

Invasiones secundarias: re-ensamble de comunidades invadidas

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área
Ciencias Agropecuarias*

Agostina Torres

Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Martín Andrés Núñez

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Comahue)

Doctor en Ecología y Evolución (University of Tennessee, EEUU)

Co-director

Mariano Alberto Rodríguez Cabal

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Comahue)

Doctor en Ecología y Evolución (University of Tennessee, EEUU)

Consejero de Estudios

María Semmartín

Ingeniera agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

Ana María Cingolani

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Doctora En Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Pedro Daleo

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Doctor Área Biología (Universidad Nacional de Mar del Plata)

JURADO

Sergio Martín Zalba

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Sur)

Doctor en Biología (Universidad Nacional del Sur)

Fecha de defensa de la tesis: 26 de marzo de 2021

DEDICATORIA

A mi familia.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue realizada en una universidad pública y con una beca doctoral de CONICET, agradezco a estas instituciones y a todos los argentinos por apoyar la educación pública y la ciencia nacional.

Agradezco enormemente a mis directores, Martín Nuñez y Mariano Rodríguez-Cabal, por su motivación por la ciencia, por haber creado un ambiente de trabajo respetuoso y placentero, por su enorme generosidad y, sobretodo, por confiar en mí, respetarme y darme libertad para seguir mis objetivos profesionales y personales. También agradezco a María Semmartin por guiarme durante dos tesis y muchos años en este camino.

Agradezco a Pablo Alarcón por su ayuda en el análisis de datos, en los muestreos de campo y las inspiradoras discusiones sobre ciencia. Más que nada, gracias por acompañarme estos años.

Agradezco enormemente a Teresa Moran-López por ayudarme con el análisis de los datos de comunidades, por sus invaluable consejos y por su contagioso entusiasmo por la ciencia.

Agradezco a Sara Kuebbing, Tadashi Fukami y Katie Stuble por su colaboración en esta tesis, gran parte de las ideas plasmadas aquí son directa o indirectamente fruto de su colaboración.

Agradezco enormemente a mis compañeros del Grupo de Ecología de Invasiones por la contención emocional, las críticas académicas y las risas, por el aprendizaje continuo.

Especialmente agradezco a Mariana, Nahuel y Aimé por su paciencia y amistad, por haber facilitado el tránsito por este camino.

Agradezco muy especialmente a mi familia, mis padres, mi hermano y mis abuelos por el apoyo incondicional durante estos años, por ser mi sostén en todo momento y en cualquier lugar del mundo.

Mis amigas y amigos, las de toda la vida, las/los de FAUBA, y las/los del doctorado, todos hicieron este camino más sencillo y disfrutable. Gracias por hospedarme en Buenos Aires, visitarme en Bariloche y acompañarme a la distancia. Gracias a Victoria Sanchez por su amistad incondicional y a Lucio Biancari por ayudarme desde el primer día.

Agradezco la ayuda desinteresada de Cecilia Ezcurra y Laura Ventura quienes con paciencia y mucho amor por las plantas me ayudaron a determinar las especies vegetales. Ariel Mayoral y Pablo Alvear fueron fundamentales en todas las tareas de campo y logísticas de esta tesis y, además, una compañía de lujo. La ayuda de Patricia Suarez, Luciana Ammassari y Nicolás Robredo con los experimentos de invernadero y el procesamiento de las muestras también fue muy importante. Un grupo enorme de estudiantes de biología del CRUB colaboró con el trabajo de campo, especialmente agradezco la ayuda Juan Cruz, Lihuen e Ignacio en Isla Victoria.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Agostina Torres

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS*Capítulo 1*

Torres, A., Alarcón, P.A., Rodríguez-Cabal, M.A. y Nuñez, M.A. 2018. Secondary invasions hinder the recovery of native communities after the removal of nonnative pines along a precipitation gradient in Patagonia. *Forests*, 9(7), p.394.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS.....	xi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xii
ABREVIATURAS.....	xiv
RESUMEN.....	xv
ABSTRACT.....	xvii
Capítulo 1.....	1
Introducción general.....	1
1. 1. Presentación del problema.....	2
1. 2. Antecedentes.....	3
1. 3. Objetivos.....	7
1. 3. 1. Objetivo general.....	7
1. 3. 2. Objetivos específicos.....	7
1. 4. Hipótesis.....	8
1. 5. Terminología.....	11
Capítulo 2.....	12
Las invasiones secundarias impiden la recuperación de las comunidades nativas a lo largo de un gradiente de precipitación ¹	12
2. 1. Introducción.....	13
2. 2. Materiales y métodos.....	16
2. 2. 1. Sistema de estudio.....	16
2. 2. 2. Diseño experimental.....	18
2. 2. 3. Análisis de datos.....	19
2. 3. Resultados.....	22
2. 4. Discusión.....	33
2. 5. Conclusiones.....	39
Capítulo 3.....	40
Los efectos de prioridad son modulados por las interacciones entre especies invasoras.....	40
3. 1. Introducción.....	41
3. 2. Materiales y métodos.....	45
3. 2. 1. Sitio de estudio y comunidades de mesocosmos.....	45
3. 2. 2. Diseño experimental.....	49
3. 2. 3. Mediciones y análisis de datos.....	52
3. 3. Resultados.....	54

3. 4. Discusión	58
3. 5. Conclusiones	64
Capítulo 4.....	65
El efecto de la remoción selectiva de una especie invasora sobre el re-ensamble de la comunidad depende de su identidad y del momento de remoción	65
4. 1. Introducción.....	66
4. 2. Metodología.....	70
4. 2. 1. Experimento de campo	71
4. 2. 1. 1. Sitio de estudio.....	71
4. 2. 1. 2. Diseño experimental	72
4. 2. 1. 3. Mediciones.....	74
4. 2. 1. 4. Análisis de datos	75
4. 2. 2. Experimento de mesocosmos	76
4. 2. 2. 1. Comunidades de mesocosmos	76
4. 2. 2. 2. Diseño experimental	77
4. 2. 2. 3. Mediciones y análisis de datos.....	78
4. 3. Resultados	80
4. 3. 1. Experimento de campo	80
4. 3. 1. 1. Interacción entre especies focales invasoras.....	80
4. 3. 1. 2. Efecto sobre la comunidad subdominante	81
4. 3. 1. 3. Efecto de los rasgos funcionales de las especies no-focales.....	84
4. 3. 2. Experimento en mesocosmos	86
4. 3. 2. 1. Interacción entre especies focales invasoras.....	86
4. 3. 2. 2. Efecto de las remociones selectivas sobre la comunidad de especies no-focales.	87
4. 4. Discusión	90
4. 5. Conclusiones	97
Capítulo 5.....	98
Efectos inversos de prioridad: el orden y el momento de remoción de múltiples especies invasoras determinan el re-ensamble de comunidades	98
5. 1. Introducción.....	99
5. 2. Materiales y Métodos	103
5. 2. 1. Experimento de campo	103
5. 2. 1. 1. Diseño experimental	103
5. 2. 1. 2. Análisis de datos	105

5. 2. 2. Experimento en mesocosmos	106
5. 2. 2. 1. Diseño experimental	107
5. 2. 2. 2. Análisis de datos	107
5. 3. Resultados	108
5. 3. 1. Experimento de campo	108
5. 3. 1. 1. Orden y momento de remoción	108
5. 3. 1. 2. Efecto de los rasgos	112
5. 3. 2. Experimento de mesocosmos	115
5. 4. Discusión	118
5. 5. Conclusiones	123
Capítulo 6.....	125
Invasiones secundarias: re-ensamble de comunidades invadidas.	125
Conclusiones generales	125
REFERENCIAS	133
Apéndices Capítulo 2	167
Apéndice 2. 1. Ubicación de los sitios.	167
Apéndice 2. 2. Lista de especies.....	168
Apéndice 2. 3. Cobertura media por uso del suelo.....	173
Apéndice 2. 4. Efecto de la precipitación y el uso del suelo sobre la riqueza de especies.	175
Apéndice 2. 5. Efecto de la precipitación y el uso del suelo sobre la cobertura de especies.....	176
Apéndices Capítulo 3	177
Apéndice 3. 1. Biomasa de especies focales	177
Apéndice 3. 2. Modelo para especies focales tempranas.	178
Apéndice 3. 3. Modelo para especies focales tardías.	179
Apéndice 3. 4. Biomasa de especies no-focales.	180
Apéndice 3. 5. Modelo para especies no-focales tardías.....	181
Apéndice 3. 6. Modelo para especies no-focales tempranas.	182
Apéndices Capítulo 4	183
Apéndice 4. 1. Modelo de Distribución Conjunta de Especies (JSDM)	183
Apéndice 4. 2. Lista de especies con el peso seco de semilla (mg), Área Foliar Específica (SLA, mm ² mg ⁻¹) y origen biogeográfico.....	187
Apéndice 4. 3. Efecto de la edad de la tala sobre la composición de especies.	189

Apéndice 4. 4. Especies con mayor SLA ocurrieron con menos probabilidad en talas más antiguas.....	191
Apéndice 4. 5. Biomasa estimada de las especies vecinas no-focales en el experimento de campo	193
Apéndice 4. 6. El SLA y el tamaño de la semilla no afectan la respuesta de las especies no-focales a las remociones selectivas.	200
Apéndice 4. 7. Biomasa promedio \pm S. E (g) de las especies vecinas no-focales en mesocosmos.....	202
Apéndices Capítulo 5	203
Apéndice 5. 1. Lista de especies con el peso seco de semillas (mg), Área Foliar Específica (SLA, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) y origen biogeográfico.....	203
Apéndice 5. 2. Efecto de la edad de la tala sobre la composición de los sitios.....	205
Apéndice 5. 3. Efecto de los rasgos sobre la probabilidad de ocurrencia de las especies en talas de distintas edades.....	207
Apéndice 5. 4. Biomasa estimada (g) de las especies no-focales vecinas en el experimento de campo.....	209
Apéndice 5. 5. Efecto de los rasgos de las especies sobre su respuesta a la historia de remoción en el campo.....	217
Apéndice 5. 6. Biomasa (g) \pm S. E de las especies vecinas no-focales en el experimento de mesocosmos.....	218
Apéndice 5. 7. Efecto del origen biogeográfico sobre la respuesta de las especies a la historia de remoción en mesocosmos.....	219

ÍNDICE DE CUADROS

Capítulo 3

Cuadro 3. 1 Composición inicial en comunidades de mesocosmos.....	48
---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo 2

Figura 2. 1 Estimaciones de riqueza de especies nativas, no-nativas y de la proporción de especies no-nativas a lo largo del gradiente de precipitación para cada tipo de uso de la tierra (comunidad nativa, post-remoción y plantación).	24
Figura 2. 2 Tasa de cambio (β_1) de la riqueza de especies nativas y no-nativas (A) y de la proporción de especies no-nativas (B) a lo largo del gradiente de precipitación.....	26
Figura 2. 3 Estimaciones de la cobertura (%) de especies nativas, no-nativas y de la proporción de cobertura de especies no-nativas a lo largo del gradiente de precipitación para cada tipo de uso de la tierra (comunidad nativa, post-remoción y plantación).	28
Figura 2. 4 Tasa de cambio (β_1) de la cobertura de especies nativas y no-nativas (A) y de la proporción de cobertura de especies no-nativas (B) a lo largo del gradiente de precipitación.	29
Figura 2. 5 Ordenamiento del Escalamiento Multidimensional No-Métrico (NMDS) de comunidades en escalas bidimensionales.....	31

Capítulo 3

Figura 3. 1 Hipótesis general.....	45
Figura 3. 2 Diseño experimental.	50
Figura 3. 3 Tamaño del efecto de la biomasa de las especies focales, nativas y no-nativas debido a la historia de ensamble.	55
Figura 3. 4 Respuesta de las especies no-focales relativa al control en los tratamientos de historia de ensamble.....	57

Capítulo 4

Figura 4. 1 Hipótesis general.....	70
Figura 4. 2 Diseño experimental.	73
Figura 4. 3 Abundancia de las especies focales en el experimento de remociones selectivas en el campo.	81
Figura 4. 4 Abundancias estimadas relativas al control en los tratamientos de remociones selectivas a campo.....	84
Figura 4. 5 Abundancias medias estimadas relativas al control de las especies no-focales nativas y no-nativas en los tratamientos de remociones selectivas a campo.	85

Figura 4. 6 Abundancia media de las especies focales en el experimento de remociones selectivas en mesocosmos.....	87
Figura 4. 7 Biomasa estimada relativa al control de las especies no-focales en los tratamientos de remociones selectivas en mesocosmos.....	89
Figura 4. 8 Biomasa media estimada relativas al control de las especies no-focales nativas y no-nativas en los tratamientos de remociones selectivas a campo.....	90

