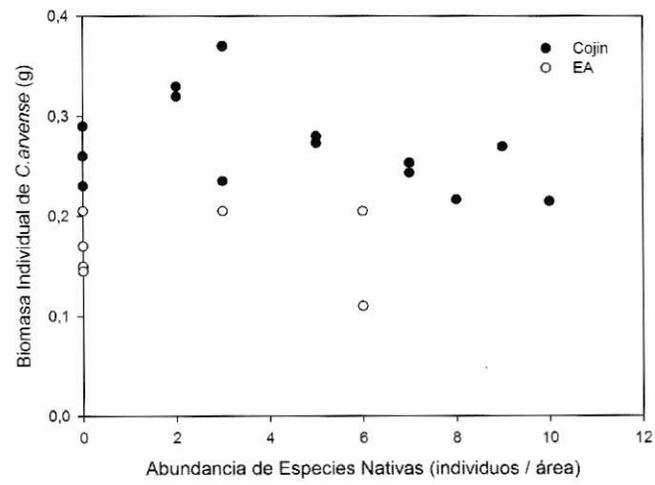
Al evaluar el efecto de las especies nativas, por medio de la abundancia y la diversidad (usando el índice de Shannon) sobre la biomasa individual de *C. arvense* se observó que para ambas covariables no hubo efectos significativos (abundancia de especies nativas, GLM,  $F_{(1,17)} = 0,83$ , p = 0,37; diversidad de especies nativas, GLM,  $F_{(1,17)} = 3,14$  , p = 0,095); no se encontró una interacción significativa entre el microhábitat y la abundancia

de especies nativas (GLM,  $F_{(1,17)} = 0,42$ ,  $p = 0,53$ ) ni entre el microhábitat y la diversidad de especies nativas (GLM,  $F_{(1,17)} = 0,56$ ,  $p = 0,51$ ). Sobre los cojines la relación entre biomasa individual de *C. arvensis* y la abundancia de especies nativas fue negativa y no significativa ( $F_{(1,12)} = 2,44$ ,  $p = 0,144$ ,  $r^2 = 0,17$ ) y con la diversidad de especies nativas la relación fue negativa y significativa ( $F_{(1,12)} = 8,22$ ,  $p = 0,014$ ,  $r^2 = 0,41$ ), mientras en los espacios abiertos no se encontró una relación estadísticamente significativa con ninguna de las dos covariables (Abundancia especies nativas  $F_{(1,5)} = 0,026$ ,  $p = 0,88$ ,  $r^2 = 0,005$ ); Diversidad de especies nativas ( $F_{(1,5)} = 0,33$ ,  $p = 0,59$ ,  $r^2 = 0,061$ ) (Figura 3)

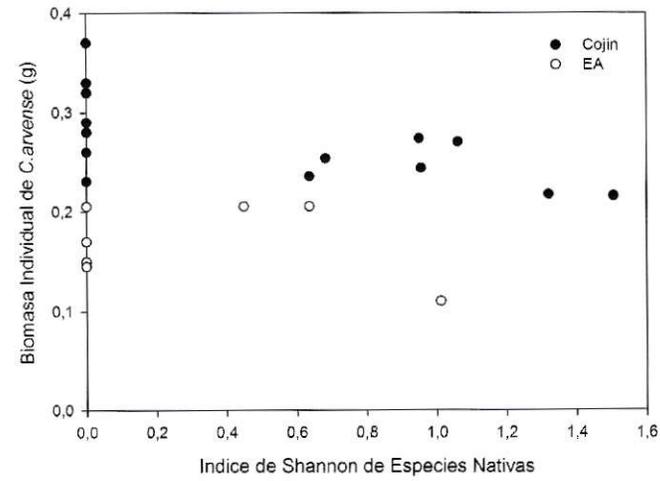
a)



b)



c)



**Figura 3:** Relación entre la biomasa individual de *Cerastium arvense* y a) la Riqueza de especies nativas, b) la abundancia de especies nativas y c) la Diversidad de especies nativas (evaluada con el Índice de Shannon) obtenidos del experimento de campo. Los círculos negros corresponden a los valores encontrados sobre las plantas en Cojín (n=14) y los círculos blancos, los valores encontrados en los Espacios Abiertos (n = 7). El tamaño de las parcelas experimentales fue de 78.5 cm<sup>2</sup>

## DISCUSION

Los resultados nos muestran que la especie en cojín *Azorella monantha* favorece el crecimiento de plantas, tanto para especies nativas como para la especie exótica *Cerastium arvense*. Estos resultados son consistentes con otras investigaciones anteriores (Cavieres et al. 2005, 2007; Badano et al. 2007). Pero lo más interesante surgido de nuestros resultados es la relación observada entre la abundancia de *C. arvense* y las especies nativas que cohabitan sobre la planta en cojín. Nosotros habíamos planteado en nuestra hipótesis que esta relación sería negativa por la competencia interespecífica difusa (Casper & Jackson 1997; Mack et al. 2000) y que este efecto sería atenuado sobre las plantas en cojín. Nuestros resultados mostraron que en los espacios abiertos se encontró una relación negativa o neutra, de acuerdo a lo esperado, en cambio, en los cojines esta relación resultó ser positiva.