Capítulo 5

Figura 5. 1 Hipótesis general.....	103
Figura 5. 2 Diseño experimental.	105
Figura 5. 3 Abundancia estimada relativa al control de las especies no-focales en los tratamientos de remoción secuencial.	109
Figura 5. 4 Abundancia estimada relativa al control de las especies no-focales en los tratamientos de remoción simultánea en distintos momentos.....	111
Figura 5. 5 Abundancia media relativa al control de las especies no-focales para los tratamientos de historia de remoción en función del SLA (área foliar específica).....	113
Figura 5. 6 Abundancia media relativa al control de las especies no-focales para los tratamientos de historia de remoción en función del origen biogeográfico.....	114
Figura 5. 7 Biomasa estimada (gramos) relativa al control de las especies no-focales en los tratamientos de historia de remoción.	116
Figura 5. 8 Asociaciones estimadas a partir de las correlaciones resicuales entre las especies no-focales.....	118

ABREVIATURAS

JSDM	Modelos de Distribución Conjunta de Especies, por sus siglas en inglés
N	Nitrógeno
NMDS	Escalamiento Multidimensional No Métrico, por sus siglas en inglés
SLA	Área Foliar Específica (mm/g), por sus siglas en inglés
<i>vs</i>	<i>versus</i>

RESUMEN

Invasiones secundarias: re-ensamble de comunidades invadidas

Las invasiones de múltiples especies no-nativas amenazan las comunidades nativas en todo el mundo. En algunos casos, las especies invasoras se facilitan entre sí, lo que exacerba sus impactos sobre las especies nativas; mientras que en otros casos una invasora puede reducir el impacto de otra debido a interacciones negativas. En esta tesis, enfatizo la necesidad de estudiar las plantas invasoras co-ocurrentes y exploro cómo el contexto ambiental y las contingencias históricas influyen en su interacción y determinan el establecimiento de nuevas invasoras, un proceso conocido como invasiones secundarias. Un muestreo de comunidades establecidas luego de la remoción de Pináceas no-nativas muestra que la aridez actúa como filtro ambiental para las especies invasoras secundarias, mientras que la ausencia de resistencia biótica favorecería su establecimiento en ambientes más húmedos. La manipulación del orden y el momento de arribo a la comunidad (*i.e.* efectos de prioridad) de dos arbustos invasores, *Rosa rubiginosa* y *Cytisus scoparius*, mostró que el éxito de las especies invasoras dependió más de no llegar más tarde que la especie co-invasora que de llegar temprano a la comunidad. Los experimentos de remoción selectiva exhibieron una interacción negativa asimétrica entre los arbustos co-dominantes que determinaría una facilitación indirecta a las nativas no-focales. La manipulación de la historia de remoción mostró la existencia de efectos inversos de prioridad, tal que el orden de remoción afectó la estructura y la composición funcional de la comunidad y sugiere que el reajuste temporal de la red de interacciones afecta el re-ensamble en el mediano plazo. En conjunto, esta tesis sugiere que las interacciones directas e indirectas de las especies invasoras afectarían las invasiones secundarias y que la manipulación del orden de arribo y

de remoción de las especies invasoras tendría implicancias en la recuperación de la vegetación nativa.

Palabras clave: contexto-dependencia, contingencias históricas, efectos inversos de prioridad, efectos de prioridad, ensamble de comunidad, restauración.

ABSTRACT

Secondary invasions: reassembly of invaded communities.

Invasions by multiple non-native species threaten native communities around the world. In some cases, invaders facilitate each other, exacerbating their impacts on native species, whereas in other cases one invasive can reduce the impact of another due to competition. In this thesis, I emphasize the need to study co-occurring invasive plants, and I explore how the environmental context and historical contingencies influence nonnative interactions and determine the establishment of new invaders, giving rise to a process called secondary invasions. A survey of communities after invasions by Pinaceae showed that drought acts as an environmental filter for secondary invaders, whereas the absence of biotic resistance would favor their establishment in more humid environments. The manipulation of the priority effects of two co-occurring invasive shrubs, *Rosa rubiginosa* and *Cytisus scoparius*, showed that the success of the invasive species depended on not being later than other invaders rather on arriving early to the community. Through selective removals, I found an asymmetric negative interaction between co-dominant shrubs that indirectly facilitates the sub-dominant native ones. The manipulation of the history of removal showed the existence of inverse priority effects, such that the order of removal affected the structure and functional composition of the community, and suggests that the temporal readjustment of the interaction network affects community reassembly. Overall, my work suggests that direct and indirect nonnative interactions determine the fate of secondary invasions and that manipulation of the order of arrival and removal of co-occurring nonnative species has implications for native vegetation recovery.

Keywords: historical contingencies, priority effects, context-dependency, community assembly, inverse priority effects, restoration

Capítulo 1

Introducción general

1. 1. Presentación del problema

Las invasiones biológicas constituyen uno de los procesos más conspicuos del cambio global y una de las principales amenazas a la biodiversidad en todo el mundo (Díaz et al., 2019). Las plantas invasoras pueden excluir competitivamente a las especies nativas debido al aumento de la producción de biomasa aérea (Vilà et al., 2011), al aumento de la sombra causado por una fenología extendida (Fridley, 2012), a cambios en el ciclado de nutrientes (Ehrenfeld, 2010), en la biota del suelo (Reinhart y Callaway, 2006; Wardle y Peltzer, 2017) entre otros. Cuando las plantas invasoras disminuyen la disponibilidad de espacio, luz y recursos en una comunidad y/o empobrecen las condiciones del hábitat, el desempeño de las poblaciones nativas y la diversidad de comunidades enteras declinan (Vilà et al., 2011; Wardle y Peltzer, 2017). La mayoría de los ecosistemas del mundo se encuentran invadidos por múltiples especies no-nativas (Van Kleunen et al., 2015) que interactúan entre sí y con las especies nativas residentes. Si bien existe amplia evidencia sobre los impactos de especies invasoras individuales, particularmente en las comunidades de plantas nativas (Vilà et al., 2011; Simberloff et al., 2013), el impacto conjunto de las especies invasoras que co-ocurren está apenas comenzando a ser documentado (Simberloff, 2006; Kuebbing et al., 2014, 2016). En algunos casos, las invasoras se facilitan entre sí, lo que exacerba sus impactos sobre las especies nativas (Simberloff y Von Holle, 1999), mientras que en otros casos una invasora puede reducir el impacto de otra debido a la competencia. Esta evidencia sugiere que las comunidades invadidas por múltiples especies quedan inmersas en una dinámica compleja y expone la necesidad de evaluar la manera en que interactúan a fin de comprender y manejar las comunidades afectadas (Kuebbing et al., 2013).

El manejo de comunidades invadidas por múltiples especies no-nativas co-ocurrentes representa un desafío para la restauración ecológica (Zavaleta et al., 2001; Kettenring y Adams,

2011; Pearson et al., 2016), cuyo principal objetivo es recuperar la estructura y el funcionamiento del ecosistema previo a la invasión (Suding et al., 2015). El resultado de la remoción de especies no-nativas, una de las práctica más comunes para reducir el impacto de las invasiones, es altamente impredecible (Zavaleta et al., 2001; Buckley y Han, 2014). Pocas veces se evalúa la recuperación de la estructura o el funcionamiento de las comunidades y, de hecho, la mayoría de los estudios que abordan el manejo de especies no-nativas se enfocan únicamente en la respuesta de la especie manejada, sin considerar el contexto de su comunidad (Pearson et al., 2016; Prior et al., 2018). Cuando se evalúa el impacto comunitario de la remoción de especies invasoras, uno de los problemas más reportados son las *invasiones secundarias*, un proceso por el cual otras especies invasoras que antes no eran abundantes se vuelven dominantes luego de la remoción (Pearson et al., 2016; D'Antonio et al., 2017). Para alcanzar la restauración del sistema en su conjunto es necesario, por lo tanto, incrementar el conocimiento sobre los factores que conducen a un re-ensamble de comunidades post-remoción (*i.e.* re-ensamble) invadido. Una mejor comprensión de los procesos que promueven la invasión de especies no-nativas después de la remoción de una especie invasora dominante puede ayudar a predecir el resultado del manejo así como mejorar la asignación de recursos destinados a la conservación de la biodiversidad.

1. 2. Antecedentes

El ensamble de comunidades constituye el proceso de formación de una comunidad local (Kraft y Ackerly, 2014). La teoría de ensamble de comunidades propone que la composición y la abundancia relativa de especies dentro de una comunidad está determinada por una serie de filtros jerárquicos que permiten o impiden el paso de cada posible miembro en función de sus rasgos funcionales (Keddy, 1992). Para lograr establecerse en una comunidad, las especies nativas y no-nativas deben afrontar filtros tales como patrones históricos de especiación y

migración, dispersión, factores abióticos e interacciones bióticas (Götzenberger et al., 2012; HilleRisLambers et al., 2012; Pearson et al., 2018). Estos filtros actúan a distintas escalas, siendo los filtros de dispersión, abióticos y bióticos los más importantes a nivel de comunidad local (Götzenberger et al., 2012). Qué procesos determinan la diversidad y la composición de especies en las comunidades locales ha sido una de las preguntas fundamentales en la ecología de comunidades durante décadas (*e.g.* Gleason, 1927; Clements, 1936; Keddy, 1992; Chesson, 2000; HilleRisLambers et al., 2012; Thompson et al., 2020). En el actual contexto de cambio global, esta pregunta se ha extendido hacia entender los procesos que impiden o facilitan la invasión de especies no-nativas en las comunidades (Shea y Chesson, 2002).

La historia ecológica y evolutiva desigual entre especies nativas y no-nativas, sumado a los posibles sesgos de dispersión antropogénica experimentados por las especies no-nativas, suelen conducir a diferencias en los rasgos del *pool regional de especies* nativas y no-nativas (*i.e.* el conjunto de especies que potencialmente podrían colonizar y establecerse dentro de una comunidad) (Pearson, Ortega, Özkan, et al., 2018). Debido a que los filtros del ensamble actúan sobre los rasgos de las especies, es esperable que ocurran sesgos de procedencia (*i.e.* efectos del origen biogeográfico) en la estructura final de la comunidad (Pearson, Ortega, Özkan, et al., 2018). Por ejemplo, muchos rasgos relacionados con una estrategia de adquisición rápida de recursos (*e.g.* tasa de crecimiento, área foliar, contenido de N, cantidad de semillas producidas) suelen ser más comunes en especies no-nativas invasoras, lo que favorecería su establecimiento en comunidades ricas en recursos o disturbadas (Leishman et al., 2007; Van Kleunen et al., 2010; Jauni et al., 2015; Lembrechts et al., 2016).

La estructura de las comunidades locales es comúnmente concebida como el resultado de procesos determinísticos y estocásticos (Leibold y McPeck, 2006; Adler et al., 2007). En un

extremo, las teorías determinísticas proponen que los procesos basados en el nicho, como el filtro ambiental y las interacciones bióticas, determinan en gran medida los patrones de diversidad y la composición de especies (Hutchinson, 1957, 1959). En tal caso, las comunidades locales con condiciones ambientales similares deberían tener una composición comunitaria similar. Por el contrario, las teorías basadas en procesos estocásticos enfatizan en la colonización, la extinción aleatoria y la deriva ecológica como determinantes de la estructura de la comunidad (*e.g.* Hubbell, 2001; Adler et al., 2007; Chase y Myers, 2011). Las *contingencias históricas de ensamble*, entendidas como el efecto del orden y el momento de llegada de las especies a la comunidad (*i.e.* el contexto temporal) han ganado atención como un proceso fundamental en la estructuración de las comunidades ya que combinan componentes determinísticos y estocásticos (Chase, 2003; Fukami, 2015). Pequeñas diferencias en el orden y el momento de llegada de las especies puede cambiar la manera en que éstas interactúan (Fukami, 2015), de manera que las contingencias históricas finalmente modularían cambios en los filtros bióticos y abióticos. Sin embargo, en muchos casos, las contingencias históricas son consideradas estocásticas porque el orden y el momento de llegada de las especies a una comunidad depende de un gran número de factores que interactúan de manera compleja y que son difíciles de medir, lo que hace que el resultado de las interacciones de las especies se vuelva impredecible (Vannette y Fukami, 2014). En conjunto, pequeñas diferencias en el orden y el momento de llegada puede conducir a múltiples equilibrios estables alternativos, incluso cuando todas las especies tienen eventualmente acceso a la comunidad (Drake, 1991; Chase, 2003; Vannette y Fukami, 2014).

Las variaciones en los filtros de ensamble y en la historia de ensamble pueden tener fuertes implicancias en el grado de invasión de una comunidad. La evidencia sugiere que la susceptibilidad de las comunidades a la invasión puede variar en función de las condiciones

ambientales (Zefferman et al., 2015), la resistencia biótica (Levine, 2000; Levine et al., 2004) y la disponibilidad de recursos (Davis et al., 2000; Jauni et al., 2015; Pearson, Ortega, Villarreal, et al., 2018). La historia de ensamble también puede ser clave en determinar el nivel de invasión de una comunidad (Grman y Suding, 2010; Wilsey et al., 2011, 2015; Dickson et al., 2012; Stuble y Souza, 2016) y el éxito de restauración (Stuble et al., 2017; Young et al., 2017; Weidlich et al., 2020). Por ejemplo, la evidencia sugiere que las especies no-nativas invasoras suelen tener fenologías tempranas, comparado con las especies nativas, que favorecen su dominancia en las comunidades (Wilsey et al., 2011, 2015; Dickson et al., 2012).