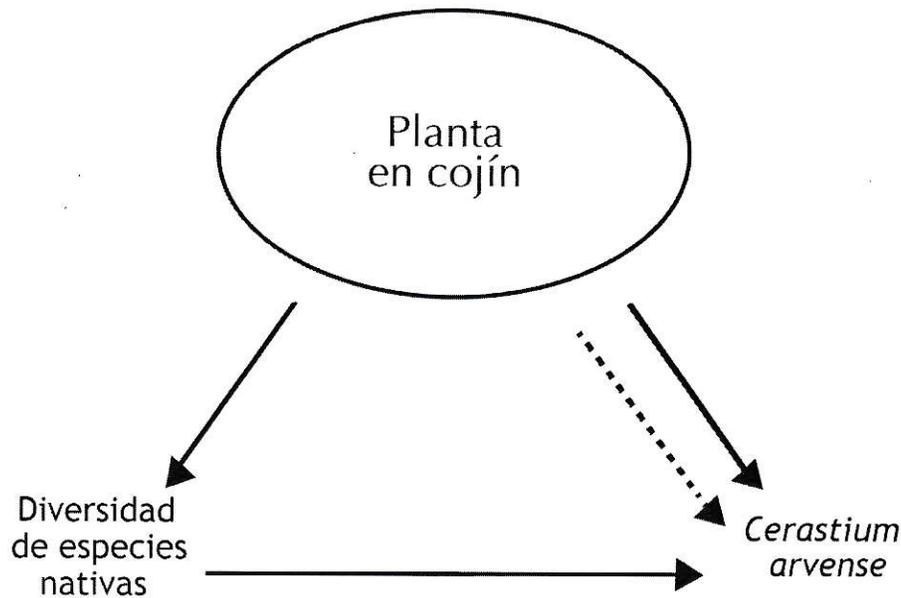
Por otra parte observamos que los efectos positivos de las plantas en cojín y las especies nativas, afectan a la especie *C. arvense* a diferentes niveles. Tanto las plantas en cojín y el ensamble de especies nativas actúan positivamente sobre la abundancia y sobrevivencia de *C. arvense*, es decir, se están expresando los incrementos a nivel poblacional de la especie exótica; sin embargo a nivel individual, se expresó un efecto positivo sólo por parte de la especie en cojín. Como nuestros resultados no fueron de acuerdo a lo esperado, nuestro desafío es intentar encontrar

En el contexto general, en nuestro estudio trabajamos en dos tipos de microhábitat que involucran a las relaciones entre las especies nativas y la especie exótica *C. arvense*. En el caso de los Espacios Abiertos nos encontramos con sitios sometidos a frecuentes e

intensas perturbaciones, lo que ayudaría al establecimiento de nuevos individuos de plantas exóticas (Rejmánek 1989; Mack & D'Antonio 1998), pero en un microhábitat con extremas condiciones ambientales como la gran variación de temperatura diaria (Cavieres & Arroyo 1999; Cavieres et al. 2007), lo que produce una baja sobrevivencia y abundancia tanto de especies nativas como introducidas, generando así pocas posibilidades que se exprese la competencia debido a un régimen de perturbaciones intenso (Badano et al. 2002; Badano 2006, Cavieres et al. 2005). Esto es consistente con la idea general que bajo ambientes muy estresantes la competencia no sería posible aún con escasez de recursos debido a que el estrés abiótico solo permite la existencia de especies que poseen adaptaciones para sobrevivir al estrés (plantas estrés-tolerantes sensu Grime 2001)

En el caso de los cojines en tanto, las especies se enfrentan a un estrés ambiental aminorado por la estructura física de la planta en cojín, con sitios dentro de esta estructura que ayudan al establecimiento de nuevas especies (Armesto et al. 1980; Badano et al. 2006) y además con una disponibilidad de recursos no limitantes (Nuñez et al. 1999; Cavieres et al. 2005; Molina-Montenegro et al. 2005) permitiendo una alta sobrevivencia de las especies tanto nativas como exóticas (*Cerastium arvense*). A los efectos positivos de los cojines sobre las especies nativas e introducidas, se le suma el hecho que las especies nativas ejercen un efecto de densodependencia positiva sobre *C. arvense*, lo cual genera así un efecto positivo indirecto adicional de los cojines, mediado por las especies nativas (Figura 4). Así, en los cojines, la especie exótica se ve sometida

a una sumatoria de efectos positivos directos e indirectos, lo cual va a facilitar su sobrevivencia y reproducción.