En este contexto, esta tesis explora cómo ciertos filtros abióticos y bióticos influyen en la invasión de especies no-nativas durante el re-ensamble luego de la remoción de una o más especies invasoras previamente dominantes, y cómo las contingencias históricas del re-ensamble afectan la estructura de la comunidad y el éxito de restauración. Específicamente, esta tesis se focaliza en las invasiones secundarias que ocurren en las comunidades donde se han removido Pináceas no-nativas (pinos) previamente dominantes. La remoción de pinos invasores es una estrategia de manejo común en todo el mundo cuyo objetivo es la recuperación de los ecosistemas nativos, aunque la invasión *a posteriori* de otras especies no-nativas frecuentemente impide la recuperación de la vegetación nativa (Nuñez et al., 2017; Sample et al., 2019). Particularmente, me enfoqué en la invasión secundaria de dos especies arbustivas focales altamente invasoras en el noroeste de la Patagonia, *Rosa rubiginosa* y *Cytisus scoparius*, cuya remoción también puede conducir a nuevas invasiones secundarias. Ambas especies se asocian con frecuencia a sitios disturbados como las comunidades post-remoción, pero también pueden invadir comunidades de bosques, matorrales y estepas con diversos grados de apertura y

cobertura del dosel, conduciendo en ocasiones a stands mono-específicos (Damascos y Gallopin, 1992; Bossard y Rejmanek, 1994; Sample et al., 2019).

1. 3. Objetivos

1. 3. 1. Objetivo general

El objetivo general de esta tesis es describir los patrones generales de invasiones secundarias en comunidades del noroeste de la Patagonia argentina e identificar los procesos que operan en el re-ensamble de las comunidades y que promueven la invasión de especies no-nativas en las comunidades post-remoción.

1. 3. 2. Objetivos específicos

Objetivo 1. Explorar la respuesta de la comunidad a la remoción de Pináceas no-nativas en un gradiente natural de precipitación (Capítulo 2).

Objetivo 2. Examinar el efecto de la historia de ensamble (*i.e.* efectos de prioridad) de dos especies invasoras, *Cytisus scoparius* y *Rosa rubiginosa*, sobre su desempeño y la estructura de comunidades invadidas por múltiples especies (Capítulo 3).

Objetivo 3. Evaluar el efecto de remociones selectivas de dos especies invasoras, *Cytisus scoparius* y *Rosa rubiginosa*, sobre el desempeño de la especie co-invasora no removida y la estructura del re-ensamble de la comunidad (Capítulo 4).

Objetivo 4. Evaluar el efecto de la historia (orden y momento) de remoción de dos especies invasoras, *Cytisus scoparius* y *Rosa rubiginosa*, sobre la estructura del re-ensamble de la comunidad (Capítulo 5).

1. 4. Hipótesis

En esta tesis se evaluaron las siguientes hipótesis (*H*) y predicciones (*P*):

Capítulo 2. H1: La aridez actúa como filtro ambiental a la invasión de especies no-nativas durante el re-ensamble de comunidades.

P1: La abundancia y la riqueza de especies no-nativas será menor en comunidades post-remoción de ambientes más áridos comparado con ambientes más húmedos en el gradiente de precipitación.

Evalué esta hipótesis mediante un muestro descriptivo de la vegetación tanto en comunidades nativas, dominadas por no-nativas y comunidades post-remoción a lo largo de un gradiente de precipitación natural.

Capítulo 3. H2: La historia de arribo de las especies invasoras focales, i.e. el orden de llegada a la comunidad, afecta su éxito de invasión y el re-ensamble de la comunidad.

Específicamente, la tendencia de los arbustos invasores focales a colonizar y dominar zonas abiertas y disturbadas les permiten obtener una ventaja competitiva por llegar temprano a la comunidad mediada por un incremento en su tamaño relativo. En cambio, las invasoras focales tendrán un menor desempeño cuando lleguen tardíamente a la comunidad debido a la resistencia biótica ejercida por las especies no-focales nativas y no-nativas tempranas. Además, si las especies invasoras focales compiten fuertemente entre sí, el beneficio por llegar temprano será aún mayor cuando la llegada temprana de una invasora dominante implique llegar antes que la especie co-invasora y el costo por llegar tarde será mayor cuando la llegada tardía implique llegar después que la especie co-invasora. Por último, las especies nativas no-focales,

presumiblemente menos competitivas, serán afectadas negativamente en mayor medida que las especies no-focales no-nativas debido a la llegada temprana de las especies invasoras focales.

P2: La biomasa acumulada en una temporada de crecimiento por las especies focales invasoras será mayor en los tratamientos de llegada temprana y será menor en los tratamientos de llegada tardía de especies focales comparado con el control (llegada simultánea).

Independientemente del orden respecto a las especies no-focales, la biomasa de una especie focal será mayor cuando la especie co-invasora llegue tardíamente comparada con la situación en que ambas llegan en el mismo momento y viceversa. Las especies no-focales nativas acumularán menos biomasa que las especies no-focales no-nativas cuando las especies focales lleguen antes a la comunidad.

Evalué esta hipótesis mediante un experimento en comunidades de mesocosmos, en el que se modifiqué el orden y el momento de llegada de las especies focales invasoras a la comunidad. Manipulé el orden de llegada de manera que las especies focales lleguen, tanto separadas como juntas y más temprano y más tarde en la temporada de crecimiento que la comunidad subdominante.

Capítulo 4. H3: El efecto de las remociones selectivas de las especies invasoras focales cambia con la identidad de la especie removida y el momento de remoción. Específicamente, la respuesta de las especies varía con la identidad de la especie removida debido a diferencias en las interacciones bióticas directas entre especies focales y a las interacciones directas e indirectas con especies no-focales. Además, el momento de la remoción selectiva modificará la respuesta de la especie co-invasora y de las especies no-focales debido a la variación temporal en las interacciones bióticas.

P3: La remoción de la especie más competitiva generará un incremento mayor en la abundancia de la especie co-dominante comparado con la remoción de la especie menos competitiva y afectará en mayor medida la estructura de la comunidad subdominante. El efecto será más fuerte durante la época de crecimiento (verano) comparado con la época más fría (otoño).

Para evaluar esta hipótesis realicé un experimento de remoción en campo y otro en invernadero, en los cuales removí selectivamente a dos especies focales invasoras en distintos momentos del año. Luego de dos años, evalué la abundancia de la especie co-dominante y la estructura de la comunidad subdominante.

Capítulo 5. H4: La historia de remoción de múltiples especies no-nativas, i.e. el orden y momento de remoción, afecta la estructura de las comunidades. La remoción tardía de una especie genera efectos temporales en la comunidad que persisten luego de su remoción y ese efecto depende de la identidad de la especie que se remueve más tarde. El momento de remoción *per se* modifica la capacidad de las especies no-focales de responder al aumento de la disponibilidad de recursos generada por la remoción. Además, los rasgos de las especies no-focales modulan su respuesta a la historia de remoción ya que determinarán su capacidad de colonizar ambientes altamente competitivos y/o distintos contextos abióticos a lo largo del año.

P4: La remoción tardía de la especie más competitiva, comparada con la remoción tardía de la especie menos competitiva, generará un impacto mayor en las especies nativas no-focales. La remoción simultánea temprana favorecerá el crecimiento de especies oportunistas no-nativas comparado con la remoción tardía.

Para evaluar esta hipótesis realicé un experimento de remoción en campo y otro en invernadero en los cuales se removieron dos especies focales invasoras en distinto orden (una antes que la otra y viceversa) y momento (remociones simultáneas en distintos momentos del año). Luego de dos años, evalué la estructura de la comunidad subdominante.

1. 5. Terminología

En esta tesis, utilizaré indistintamente los términos *no-nativas* e *invasoras* para hacer referencia a especies introducidas por medios antropogénicos en comunidades donde no ocurren naturalmente (Pearson, Ortega, Özkan, et al., 2018). Además, utilizaré *pino/s* para hacer referencia a especies no-nativas de la familia Pinaceae, tanto del género *Pinus* como de otros géneros dentro de la familia (e.g. *Pseudotsuga*). A lo largo de la tesis, usaré el término *desempeño* (*fitness*, en inglés) como una aptitud a nivel de especie, medida por la abundancia de la especie (*sensu* HilleRisLambers et al., (2012), que difiere del término que hace referencia a la aptitud evolutiva o individual. Además, cuando me refiera al *momento* de ensamble, *momento* de llegada, *momento* de remoción estaré haciendo referencia al contexto temporal en que el fenómeno transcurre que, como tal, incluye las circunstancias del período de tiempo.

En cuanto a la numeración, utilizaré una *coma* (e.g. diez mil = 10,000) para separar millares y un *punto* (e.g. $\frac{1}{2} = 0.5$) para separar decimales.

Capítulo 2

Las invasiones secundarias impiden la recuperación de las comunidades nativas a lo largo de un gradiente de precipitación¹

¹ Este capítulo fue publicado en la revista *Forests*. Cita;

Torres, A., Alarcón, P.A., Rodríguez-Cabal, M.A. y Nuñez, M.A. 2018. Secondary invasions hinder the recovery of native communities after the removal of nonnative pines along a precipitation gradient in Patagonia. *Forests*, 9(7), p.394.

2. 1. Introducción

El ensamble de comunidades depende del contexto ya que la importancia relativa de los distintos procesos varía en función de las condiciones abióticas y bióticas de cada sistema (He et al., 2013). Por ejemplo, la facilitación entre especies tiende a ser más fuerte en ambientes estresantes, mientras que en ambientes menos estresantes tiende a predominar la competencia (Bertness y Callaway, 1994; He et al., 2013). Por tal motivo, el grado de invasión de las comunidades puede cambiar en función de las condiciones ambientales y bióticas en las que ocurre. De hecho, como mencioné en el Capítulo 1, las comunidades post-remoción son frecuentemente colonizadas e invadidas por especies no-nativas (Kettenring y Adams, 2011; Pearson et al., 2016; Prior et al., 2018). Sin embargo, en determinadas condiciones, la remoción de especies no-nativas ha dado lugar a resultados satisfactorios en términos de restauración (Cuevas y Zalba, 2010; Galloway et al., 2017). Por lo tanto, aunque el re-ensamble de las comunidades post-remoción de especies invasoras puede parecer *a priori* altamente impredecible, la contexto-dependencia de las invasiones podría explicar parte de la variabilidad en la respuesta de las comunidades post-remoción ya que tanto la presión de propágulos de especies no-nativas como las condiciones ambientales y las interacciones bióticas que favorecen su establecimiento y crecimiento pueden variar a lo largo de gradientes ambientales naturales. En otras palabras, el estudio de la contexto-dependencia podría ayudarnos a entender si ciertas condiciones ambientales favorecen re-ensambles invadidos más que otras.

Una vez superado el filtro de dispersión, las especies presentes en el sitio deben encontrar en el nuevo ambiente las condiciones ambientales y las interacciones necesarias para poder establecerse y/o crecer. Las condiciones abióticas (*i.e.* filtro abiótico de ensamble) pueden

modular la variabilidad en las abundancias relativas y la composición de plantas en comunidades post-remoción (D'Antonio et al., 2017). Particularmente, las condiciones ambientales hostiles, definidas como sitios con limitación extrema de algún recurso, donde las condiciones abióticas pueden crear una rápida mortalidad de las plantas (*e.g.* heladas, calor extremo, sequía), pueden actuar como un fuerte filtro que impida el establecimiento de especies no-nativas. De hecho, la evidencia sugiere que los ambientes más hostiles tienen un número menor de especies invasoras que los ambientes más benignos (Stohlgren et al., 2003, 2008; Funk, 2013; Zefferman et al., 2015; D'Antonio et al., 2017). Por ejemplo, en una revisión sistemática, Sorte et al., (2013) encontraron que la sequía favorece a especies nativas más que a especies no-nativas. De esta manera, la evidencia sugiere que la ocurrencia de invasiones secundarias en ambientes hostiles sería menos probable ya que dependerá de la presencia de especies no-nativas adaptadas a tales condiciones ambientales y capaces de responder rápidamente en condiciones de crecimiento relativamente pobres (Harms y Hiebert, 2006; D'Antonio et al., 2017). Por lo tanto, sería esperable que el nivel de invasiones secundarias, medido tanto en riqueza como en abundancia de especies, sea menor en condiciones ambientales comparativamente más adversas.

Las condiciones bióticas también pueden modular la respuesta de la comunidad a las condiciones ambientales. Por ejemplo, la hipótesis de la resistencia biótica postula que las comunidades más diversas exhiben una mayor resistencia a las invasiones que las comunidades menos diversas (Elton, 1958; Levine, 2000). Las comunidades más diversas dejan menos recursos sin explotar, lo que reduce las invasiones mediante la competencia por recursos (Levine et al., 2004). Además, la competencia por los recursos puede ser más fuerte en entornos más benignos, promoviendo en consecuencia la resistencia biótica de las especies nativas (Bertness y Callaway, 1994). Del mismo modo, las interacciones entre especies no-nativas pueden influir en

las invasiones secundarias (Kuebbing y Nuñez, 2015, 2016). De hecho, la competencia entre especies no-nativas puede determinar que la eliminación de una especie no-nativa dominante libere de la competencia a otras especies no-nativas no-focales, favoreciendo así las invasiones secundarias (Kuebbing y Nuñez, 2015, 2016). Así, es esperable que la importancia relativa del filtro abiótico y biótico determine patrones contrastantes de invasiones en comunidades con y sin remoción a lo largo del gradiente. En este contexto, surge la necesidad de desarrollar principios generales respecto a la contexto-dependencia de las invasiones secundarias y su influencia en la restauración de las comunidades invadidas (D'Antonio et al., 2017).