**Figura 4:** Esquema de las interacciones positivas que estaría ocurriendo en la planta en cojín. Las líneas continuas son interacciones directas y la línea discontinua representa a la interacción indirecta.

Se podría especular que la acción de las especies nativas podrían facilitar el desarrollo de sus sistemas radiculares (Casper & Jackson 1997; Mack et al. 2000) y es por ello que solo afectan a *C. arvense* a nivel poblacional. Otra explicación podría ser que, en un ambiente donde la competencia ha perdido relevancia como interacción principal, la mayor abundancia de especies nativas podría estar reduciendo aún más el estrés abiótico propio de los ecosistemas de alta montaña (Alpert et al. 2000; Bruno et al. 2003; Fridley et al. 2007), generando nuevas interacciones, ahora en forma indirecta. Esta es una

situación análoga a lo observado en experimentos realizados en agroecosistemas, donde una alta diversidad de especie nativas puede crear nuevas oportunidades de nicho, generando así interacciones positivas directas y/o indirectas entre las especies de la comunidad (Palmer & Maurer 1997).

Así, el planteamiento general que propone que la resistencia biótica decrece con la altura (Pauchard et al. 2009), se ve favorecido con la existencia de las plantas en cojín (Cavieres et al. 2005; Molina-Montenegro et al. 2005; Badano et al. 2006, 2007). Explícitamente, en estas condiciones ecológicas, existiría un incremento en la facilitación por parte de los cojines, lo cuales llegan a ser elementos claves tanto para las especies exóticas como nativas. Si a esto sumamos la importancia de las perturbaciones antrópicas, las cuales son frecuentes en la zona de estudio durante la estación de crecimiento, debido a la existencia de senderos utilizados por turistas y animales domésticos (caballos y ganado), podríamos esperar entonces, un incremento desproporcionado de los tamaños poblacionales de especies invasoras que se encuentran en este ambiente, como son *Cerastium arvense* y *Taraxacum officinale* (Badano et al. 2007).

Entonces, ¿Por qué una planta como *C.arvense* que puede colonizar los cojines donde se ve tan favorecida como se ha demostrado en este estudio, no incrementa sus tamaños poblacionales de una manera mas notable?. Una respuesta posible podría estar asociada con la abundancia relativas de las plantas en cojín; sorprendentemente, a pesar de que estas plantas son elementos conspicuos del paisaje y pueden actuar como especies claves y/o ingenieros ecosistémicos (Lyons et al. 2005; Badano & Cavieres 2006b; Badano et al. 2006, 2007), no cubren más del 10% de la superficie total de los ambientes de alta

montaña, sobre los 3000 m.s.n.m (Armesto et al. 1980; Badano et al. 2006); si bien a bajas altitudes *C. arvense* se encuentra con cierta frecuencia en los espacios abiertos, a medida que se sube en altura, esta planta sólo se encuentra creciendo sobre los cojines, siendo los espacios abiertos, microhabitats marginales y hostiles para ser colonizados para esta especie. O sea, a medida que se avanza en altura, *C. arvense* se hace especialista de hábitat sin ninguna posibilidad de ocupar los microhábitat en los espacios abiertos. Otra respuesta podría estar ligada a las características propias de la especie exótica, como la dispersión de semillas o las adaptaciones que pueden adquirir con la llegada a nuevos ambientes. En este caso la habilidad competitiva parece ser menor a la otra especie exótica presente en este sitio, *Taraxacum officinale* que si logra desarrollarse en cojines y en los espacios abiertos en áreas de mayor estrés ambiental (Badano et al. 2007)

Aún cuando en nuestro experimento de campo obtuvimos una elevada reducción en el número de réplicas por mortalidad masiva de las plantas (sobrevivencia del total de parcelas instaladas 14% en cojines y 7% en espacios abiertos), como también ha sido también reportado en otros estudios (Cavieres et al. 2005; Badano et al. 2007), nuestros resultados fueron significativos (no habría un problema de potencia estadística). O sea, con todas estas limitaciones, incluyendo además el poco tiempo del experimento que sólo evaluó estados iniciales dentro del ciclo de vida, obtuvimos resultados experimentales que fueron consistentes con los patrones de abundancia observados en el trabajo de campo. Esta concordancia sugiere que los efectos de facilitación de las plantas

en cojín y del ensamble de especies nativas operan en fases tempranas del ciclo de vida y se mantendrían constantes a lo largo del tiempo.