Las especies no-nativas de la familia Pinaceae (pinos) han sido plantadas en varias regiones del hemisferio sur (*e.g.* Argentina, Nueva Zelanda, Australia, Sudáfrica) con fines forestales donde, posteriormente, han invadido hábitats prístinos (Nuñez et al., 2017). Tanto las plantaciones como las invasiones de pinos producen un amplio espectro de cambios en los ecosistemas nativos (Nuñez et al., 2017), desde pérdida de biodiversidad nativa (Nuñez y Raffaele, 2007) hasta cambio en los regímenes de incendios (Franzese y Raffaele, 2017; Paritsis et al., 2018), pasando por cambios en los ciclos biogeoquímicos y en la comunidad subterránea (Dickie et al., 2014). La remoción de pinos, tanto plantados como invasores, es una estrategia de manejo común en todo el mundo cuyo objetivo es la recuperación de los ecosistemas nativos, aunque su eficacia ha sido escasamente documentada (APN, 1988; Nuñez et al., 2017; Sample et al., 2019). La remoción de los pinos representa un desafío para la restauración de los ecosistemas, ya que la invasión por parte de otras especies ocurrida *a posteriori* impiden la recuperación de la vegetación nativa y dejan vastas áreas con baja productividad maderera y bajo valor de conservación (Nuñez et al., 2017; Sample et al., 2019). Por lo tanto, una mejor comprensión del efecto de la remoción de pinos sobre la estructura de la comunidad vegetal y de

las condiciones que promueven las invasiones en re-ensambles post-pinos podría contribuir al diseño de estrategias de restauración más eficientes.

El objetivo de este capítulo es explorar la respuesta de la comunidad a la remoción de pinos en un gradiente natural de precipitación. La hipótesis es que la aridez actúa como filtro ambiental a la invasión de especies no-nativas durante el re-ensamble de comunidades luego de la remoción de pinos, ya que las especies no-nativas tolerantes al estrés hídrico estarían sub-representadas en el *pool* regional de especies (Zefferman et al., 2015; D'Antonio et al., 2017). Es esperable entonces que el nivel de invasiones secundarias (la abundancia y la riqueza de especies no-nativas en comunidades post-remoción) sea menor en ambientes más áridos comparado con ambientes más húmedos del gradiente de precipitación.

2. 2. Materiales y métodos

2. 2. 1. Sistema de estudio

Este estudio observacional, así como el resto de los experimentos de esta tesis, se realizaron en el noroeste de la Patagonia argentina. Esta región se caracteriza por un marcado gradiente de precipitación Este–Oeste causado por el efecto de sombra de lluvia que genera la Cordillera de los Andes, la cual actúa como una barrera para el aire húmedo proveniente del Océano Pacífico (Puelo et al., 1998). La precipitación, que se concentra entre abril y septiembre, decrece hacia el Este desde los ~3,000 mm hasta 500 mm por año en 100 km (Jobbágy et al., 1995; Suarez y Kitzberger, 2010). La temperatura media anual es de 7.9 °C, con temperaturas máximas en enero y febrero (Suarez y Kitzberger, 2010).

La vegetación cambia a lo largo del gradiente de precipitación. Los bosques templados típicos de los sitios más húmedos en el extremo Oeste son reemplazados por bosques de cipreses (*Austrocedrus chilensis*) y matorrales en el ecotono y, hacia el extremo Este, por la estepa gramínea o arbustiva (Cabrera y Willink, 1973). Los bosques templados andino-patagónicos son un tipo de vegetación dominada por bosques siempre verdes (dominados por coihue *Nothofagus dombeyi*), deciduos (dominados por lenga *N. pumilio* y ñire *N. antártica* y roble pellín *N. obliqua*) o mixtos (Oyarzabal et al., 2018). Los bosques de coihue y roble pellín ocurren frecuentemente entre los 37.8°S y los 47° S y dominan la región que estudia esta tesis (Oyarzabal et al., 2018). Los bosques deciduos, dominados principalmente por lenga y ñire, se limitan a las zonas elevadas y/o occidentales del gradiente (Oyarzabal et al., 2018), aunque el ñire también domina en bosques achaparrados en la parte más oriental del gradiente (Oliva et al., 2001). El sotobosque está dominado por los siguientes árboles y arbustos: radal (*Lomatia hirsuta*), maitén (*Maytenus boaria*), laura (*Schinus patagonicus*), chin-chin (*Azara microphylla*), maqui (*Aristotelia chilensis*), caña colihue (*Chusquea culeou*), calafate y michay (*Berberis sp.*) (Oyarzabal et al., 2018). En la porción extra andina la abundancia de arbustos aumenta y la de gramíneas decrece a medida que la precipitación media anual se reduce hacia el Este (Paruelo et al., 1998). En el ecotono, es posible encontrar un mosaico de bosques caducifolios y de estepa. La cobertura de la vegetación es relativamente alta (64 %) y está dominada por coirón (*Festuca pallescens*, *Pappostipa speciosa*) y acompañada por especies tales como *Rytidosperma pictum*, *Lathyrus magellanicus*, *Senecio sericeonites* y *Azorella prolifera* (Oyarzabal et al., 2018). En la zona más seca del gradiente la vegetación típica es estepa arbustiva dominada por *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis*, *Poa ligularis* y *Poa lanuginosa*, y por arbustos como *Adesmia*

volckmannii y *Berberis microphylla*. Este tipo de vegetación tiene muchas variantes en función de las especies no-focales (Oyarzabal et al., 2018).

En esta región, se han introducido muchas especies no-nativas desde la ocupación europea. El pino murrayana (*Pinus contorta*) y el pino oregón (*Pseudotsuga menziesii*) son las principales especies de pinos que invaden las comunidades nativas en esta zona. Además de los pinos, muchas otras especies no-nativas han sido introducidas, lo que ha favorecido a que la riqueza de especies no-nativas sea muy alta (Ezcurra y Brion, 2005; Zuloaga et al., 2008). Algunas especies son casuales, mientras que otras son altamente invasivas, como la mosqueta (*Rosa rubiginosa*) y la retama (*Cytisus scoparius*) (Damascos y Gallopin, 1992; Simberloff et al., 2003).

2. 2. 2. *Diseño experimental*

Para evaluar el efecto de las condiciones ambientales sobre las invasiones secundarias y la estructura de la comunidad post-remoción realicé un muestreo en 16 sitios (Apéndice 2. 1) a lo largo del gradiente de precipitación anteriormente mencionado durante la temporada de crecimiento 2016-2017. La distancia media entre los sitios fue de ~ 20 km. En cada sitio seleccioné tres tipos de comunidades según el uso del suelo: (1) post-remoción: comunidades re-ensambladas luego de la remoción de plantaciones de pinos. El tiempo transcurrido desde la remoción de los pinos varió entre dos y ocho años. Dado que el tiempo de restauración es un factor determinante de la recuperación de la comunidad, una correlación entre la edad post-remoción y la precipitación podría sesgar los resultados. Por ello, evalué la existencia de esta correlación y no encontré evidencia de un posible sesgo en tal sentido ($r = -0.013$, $p\text{-valor} = 0.96$); (2) Plantación: las plantaciones de pinos representaron la situación previa a la remoción.

Todas las plantaciones muestreadas se encontraron en estadio maduro; (3) Comunidad nativa: sotobosque de áreas dominadas por vegetación nativa que representaron un nivel de referencia, ya que mostraron un nivel bajo de disturbio antropogénico.

En cada comunidad, coloqué aleatoriamente tres parcelas observacionales (4 m^2) para evaluar la estructura de la comunidad. En cada parcela, registré la composición de especies y su abundancia estimada como la cobertura aérea porcentual por especie. Las especies fueron determinadas y clasificadas por su origen biogeográfico (nativas vs. no-nativas) siguiendo a Zuloaga et al. (2008). Este diseño permitió registrar la vegetación en áreas de 12 m^2 en cada uso del suelo en cada sitio y al mismo tiempo capturar parte de la heterogeneidad espacial en la estructura de la comunidad. Sin embargo, decidí utilizar la parcela de 4 m^2 como unidad observacional, por un lado, porque el objetivo de este estudio no fue estimar la riqueza de especies de la comunidad (que seguramente está subestimada) sino comparar el nivel de invasión a escala local de comunidad entre usos del suelo y a lo largo del gradiente. Por otro lado, porque implementé un modelo jerárquico que permitió controlar por la presión de propágulos o cualquier otro factor que pudiese afectar la estructura de la comunidad entre sitios que requirió de réplicas dentro de cada uso de suelo (ver detalles del modelo en la *Sección 2. 2. 3*).

2. 2. 3. Análisis de datos

Evalué el efecto interactivo entre el uso del suelo y la precipitación en diferentes descriptores de la estructura de la comunidad: (1) riqueza de especies nativas y no-nativas, (2) cobertura de especies nativas y no-nativas, (3) proporción de especies no-nativas y (4) proporción de la cobertura no-nativa.

Ajusté un conjunto de modelos lineales jerárquicos implementados en un marco de inferencia Bayesiana. Si bien estimé un modelo para cada descriptor de la estructura de la comunidad, todos los modelos incluyeron el tipo de uso del suelo y la precipitación como predictores. Para capturar la estructura jerárquica de los datos generada por el diseño anidado de parcelas en sitios, incluí el tipo de uso del suelo como variable predictora categórica a nivel de parcela y la precipitación como variable continua a nivel de sitio. Aunque estos modelos incluyeron diferentes distribuciones de error (ver más abajo), todos pueden describirse mediante las siguientes funciones determinísticas:

Modelo a nivel de parcela:

$$\text{Variable respuesta}_{[j]} = \alpha_{N[j]} + \alpha_{C[j]} * \text{postremoción}_{[i]} + \alpha_{P[j]} * \text{plantación}_{[i]} \quad (\text{Ec. 1})$$

Modelo a nivel de sitio:

$$\alpha_{N[j]} = \beta_{0N} + \beta_{1N} * \text{precipitación}_{[j]} \quad (\text{Ec. 1.1})$$

$$\alpha_{C[j]} = \beta_{0C} + \beta_{1C} * \text{precipitación}_{[j]} \quad (\text{Ec. 1.2})$$

$$\alpha_{P[j]} = \beta_{0P} + \beta_{1P} * \text{precipitación}_{[j]} \quad (\text{Ec. 1.3})$$

En la Ecuación (1), α_N representa el efecto de la comunidad nativa para cada nivel de precipitación j , mientras que α_C y α_P son los efectos análogos de la comunidad post-remoción y de la plantación, respectivamente, comparado con la comunidad de referencia nativa. En este sentido, los parámetros α_C y α_P pueden interpretarse como tamaños del efecto del uso del suelo. El modelo fue ajustado a dos niveles de manera que los parámetros a nivel de parcela variaron con la precipitación. Por lo tanto, β_{1N} , β_{1C} y β_{1P} son las pendientes del modelo de regresión a

nivel del sitio (Ecuación 1.1. – 1.3) para las comunidades nativas, post-remoción, y plantación, respectivamente; y representan la tasa a la cual el efecto del tipo del suelo cambia con la precipitación.

Para describir la variabilidad alrededor de estos modelos determinísticos, usé distintas distribuciones de probabilidad dependiendo de la naturaleza de la variable respuesta (*i.e.* en función de los valores que la variable puede tomar teóricamente). Para modelar la riqueza de especies (una variable de tipo conteo), utilicé una distribución Poisson y una función de enlace *log* (Gelman y Hill, 2006; Crawley, 2012). Para modelar la cobertura de especies, asumí una distribución Normal y utilicé la función de enlace identidad. Para evaluar si la riqueza y la cobertura cambiaron con el origen de las especies, incluí el origen biogeográfico en los modelos anteriores. Modelé la proporción de especies y de cobertura de especies asumiendo una distribución Binomial y utilicé una función de enlace *logit* (Gelman y Hill, 2006; Crawley, 2012), ya que ambas variables toman valores posibles de 0 - 1. Todos los modelos fueron implementados en *JAGS* mediante el paquete de R *jagsUI* (Kellner, 2015). Corrí tres cadenas con 10,000 iteraciones cada una y para las estimaciones finales utilicé las últimas 5,000 iteraciones (fase estable de la estimación).