Los resultados de esta investigación sugiere que los ecosistemas que contengan especies facilitadoras como son las plantas en cojín, ayudarían no sólo a incrementar la diversidad de especies nativas sino también a la de las especies exóticas, las cuales a su vez se verían más facilitadas aún por la existencia de nuevos efectos positivos indirectos. Este aumento en facilitación podría así aumentar las posibilidades de convertir a estas especies exóticas en especies invasoras. Estos resultados generan así una cierta paradoja: al conservar especies ingenieras como es el caso de los cojines, estamos también aumentando las posibilidades que las especies exóticas se hagan más frecuentes en los ambientes de alta montaña.

## REFERENCIAS

- ALPERT P, E BONE & C HOLZAPFEL (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*. 3-1: 52–66
- ARIM M, SR ABADES, PE NEILL, M LIMA, & PA MARQUET (2006). Spread dynamics of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 374-378
- ARMESTO JJ, MTK ARROYO & C VILLAGRÁN (1980). Altitudinal distribution, cover and size structure of umbelliferous cushion plants in the high Andes of central Chile. *Oecologia Generalis*, 1: 327-332
- ARREDONDO-NÚÑEZ A; EI BADANO & RO BUSTAMANTE (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
- ARROYO MTK; LA CAVIERES, A PEÑALOZA & MA ARROYO-KALIN (2003): Positive interactions between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology*, 169: 121-129.
- ARROYO MTK; C MARTICORENA, O MATTHEI & L CAVIERES (2000) Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. In (H. A. Mooney & R. Hobbs, eds), "Invasive Species in a Changing World", pp. 385-421, Island Press, New York.

BADANO EI; EA VILLARROEL; RO BUSTAMANTE; PA MARQUET & LA CAVIERES (2007) Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. *The Journal of Ecology*, 95: 682-688

BADANO EI (2006). Asociaciones de especies a plantas en cojín: sus consecuencias sobre la diversidad de especies vegetales en comunidades alto-Andinas. *Ecosistemas*. 2006/1.

□BADANO EI & LA CAVIERES (2006a) Impacts of ecosystem engineers on community attributes: effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Diversity and Distributions*, 12: 388-396

BADANO EI & LA CAVIERES (2006b) Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography* 33: 304-313.

BADANO EI, CG JONES, LA CAVIERES & JP WRIGHT (2006). Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos* 115, 369–385.

BADANO EI, MA MOLINA-MONTENEGRO, C QUIROZ & LA CAVIERES (2002). Efectos de la planta en cojín *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) sobre la riqueza y diversidad de especies en una comunidad alto-andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 757-765.

□BILLINGS WD & HA MOONEY (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review*, 43: 481-529.

BLOSSEY B & R NÖTZOLD (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A hypothesis. *The Journal of Ecology*, 83:887–889

BRUNO JF, JJ STACHOWICZ & MD BERTNESS (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 119-125.

CASPER BB & RB JACKSON (1997). Plant competition underground. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 28:545–70

□CAVIERES L, EI BADANO, A SIERRA-ALMEIDA & M MOLINA-MONTENEGRO (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*, Vol. 39, No. 2: 229-236

CAVIERES LA, CL QUIROZ, MA MOLINA-MONTENEGRO, AA MUÑOZ & A PAUCHARD (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: 217-226.

CAVIERES LA, A PEÑALOZA & MTK ARROYO (2000). Altitudinal vegetation belts in the high-Andes of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 331–344.

CAVIERES LA & MTK ARROYO (1999). Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el valle del río Molina, Provincia de Santiago, Chile Central (33°S). *Rev. Geográfica de Chile Terra Australis*, 44: 79-86

CAVIERES LA, A PEÑALOZA, C PAPIĆ & M TAMBUTTI (1998). Efecto nodriza del cojín *Laretia acaulis* (Umbelliferae) en la zona alto-andina de Chile Central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71: 337-347.

DI CASTRI F & E HAJEK (1976). *Bioclimatología de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

□ ELTON CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (Methuen, London).

FRANCO AC & PS NOBEL (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77, 870–886.

FRIDLEY J.D.; JJ STACHOWICZ; S NAEEM, DF SAX, EW SEABLOOM, MD SMITH, TJ STOHLGREN, D TILMAN & B VON HOLLE (2007). The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88: 3-17

GRIME, J.P. (2001). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. Second edition. John Wiley and Sons, Chichester, UK.