Para evaluar cambios en la composición de especies entre los usos del suelo, implementé un escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS, por sus siglas en inglés). Este ordenamiento reduce la dimensionalidad de la matriz de distancias y provee un primer paso para la visualización de las disimilitudes entre comunidades (Legendre y Legendre, 2012). En particular, realicé un *meta-NMDS* en el paquete *vegan* de R (Oksanen et al., 2013) que generó un ordenamiento de la matriz de distancias Bray Curtis. Obtuve las distancias Bray Curtis, que

representan cuán disimiles son dos comunidades teniendo en cuenta la composición y la cobertura de las especies (Legendre y Legendre, 2012), mediante el paquete *vegan* (Oksanen et al., 2013) a partir del promedio de la cobertura por especie para cada uso de suelo en cada sitio. Además, realicé un análisis de permutaciones de la varianza (PERMANOVA; Anderson, 2001) con la función *adonis* del paquete *vegan* (Oksanen et al., 2013). Este análisis no paramétrico permitió evaluar el efecto interactivo entre el uso del suelo y la precipitación sobre la disimilitud de las comunidades. Estimé la dispersión respecto al centroide dentro de cada grupo con la función *betadisper* y evalué el supuesto de homogeneidad de dispersión entre grupos mediante un análisis de la varianza de la dispersión estimada con la función *anova* y *TukeyHSD* del paquete *vegan*. Finalmente, para evaluar si las comunidades más invadidas, como las comunidades post-remoción, muestran un menor recambio de especies a lo largo del gradiente, estimé el índice de beta-diversidad Simpson (B_{SIM}) para cada uso del suelo a lo largo del gradiente. Si las especies que invaden las comunidades post-remoción son las mismas a lo largo de todo el gradiente, esperararía que la composición de especies no-nativas sea menos variable que el total de especies a lo largo del gradiente. Para cada uso del suelo, estimé B_{SIM} para el total de especies en la comunidad y B_{SIM} para las especies no-nativas de la comunidad. Los índices de beta-diversidad fueron estimados con el paquete *betapart* en R (Baselga y Orme, 2012). Todos los análisis fueron implementados en R 3.4.3 (R Core Team, 2017).

2. 3. Resultados

A escala regional, registré 130 especies vegetales (Apéndice 2. 2; 85 nativas y 45 no-nativas) en todos los tipos de uso de suelo. En las comunidades nativas, encontré 92 especies (68 nativas y

24 no-nativas), en las comunidades post-remoción encontré 83 especies (46 nativas y 37 no-nativas) y en las plantaciones encontré 31 especies (19 nativas y 12 no-nativas).

La riqueza por parcela de especies nativas fue, en promedio, mayor en comunidades nativas que en comunidades post-remoción y en plantaciones (Figura 2. 1 A-C, Apéndice 2. 4 A-C), en tanto que la proporción de especies no-nativas siguió la tendencia contraria (Figura 2. 1 G-I, Apéndice 2. 4 G-I). Sin embargo, este efecto dependió de la precipitación (Figura 2. 1, Figura 2. 2). En las comunidades nativas, la riqueza por parcela de especies nativas no cambió significativamente con la precipitación, pero la riqueza por parcela de especies no-nativas fue comparativamente menor en ambientes más húmedos (Figura 2. 1 A, D y Figura 2. 2 A). Si bien la riqueza por parcela de especies no-nativas fue menor a la de especies nativas a lo largo de todo el gradiente, esta diferencia fue mayor en ambientes más húmedos (Apéndice 2. 4 D). Como consecuencia, la proporción de especies no-nativas fue menor en ambientes más húmedos que en ambientes más secos (Figura 2. 1 G, Figura 2. 2 B, Apéndice 2. 4 G).

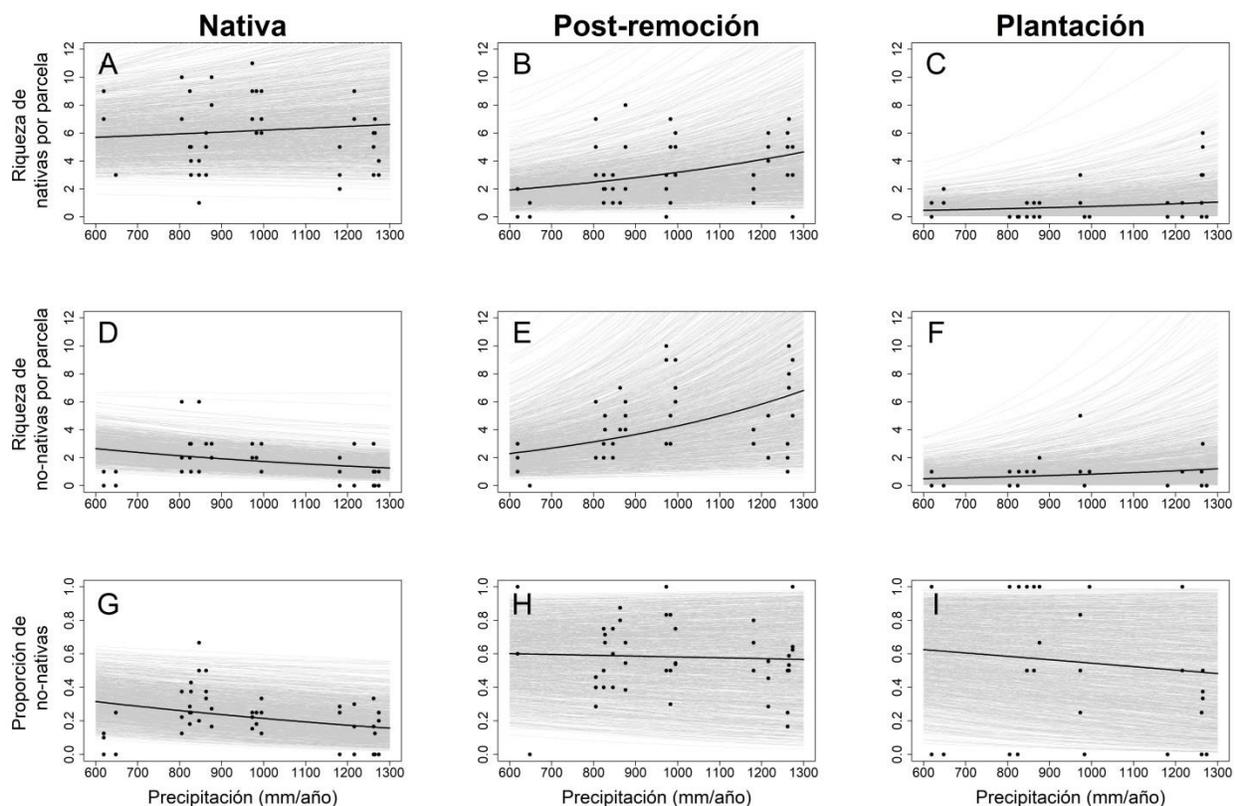


Figura 2. 1 | Estimaciones de riqueza de especies nativas, no-nativas y de la proporción de especies no-nativas a lo largo del gradiente de precipitación para cada tipo de uso de la tierra (comunidad nativa, post-remoción y plantación). La curva negra representa la estimación media y las líneas grises corresponden a 1,000 simulaciones de las distribuciones posteriores de los parámetros estimados por el modelo lineal jerárquico. Los puntos negros indican la riqueza registrada por parcela.

En cambio, en las comunidades post-remoción, la riqueza total por parcela aumentó con la precipitación, pero las especies no-nativas aumentaron a una tasa mayor que las especies nativas comparado con la comunidad nativa (Figura 2. 1 B, E y Figura 2. 2 A). La riqueza de especies no-nativas post-remoción fue, en promedio, ~ 3 veces más grande en ambientes más húmedos que en ambientes más secos. Esto determinó que las comunidades post-remoción tengan más riqueza por parcela de especies no-nativas que la comunidad nativa a lo largo de casi

todo el gradiente, con excepción de los sitios más secos (Figura 2. 1 D, E y Apéndice 2. 4 E). La proporción de especies no-nativas fue mayor en comunidades post-remoción que en comunidades nativas en los sitios más húmedos comparado con los sitios más secos (Figura 2. 2 B, Apéndice 2. 4 G-H) aunque esta diferencia fue marginalmente significativa (85% del intervalo de credibilidad mayor a cero). Por su parte, comparado con las comunidades nativas, las plantaciones tuvieron menos especies nativas por parcela a lo largo de todo el gradiente (Figura 2. 1 A, C y Apéndice 2. 4 C) y menos especies no-nativas que las comunidades nativas en ambientes más secos, aunque esta diferencia no estuvo presente en los sitios más húmedos (Figura 2. 1 D, F y Apéndice 2. 4 F).

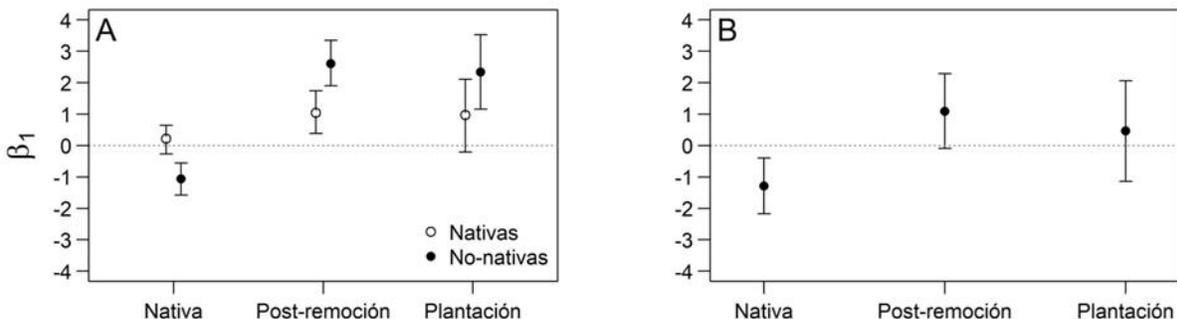


Figura 2. 2 | Tasa de cambio (β_1) de la riqueza de especies nativas y no-nativas (A) y de la proporción de especies no-nativas (B) a lo largo del gradiente de precipitación. Los puntos representan la pendiente media estimada y las líneas verticales son intervalos de credibilidad del 95% (IC 95) de la distribución posterior. Las pendientes en las comunidades control representan la tasa de cambio de la riqueza y de la proporción de especies en relación a la precipitación. Las pendientes en las comunidades post-remoción y en plantaciones son relativas a las comunidades nativas (*i.e.*, tamaño del efecto). Una pendiente positiva indica que la riqueza o la proporción de especies aumentan a una tasa mayor que en las comunidades nativas.

Al igual que la riqueza, la cobertura de especies nativas fue menor en comunidades post-remoción y en plantaciones que en las comunidades nativas a lo largo de todo el gradiente de precipitación (Figura 2. 3 A-C y Apéndice 2. 5 B-C). En las comunidades nativas, la cobertura de plantas nativas fue mayor y la de plantas no-nativas fue menor en ambientes más húmedos comparado con ambientes más secos (Figura 2. 3 A y D, Figura 2. 4 A). Este patrón se tradujo en una pendiente negativa de la proporción de cobertura de especies no-nativas con la precipitación en las comunidades nativas (Figura 2. 4 B). En cambio, en las comunidades post-remoción, la cobertura de plantas nativas y no-nativas aumentaron con la precipitación (Figura 2. 3 B y E), aunque la tasa de aumento de la cobertura de plantas no-nativas fue mayor que la de plantas

nativas (Figura 2. 4 A). Este patrón se asemeja al encontrado para la riqueza de especies nativas y no-nativas en las comunidades post-remoción (ver más arriba) pero, en este caso, no se tradujo en un incremento en la proporción de plantas no-nativas en la comunidad (Figura 2. 4 B). En conjunto, este patrón determinó que, en los ambientes más secos, la cobertura de plantas no-nativas de las comunidades post-remoción fue igual que en las comunidades nativas (Figura 2. 3 D-E, Apéndice 2. 5 E), mientras que en los ambientes más húmedos la cobertura de plantas no-nativas fue mayor en la comunidad post-remoción que en la comunidad nativa (Figura 2. 3 D-E, Apéndice 2. 5 E). Por su parte, en las plantaciones la cobertura de nativas y no-nativas del sotobosque fue cercana a cero a lo largo de todo el gradiente, aunque la cobertura de no-nativas aumentó hacia los ambientes más húmedos comparado con las comunidades nativas (Figura 2. 3 C, F y Figura 2. 4 A).

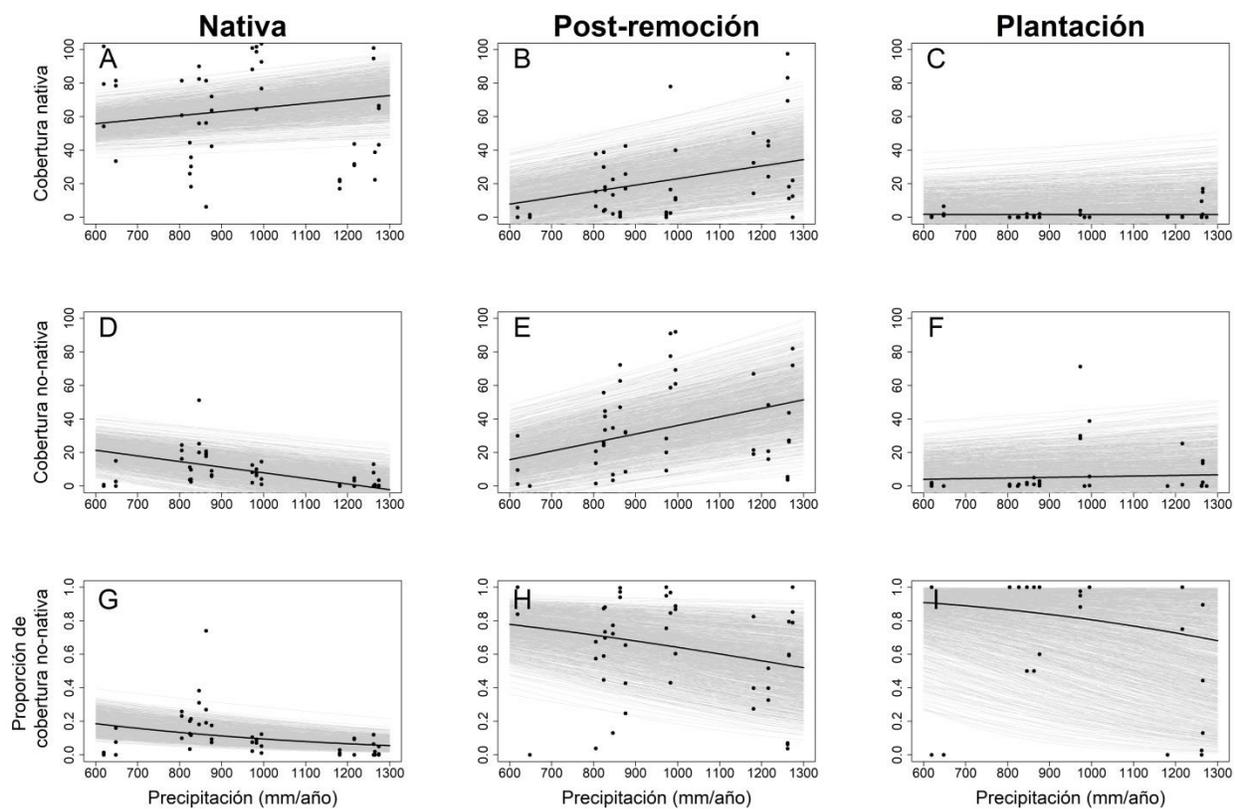


Figura 2. 3 | Estimaciones de la cobertura (%) de especies nativas, no-nativas y de la proporción de cobertura de especies no-nativas a lo largo del gradiente de precipitación para cada tipo de uso de la tierra (comunidad nativa, post-remoción y plantación). La curva negra representa la estimación media y las líneas grises corresponden a 1,000 simulaciones de las distribuciones posteriores de los parámetros estimados por el modelo lineal jerárquico. Los puntos negros indican la cobertura registrada por parcela.

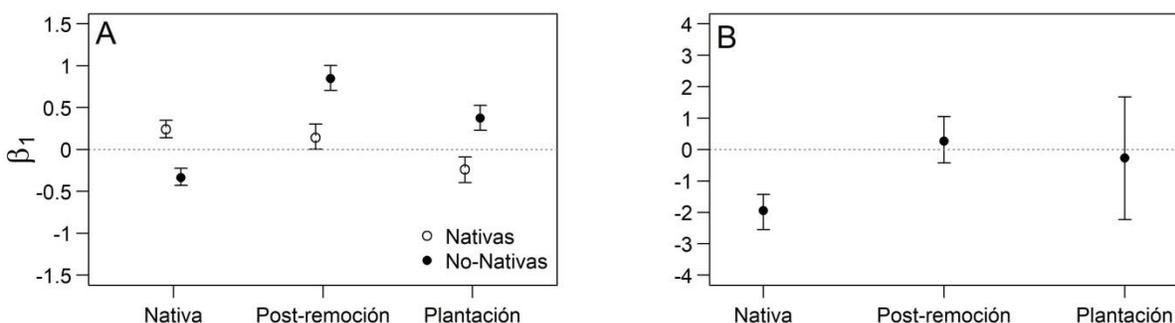


Figura 2. 4 | Tasa de cambio (β_1) de la cobertura de especies nativas y no-nativas (A) y de la proporción de cobertura de especies no-nativas (B) a lo largo del gradiente de precipitación. Los puntos representan la pendiente media estimada y las líneas verticales son intervalos de credibilidad del 95% (IC 95) de la distribución posterior. Las pendientes en las comunidades nativas representan la tasa de cambio de la cobertura y de la proporción de cobertura de especies con la precipitación. Las pendientes en las comunidades post-remoción y en plantaciones son relativas a las comunidades nativas (*i.e.*, tamaño del efecto). Una pendiente positiva indica que la cobertura o la proporción de cobertura de especies aumentan a una tasa mayor que en las comunidades nativas.

Las comunidades nativas y post-remoción fueron significativamente distintas en términos de composición y de abundancia relativa de especies ($F = 3.06$, p -valor = 0.001; Figura 2. 5). El NMDS obtuvo un valor de $stress = 0.15$, lo que sugiere que el ordenamiento fue una representación adecuada de las distancias observadas en las dimensiones reducidas y la dispersión de los elementos respecto al centroide mostró ser homogénea entre los distintos usos del suelo ($p = 0.60$). Las comunidades nativas y post-remoción mostraron disimilitudes altas (distancias Bray Curtis mayores a 0.5) a lo largo del gradiente. Sin embargo, las diferencias en la estructura de la comunidad entre tipos de uso de la tierra variaron con la precipitación (interacción uso de la tierra * precipitación; $F = 1.74$, p -valor = 0.002). Las comparaciones de pares indicaron mayores diferencias entre comunidades nativas y post-remoción en los ambientes

más húmedos que en los ambientes más secos ($F = 1.83$, p -valor = 0.006; Figura 2. 5). De manera similar, la disimilitud entre plantaciones y comunidades nativas dependió del nivel de precipitación ($F = 1.80$, p -valor = 0.01). Finalmente, el recambio de especies a lo largo del gradiente (*i.e.* índice de Beta-diversidad de Simpson, B_{SIM}) fue alto para la composición de especies en general ($B_{SIM-nativo} = 0.876$, $B_{SIM-postremoción} = 0.851$, $B_{SIM-plantación} = 0.713$) y para la composición de especies no-nativas ($B_{SIM-nativo} = 0.871$, $B_{SIM-postremoción} = 0.814$, $B_{SIM-plantación} = 0.692$). En todos los usos de la tierra, la identidad de las especies en general y de las especies no-nativas varió de manera similar a lo largo del gradiente.

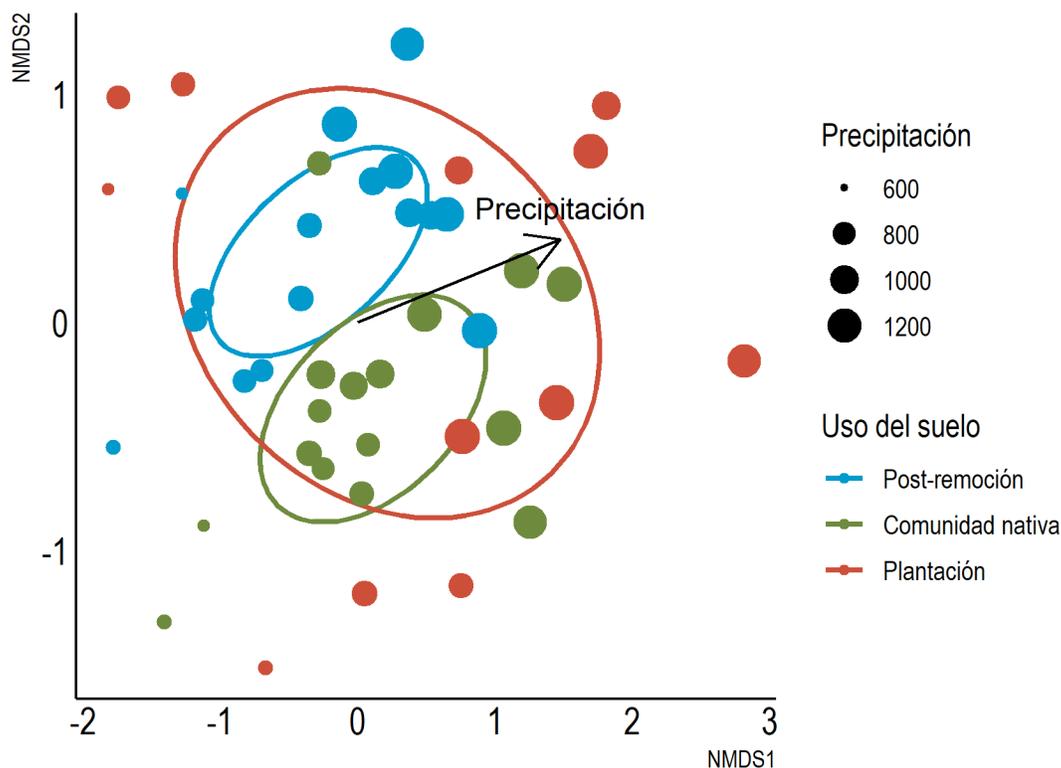


Figura 2. 5 | Ordenamiento del Escalamiento Multidimensional No-Métrico (NMDS) de comunidades en escalas bidimensionales. Cada punto representa la puntuación del ordenamiento de cada una de las 48 comunidades estudiadas (ciertos puntos se superponen). La distancia entre dos puntos cualesquiera representa la diferencia entre esas dos comunidades según las distancias de Bray Curtis. Las comunidades más cercanas entre sí son más similares en composición. Las elipses representan intervalos de confianza del 95% alrededor del centroide de cada tipo de uso de la tierra. Los colores indican diferentes tipos de uso de la tierra: verde para comunidades nativas, azul para comunidades post-remoción y rojo para plantaciones. La flecha apunta hacia los sitios con mayor precipitación. El tamaño del punto indica la precipitación anual media de cada sitio; a mayor tamaño del punto, más húmedo es el sitio.

La estructura de la comunidad cambió a lo largo del gradiente de precipitación, aunque el signo y tamaño de este efecto dependió fuertemente del tipo de uso de suelo. Las hierbas anuales incrementaron su abundancia relativa con la precipitación solo en las comunidades post-

remoción. En las comunidades nativas, los cambios a lo largo del gradiente estuvieron relacionados con un incremento en las abundancias relativas de hierbas perennes y una disminución de arbustos. La abundancia relativa de árboles no cambió debido a la precipitación aunque, como mencioné anteriormente, hubo un fuerte reemplazo de especies; el ñire (*Nothofagus antarctica*) fue la especie arbórea más abundante en los sitios más secos y el maqui (*Aristotelia chilensis*), el ciprés (*Austrocedrus chilensis*) y, en menor medida, el coihue (*N. dombeyii*) lo fueron en el sotobosque de los sitios más húmedos. En general, las comunidades post-remoción tuvieron mayor cobertura relativa de hierbas anuales y perennes y menor cobertura relativa de arbustos y árboles que las comunidades nativas (Apéndice 2. 3). En las comunidades post-remoción, el árbol nativo *Aristotelia chilensis* y las no-nativas *Holcus lanatus* (hierba anual), *Pseudotsuga menziesii* (árbol), *Cirsium vulgare* (hierba anual/bi-anual), *Pinus ponderosa* (árbol), y *Rumex acetosella* (hierba perenne) mostraron las mayores coberturas. En cambio, en las comunidades nativas las especies más abundantes fueron la caña nativa *Chusquea culeou*, los árboles nativos *Nothofagus antarctica*, *Schinus patagonicus* y *Maytenus boaria*, y los arbustos nativos *Berberis microphylla* y *Colletia hystrix*. Las plantaciones mostraron menor cobertura total de plantas nativas y no-nativas pero mayor cobertura relativa de árboles que las comunidades nativas y post-remoción (Apéndice 2. 3). La especie más abundante en el sotobosque de las plantaciones fue *P. menziesii*, el resto de las especies tuvieron notablemente menor abundancia que en otros tipos de vegetación. Además, encontré un alto grado de recambio de las especies, pocas especies no-nativas ocurrieron en más de la mitad de los sitios.

2. 4. Discusión

Los resultados de este capítulo apoyan la hipótesis que propone que las comunidades post-remoción son, en general, más susceptibles a las invasiones que las comunidades nativas. La proporción de la riqueza, la riqueza absoluta y la cobertura de especies invasoras fue mayor en las comunidades post-remoción a lo largo de todo el gradiente. Estos resultados coinciden con estudios previos que reportaron que la remoción de pinos maduros favorece el establecimiento de especies invasoras secundarias comparado con nativas (Dickie et al., 2014; McAlpine et al., 2016; Galloway et al., 2017; Sample et al., 2019) y que ese efecto no ocurren en cuando los pinos son removidos en su rango nativo (Pauchard y Alaback, 2006). Una posible explicación es que el disturbio generado por la remoción de los pinos incrementaría la disponibilidad de recursos y favorecería a otras especies no-nativas, como fue sugerido por la hipótesis de recursos fluctuantes (Davis et al., 2000). Este efecto ocurre tanto por la reducción de la demanda de recursos (Davis et al., 2000; Jauni et al., 2015; Pearson, Ortega, Villarreal, et al., 2018) como por el incremento del suministro de recursos mediante los residuos de biomasa (Dickie et al., 2014; Grove et al., 2015).