□ HOFFMANN A, MT KALIN-ARROYO, F LIBERONA, M MUÑOZ & J WATSON (1998). *Plantas alto-andinas en la flora silvestre de Chile*. Santiago: Ediciones Fundación Claudio Gay, 280 pp.

KEANE RM & MJ CRAWLEY (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17:164–170

□ KÖRNER C (2003): *Alpine plant life*. Second edition. Berlin: Springer, 344 pp.

□ LEVINE JM & CM D'ANTONIO (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87: 15-26

LYONS KG, CA BRIGHAM, BH TRAUT & MW SCHWARTZ (2005). Rare Species and Ecosystem Functioning. *Conservation Biology* 19: 1019–1024.

MACK MC & CM D'ANTONIO (1998). Impact of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, 13:195-198

□MACK RN, D SIMBERLOFF, WM LONSDALE, H EVANS, M CLOUT & FA BAZZAZ (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10: 689–710

□MATTHEI O (1995): *Manual de las Malezas de crecen en Chile*. Santiago: Alfabeta impresores, 544 pp.

MOLINA-MONTENEGRO MA, EI BADANO, P HINOSTROZA & LA CAVIERES (2005) Intercambio gaseoso en dos especies de plantas altoandinas de Chile central: efecto de la asociación a plantas en cojín. *Ecología Austral* 15: 49-58.

□MOLINA-MONTENEGRO MA, C TORRES, MJ PARRA & LA CAVIERES (2000): Asociación de especies al cojín *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Hook. (Apiaceae) en la zona andina de Chile central (37°S). *Gayana Botanica*, 57: 161-168.

□NÚÑEZ C, M AIZEN & C EZCURRA (1999). Species associations and nurse plant effect in patches of high Andean vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 10: 357-364.

PALMER MW & TA MAURER (1997). Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds. *Journal of Vegetation Science* 8: 235-240

PAUCHARD A & K SHEA (2006). Integrating the study of nonnative plant invasions across spatial scales. *Biological Invasions*, 8: 399-413.

□PAUCHARD A, L CAVIERES & R BUSTAMANTE (2004). Comparing alien plant invasions among regions with similar climates: where to from here? *Diversity and Distributions*, 10: 371-375.

PAUCHARD A, C KUEFFER, H DIETZ, CC DAEHLER, J ALEXANDER, PJ EDWARDS, JR ARÉVALO, LA CAVIERES, A GUISAN, S HAIDER, G JAKOBS, K MCDOUGALL, CI MILLAR, BJ NAYLOS, CG PARKS, LJ REW, T Y SEIPEL

(2009). Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7:479-486

□PIMENTEL D (2002) Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. Cornell University Ithaca, New York. CRC Press

PYSEK P, DM RICHARDSON, J PERGL, V JAROS, Z SIXTOVA & E WEBER (2008) Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.23 No.5 237-244

□PYSEK P & L LYSKA (1991) Colonization of *Sibbaldia tetrandra* cushions on Alpine scree in the Palmiro-Alai Mountains, Central Asia. *Arctic and Alpine Research*, 23: 263-272

REJMÁNEK M (1989). Invasibility of Plant Communities. In Drake J.A., Mooney H.A., di Castri F. Groves RH, Kruger FJ, Rejmanek M & Williamson M, editors. *Biological invasions: A global perspective.*, pp 369-388. Wiley, Chichester, England.

REJMÁNEK M & DM RICHARDSON (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655–1661

RICHARDSON DM, P PYSEK, M REJMANEK, MG BARBOUR, FD PANETTA & CJ WEST (2000). Naturalisation and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6, 93–107.

ROZZI R, JD MOLINA. & P MIRANDA (1989). Microclima y periodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62:75-84

□SALA OE, FSIII CHAPIN, JJ ARMESTO, E BERLOW, J BLOOMFIELD, R DIRZO, E HUBER-SANWALD, LF HUENNEKE, RB JACKSON, A KINZIG, R LEEMANS, DM LODGE, HA MOONEY, M OESTERHELD, NL POFF, MT SYKES, BH WALKER, M WALKER & DH WALL (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-1774.

SANTIBAÑEZ F & M URIBE (1990). Atlas Agroclimático de la V Región y Región Metropolitana. Ministerio de Agricultura, Chile, Santiago.

SAX DF, BP KINLAN & KF SMITH (2007). A conceptual framework for comparing species assemblages in native and exotic habitats. *Oikos* 108, 457–464

SCHWARTZ MV, JH THORNE & JH VIERS (2006). Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation*, 127: 282–291.

SHEA K & P CHESSON (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 17: 170-176