Sería esperable también que las invasiones secundarias estén parcialmente influenciadas por impactos de los pinos que perduran luego de su remoción, *i.e.* efectos de legado. De hecho, la evidencia sostiene que los pinos producen impactos subterráneos que pueden afectar indirectamente a las comunidades de plantas luego de su remoción (Corbin y D'Antonio, 2012). Por ejemplo, los pinos reducen el contenido de nutrientes (Hess y Austin, 2014) y la tasa de descomposición en el suelo (Araujo y Austin, 2015). Además, la presencia de pinos está fuertemente asociada con reducciones en el pH del suelo y consecuentemente con procesos de

acidificación que difícilmente retornen al estado previo luego de la remoción de los pinos (Reich et al., 2005; Amiotti et al., 2007; Dehlin et al., 2008). Los pinos también afectan la biota del suelo y los mutualistas nativos (Reinhart y Callaway, 2006; Nuñez y Dickie, 2014; Wardle y Peltzer, 2017). Por lo tanto, se ha sugerido que sus legados ecológicos pueden promover el desempeño de las especies invasoras a la vez que reducen el desempeño de las especies nativas, ya que las especies nativas serían presumiblemente más sensibles que ciertas especies no-nativas a sus impactos. Por ejemplo, en Nueva Zelanda, la especie no-nativa *P. contorta* alteró los ciclos biogeoquímicos y aumentó los inóculos de ectomicorrizas lo que condujo a una trayectoria del ensamble hacia comunidades dominadas por hierbas y gramíneas no-nativas (Dickie et al., 2014).

La riqueza total en las comunidades post-remoción fue mayor en los ambientes con mayor precipitación. Esto sugiere una tendencia de las comunidades más diversas a acumular más especies no-nativas que las comunidades más pobres en especies (Stohlgren et al., 2003, 2008). Una posible explicación es que en el *pool* regional habría menos especies no-nativas capaces de establecerse rápidamente en las comunidades post-remoción de ambientes más secos (Zefferman et al., 2015; D'Antonio et al., 2017). Esto probablemente se deba a sesgos en el *pool* regional de especies, dado que las especies no-nativas adaptadas a condiciones más hostiles estarían sub-representadas en comparación con las adaptadas a niveles de recursos elevados (Buckley y Catford, 2016). En cambio, en los sitios más húmedos, las condiciones más benignas no filtrarían a las especies tolerantes al estrés. Por lo tanto, las comunidades post-remoción tendrían mayor riqueza y abundancia total (Stohlgren et al., 2003). Lo opuesto ocurrió en las comunidades nativas donde la riqueza de especies no-nativas decreció con la precipitación. Esto permite proponer la hipótesis que en condiciones más benignas, la resistencia biótica de las

comunidades nativas es mayor que en las comunidades post-remoción. Bajo condiciones no disturbadas, el aumento en la resistencia biótica explicaría la menor riqueza y abundancia de especies no-nativas, mediada por un incremento en la cobertura de especies nativas hacia zonas más húmedas. Estudios previos han argumentado sobre el rol de las especies nativas en el incremento de la resistencia biótica a las invasiones basado en interacciones negativas entre las especies nativas y no-nativas (Elton, 1958; Levine, 2000; Levine et al., 2004). En general, las comunidades post-remoción mostraron menor resistencia a la invasión en ambientes más benignos comparado con las comunidades nativas.

Las comunidades post-remoción convergieron con las comunidades nativas en los ambientes más hostiles. Los resultados apoyan la hipótesis que la alta disponibilidad lumínica de las comunidades post-remoción favorece a las especies nativas intolerantes a la sombra, típicas de los ambientes más secos de estepa, y desfavorece a las especies nativas tolerantes a la sombra, típicas de los ambientes más húmedos de bosque. Por lo tanto, las diferencias entre las comunidades post-remoción y nativas a lo largo del gradiente podrían probablemente explicarse por la mayor proporción de especies no-nativas que se encuentran en las comunidades post-remoción a lo largo del gradiente. Además, las comunidades post-remoción presentaron una mayor cobertura relativa de hierbas anuales y una menor cobertura relativa de arbustos y árboles en comparación con las comunidades nativas, especialmente en los sitios más benignos. Como las comunidades nativas están dominadas principalmente por arbustos y árboles, las formas de vida de las especies nativas en las comunidades post-remoción son notablemente diferentes de las de las comunidades nativas, especialmente en los sitios más húmedos. También encontré un alto recambio de especies a lo largo del gradiente, lo que sugiere que las especies no-nativas en los sitios más hostiles no serían un subgrupo de las establecidas en los sitios más benignos. Una

posibilidad es que las comunidades post-remoción necesitarían más tiempo para la recuperación de la vegetación nativa, particularmente si la etapa dominada por las hierbas anuales es transitoria o facilita el establecimiento de especies más longevas típicas de las comunidades nativas de los bosques. Un escenario más pesimista es que las trayectorias de ensamble entre comunidades post-remoción y nativas sean divergentes, lo que llevaría a estados alternativos, como ha sido evidenciado en re-ensambles post-fuego (Nuñez y Raffaele, 2007).

En conjunto, los resultados muestran patrones contrastantes al gradiente de precipitación entre las comunidades nativas y no-nativas. En las comunidades nativas, la riqueza y cobertura de especies nativas aumentó hacia ambientes más benignos mientras que el desempeño de las especies no-nativas fue menor en ambientes más húmedos. En cambio, en comunidades post-remoción, el incremento en el desempeño de las especies no-nativas fue mayor que el de las especies nativas hacia ambientes más benignos. Este resultado sugiere que los procesos que operan en comunidades no invadidas son distintos a los que operan en el re-ensamble de comunidades post-remoción. Es posible que en las comunidades nativas la resistencia biótica sea mayor en ambientes más benignos donde las comunidades nativas son más diversas y presentan mayor cobertura vegetal (Elton, 1958; Levine, 2000; Levine et al., 2004). En cambio, en las comunidades post-remoción, es posible que el disturbio generado por la remoción de la especie no-nativa dominante reduzca la resistencia biótica de la comunidad (Jauni et al., 2015) y que, en consecuencia, el filtro ambiental generado por la sequía sea el factor limitante de las invasiones secundarias en los ambientes más secos (Sorte et al., 2013). En efecto, estudios previos encontraron patrones similares donde la re-invasión de especies no-nativas fue mayor en sitios más húmedos de gradientes naturales comparado con sitios más secos (Prasad et al., 2018). En otras palabras, los resultados obtenidos del re-ensamble de las comunidades apoyan parcialmente

la hipótesis del filtro ambiental como proceso de ensamble limitante de las invasiones secundarias (Zefferman et al., 2015).

El éxito de la restauración pasiva depende de la capacidad de las especies nativas de (1) sobrevivir en el estrato inferior de las plantaciones de pinos y crecer luego de su remoción, y (2) recolonizar las comunidades post-remoción a partir del banco de semillas o de la lluvia de semillas (Cuevas y Zalba, 2010). Aquí, encontré que las plantaciones tienen un efecto negativo sobre la riqueza y la abundancia de especies nativas a lo largo del gradiente de precipitación, como ya ha sido reportado otros estudios en Patagonia (Franzese y Raffaele, 2017; Paritsis et al., 2018). Esto sugiere que las plantaciones de pinos no hospedan especies en ningún ambiente a lo largo del gradiente y, por lo tanto, es poco probable que la composición de las plantaciones determine la composición de las comunidades post-remoción. Sin embargo, en ambientes más húmedos que los explorados por este estudio (Pawson et al., 2010; Poch y Simonetti, 2013), las plantaciones sí proveyeron hábitat para las especies nativas y podrían, en consecuencia, acelerar la recuperación de la vegetación nativa post-remoción. Por ejemplo, en ambientes más benignos (1,855 mm de precipitación anual), Brockerhoff et al., (2003) encontraron una abundancia de especies nativas similar en el sotobosque de plantaciones que en el de bosques nativos. En otros ecosistemas relativamente hostiles, como el matorral secundario serrano (859 mm de precipitación anual con estación seca muy marcada), Giorgis et al., (2005) encontraron que las plantaciones también favorecerían el establecimiento de un subgrupo de especies nativas; probablemente debido a que las condiciones de las plantación se asemejan a las condiciones del bosque. Aunque este estudio no evaluó directamente la influencia del banco de semillas en la composición de especies, la evidencia sugiere que los bancos de semillas de áreas disturbadas como estas suelen estar dominados por especies no-nativas (Drake, 1991; Varela et al., 2006;

Galloway et al., 2017). Sin embargo, la importancia del banco de semillas en determinar las dinámicas de la vegetación en las comunidades patagónicas suele ser baja (Raffaele y Gobbi, 1996; Urretavizcaya y Defossé, 2004) y variable a lo largo del gradiente de precipitación (Raffaele y Gobbi, 1996).

La naturaleza descriptiva de este estudio no permitió evaluar los mecanismos subyacentes a estos patrones. Si bien los patrones contrastantes entre comunidades nativas y post-remoción sugieren un rol importante de la ausencia de la resistencia biótica en las comunidades post-remoción de ambientes benignos, este estudio no permite descartar otros posibles mecanismos. La evidencia de los efectos de legado de las especies dominantes invasoras en general y de los pinos en particular no puede ser ignorada (Corbin y D'Antonio, 2012; Dickie et al., 2014; Wardle y Peltzer, 2017). De hecho, se ha propuesto que los efectos de legado pueden variar en función del contexto en el que ocurren aunque en general estas variaciones se asocian a la antigüedad de la invasión o la densidad de la población invasora (Sapsford et al., 2020). Por ejemplo, en estudios previos la remoción de pinos en estadios tempranos de la invasión permitió la regeneración de comunidades nativa pero, en etapas posteriores de la invasión, los efectos de legado fueron más recurrentes y afectaron en mayor medida la recuperación de la comunidad nativa (Cuevas y Zalba, 2010; Dickie et al., 2014; Galloway et al., 2017). El estudio de este capítulo fue realizado en comunidades post-remoción de plantaciones maduras y, por lo tanto, es esperable que las densidades y edades de las plantaciones no sea un factor que varíe con el gradiente de precipitación. Sin embargo, futuros estudios que evalúen cómo varían los efectos de legado a lo largo del gradiente y que comparen su importancia relativa al disturbio generado por la remoción de la biomasa aérea son necesarios para mejorar nuestro entendimiento de la contexto-dependencia de las invasiones secundarias.

2. 5. Conclusiones

La remoción de pinos generó la invasión secundaria de múltiples especies, alterando la composición relativa de las especies nativas e invasoras de la comunidad. Sin embargo, en los ambientes más secos y hostiles, la riqueza y cobertura de especies no-nativas fue menor y las comunidades post-remoción fueron más similares a las comunidades nativas. Los resultados de este trabajo resaltan la ineficacia de únicamente remover especies invasoras para su manejo y la recuperación de comunidades nativas, especialmente en los sitios más húmedos. Estos resultados también llaman la atención sobre la importancia del contexto ambiental de manejo y refuerzan argumentos recientes que dan cuenta del rol clave que tiene el contexto biótico y abiótico del manejo de especies no-nativas (D'Antonio et al., 2017; Sapsford et al., 2020).

Capítulo 3

Los efectos de prioridad son modulados por las interacciones
entre especies invasoras

3. 1. Introducción

La manera en que las especies interactúan entre sí a menudo depende del orden y el tiempo de llegada a la comunidad (Drake, 1991; Chase, 2003; Vannette y Fukami, 2014). Este efecto, conocido como *efectos de prioridad*, causa contingencias históricas en la estructura y el funcionamiento de la comunidad (Drake, 1991; Chase, 2003; Fukami, 2015). Los efectos de prioridad ocurren por diferencias en el momento de llegada de las especies, es decir, diferencias fenológicas en el tiempo de germinación o crecimiento (Seabloom et al., 2003; Wilsey et al., 2011; Wolkovich y Cleland, 2011; Wainwright et al., 2012; Wainwright y Cleland, 2013) y por diferencias en el momento de inmigración de las especies a un sitio (Vannette y Fukami, 2014). Pequeñas diferencias de unos pocos días en el momento de llegada de las especies pueden afectar la abundancia y composición de las especies y el funcionamiento y la estructura de las comunidades a largo plazo (Chase, 2003; Fukami, 2015). Debido a esto, su consideración en la restauración de especies nativas y el control de especies no-nativas está ganando cada vez más importancia (Young et al., 2015; Hess et al., 2019; Weidlich et al., 2020).

Los mecanismos por los cuales las especies que llegan temprano afectan a las especies que llegan más tarde pueden agruparse en dos grandes categorías (Fukami, 2015). El primer mecanismo, denominado *apropiación de nicho*, se basa en el supuesto que las especies que llegan primero a un sitio afectan a las especies que llegan más tarde al reducir la cantidad de recursos disponibles como luz, agua, nutrientes del suelo y el espacio físico en sí (Fukami, 2015). De esta manera, la llegada temprana les permite obtener una ventaja en tamaño y excluir competitivamente a las especies que llegan después (Weiner, 1990). Este mecanismo puede permitir que incluso competidores débiles persistan y mantengan su dominancia a largo plazo (Young et al., 2017). El segundo mecanismo, conocido como *modificación de nicho*, se basa en

el supuesto que las especies que llegan primero a la comunidad modificarán los tipos de nichos disponibles localmente y afectarán la identidad de las especies que podrán colonizar la comunidad (Kardol et al., 2007; Grman y Suding, 2010; Fukami, 2015). A diferencia de los mecanismos de *apropiación de nicho*, que solo pueden conducir a la creación de efectos de prioridad inhibidores, los mecanismos de *modificación de nicho* pueden crear efectos tanto facilitadores (*e.g.* fertilización del suelo por especies leguminosas) como inhibidores (*e.g.* exudación de aleloquímicos que alteran la tasa de crecimiento de las especies que llegan más tarde) (Maron y Connors, 1996; Callaway y Aschehoug, 2000; Fukami, 2015). Diversos factores pueden influenciar la magnitud de la contingencia histórica; por ejemplo, ambientes más productivos y con menor tasa de disturbio serían más propensos a los efectos de prioridad (Chase, 2003; Kardol et al., 2013). A su vez, los rasgos de las especies involucradas (*e.g.* historia de vida) y la similitud entre las especies también podrían influenciar su magnitud (Mwangi et al., 2007; Vannette y Fukami, 2014; Fukami, 2015; DeMalach y Fukami, 2018).

Debido a que las especies invasoras a menudo germinan más rápidamente, crecen más rápido, absorben recursos de manera más eficiente que las especies nativas, y generan fuertes cambios en el suelo (Funk y Vitousek, 2007; Ehrenfeld, 2010; Van Kleunen et al., 2010; Wilsey et al., 2011, 2015; Corbin y D'Antonio, 2012; Wainwright et al., 2012), los efectos de prioridad suelen tener un rol clave en determinar el éxito de invasión (Dickson et al., 2012; Wilsey et al., 2015; Young et al., 2015; Stuble y Souza, 2016; Yannelli et al., 2020). La evidencia sugiere que las especies no-nativas obtienen un mayor beneficio por llegar antes que las especies nativas a la comunidad (Dickson et al., 2012; Wilsey et al., 2015; Yannelli et al., 2020). Adicionalmente, las especies no-nativas también pueden ser capaces de establecerse con éxito en comunidades ya establecidas (Stuble y Souza, 2016). Ciertos rasgos que tienden a ser comunes entre las especies

no-nativas, como la fuerte habilidad competitiva y la alta tasa de crecimiento (Leishman et al., 2007; Corbin y D'Antonio, 2010; Van Kleunen et al., 2010), pueden contrarrestar las consecuencias de su llegada tardía. Por lo tanto, las especies no-nativas se beneficiarían más que las nativas por llegar temprano y se perjudicarían menos que las nativas por llegar tarde a la comunidad. Sin embargo, la evidencia no es concluyente y la ventaja por llegar temprano o el costo por llegar tarde dependerían de la composición de la comunidad residente y de los rasgos de las especies involucradas (*e.g.* Delory et al., 2019).

Las especies no-nativas establecidas influyen fuertemente en la abundancia de otras especies no-nativas, en muchos casos facilitando su establecimiento (Simberloff y Von Holle, 1999). Por lo tanto, los efectos de prioridad, facilitadores e inhibitorios, son un mecanismo clave para entender las invasiones secundarias y la acumulación de especies no-nativas en las comunidades (D'Antonio et al., 2017). Varios estudios demuestran que las especies no-nativas tempranas ejercen efectos de prioridad que excluyen a otras no-nativas tardías, de modo que la remoción de las primeras permitiría la invasión secundaria de las especies tardías (*e.g.* D'Antonio et al., 2001; Henriksson et al., 2016). Además, un meta-análisis reciente demostró la importancia de interacciones positivas entre especies no-nativas (Kuebbing y Nuñez, 2016). Las especies no-nativas tempranas pueden mejorar las condiciones abióticas (*e.g.* mediante la fijación de N) y facilitar a las especies no-nativas tardías (Maron y Connors, 1996; Kuebbing y Nuñez, 2016). Este efecto benéfico de la especie no-nativa temprana también puede ocurrir indirectamente, mediante el desplazamiento de especies nativas y la reducción de su resistencia (Flory y Bauer, 2014; Kuebbing y Nuñez, 2016). Dado que cada vez más comunidades se encuentran invadidas por múltiples especies, es necesaria una comprensión generalizada de cómo

las contingencias históricas influyen la acumulación de especies no-nativas en una comunidad.

El objetivo de este capítulo fue examinar el efecto de la historia de ensamble (*i.e.* efectos de prioridad) de dos especies invasoras, *Cytisus scoparius* y *Rosa rubiginosa*, sobre su desempeño y la estructura de comunidades invadidas por múltiples especies. La hipótesis es que la historia de arribo de las especies invasoras focales, *i.e.* el orden de llegada a la comunidad, afecta su éxito de invasión y el re-ensamble de la comunidad. Específicamente, la tendencia de los arbustos invasores focales a colonizar y dominar zonas abiertas y disturbadas les permite obtener una ventaja competitiva por llegar temprano a la comunidad mediada por un incremento en su tamaño relativo (Figura 3. 1 A-B). En cambio, las invasoras focales tendrán un menor desempeño cuando lleguen tardíamente a la comunidad debido a la resistencia biótica ejercida por las especies no-focales nativas y no-nativas tempranas (Figura 3. 1 D-E). Además, si las especies invasoras focales compiten fuertemente entre sí, el beneficio por llegar temprano será aún mayor cuando la llegada temprana de una invasora dominante implique llegar antes que la especie co-invasora y el costo por llegar tarde será mayor cuando la llegada tardía implique llegar después que la especie co-invasora (Figura 3. 1 C-F). Por último, propongo que las especies nativas no-focales, presumiblemente menos competitivas, serán afectadas negativamente en mayor medida que las especies no-focales no-nativas debido a la llegada temprana de las especies invasoras focales (Figura 3. 1 A-B).

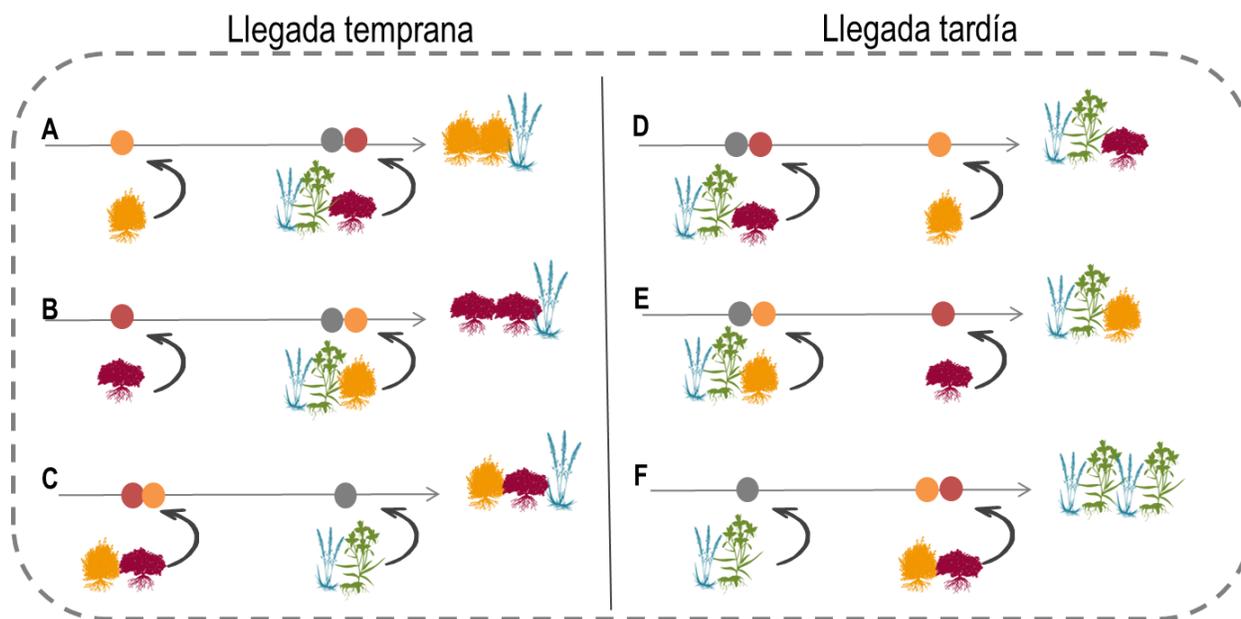


Figura 3. 1 | Hipótesis general. Los tratamientos de prioridad total de las especies invasoras focales (A y B) aumentan su desempeño en mayor medida que la prioridad simultánea (C). En cambio, la llegada tardía reducirá el desempeño de las especies invasoras focales (D y E) en mayor medida que la llegada tardía simultánea (F). Además, los tratamientos que aumenten fuertemente el desempeño de las especies invasoras focales (especialmente A y B) afectarán negativamente en mayor medida a las especies nativas no-focales que a las especies no-nativas no-focales. En el esquema, los arbustos de color naranja y rojo representan a la retama y a la mosqueta, respectivamente. Las especies no-focales nativas y no-nativas están representadas en verde y en azul, respectivamente. La flecha indica el tiempo y los puntos de colores, eventos de llegada (punto amarillo; llegada de la retama, punto rojo: llegada de la mosqueta, punto gris: llegada de las especies no-focales).

3. 2. Materiales y métodos

3. 2. 1. Sitio de estudio y comunidades de mesocosmos

Evalué el rol de las contingencias históricas en re-ensambles de comunidades post-remoción de pinos. Se trata de áreas de bosque/matorral disturbadas en estadios tempranos de sucesión que fueron previamente ocupadas por plantaciones forestales de pinos. Estas comunidades suelen estar invadidas por múltiples especies (*Sección 2.3*) y, particularmente en Isla Victoria, suelen

estar dominadas por dos arbustos no-nativos *R. rubiginosa* y *C. scoparius* junto con herbáceas perennes nativas y no-nativas y especies anuales mayormente no-nativas (observación personal).

R. rubiginosa (Rosaceae) y *C. scoparius* (Fabaceae) son dos especies arbustivas que se comportan como especies invasoras en muchas regiones del mundo, inclusive en el noroeste de la Patagonia (Damascos y Gallopin, 1992; Simberloff et al., 2003; Herrera et al., 2016). Fueron introducidas desde Europa en el siglo XIX por su valor como especies ornamentales y por su uso como cercos vivos y estabilizadores del suelo, mientras que la rosa también se ha utilizado como alimento y cosmética (Koutché, 1942; Damascos y Gallopin, 1992; Simberloff et al., 2003; Hirsch et al., 2011; Herrera et al., 2016; INBIAR, 2021). Ambas especies se han naturalizado en la región patagónica donde pueden desarrollar densos stands mono-específicos que inhiben a la vegetación nativa. Si bien se asocian frecuentemente a sitios disturbados, también invaden comunidades de bosque, matorral y estepa de la Patagonia, con grados variables de apertura de dosel y cobertura (APN, 2020).

La mosqueta es un arbusto espinoso, con hojas caducifolias, de crecimiento rápido, que puede alcanzar hasta 2 m de alto (Damascos y Gallopin, 1992). Es una especie de fruto carnoso que produce abundantes frutos y semillas (~ 20.000 semillas/m²) frecuentemente dispersadas por ganado, aves y roedores, y tiene también reproducción clonal lo que le permite colonizar y dominar rápidamente nuevos sitios (Damascos et al., 2004, 2005; Zimmermann et al., 2010; INBIAR, 2021). Es una especie oportunista, intolerante a la sombra, colonizadora de áreas disturbadas en un amplio rango de precipitaciones, en distintos tipos de vegetación con excepción de las áreas anegadas (mallines) o los bosques de altura (Damascos y Gallopin, 1992). También se caracteriza por su alta resistencia a condiciones hostiles (*e.g.* sequía, heladas) y su habilidad competitiva (Pierce et al., 2017). Por su parte, la retama es una especie de arbusto

mésico, fijadora de N, que crece hasta 3 m de altura, generalmente en matorrales muy densos. Tiene pequeñas hojas caducifolias y tallos fotosintéticos (Bossard y Rejmanek, 1994). Produce abundantes semillas y acumula un banco de semillas grande y persistente (Bossard y Rejmanek, 1994). Aunque la mayoría de las semillas se dispersan a 1 m de la planta madre, algunas se expulsan a una distancia de hasta 5 m y también pueden ser dispersadas por agua y por insectos (hormigas) y pequeños mamíferos (Bossard 1991; Fogarty and Facelli 1999). Sus plántulas pueden crecer con éxito en regímenes de luz que oscilan entre el 10% y la luz incidente total (Williams, 1981). La retama produce compuestos alelopáticos que pueden inhibir el crecimiento de especies nativas mediante retroalimentaciones planta-suelo (Grove et al., 2012). La evidencia, aunque escasa, sugiere que el impacto de retama sobre la vegetación nativa sería mayor que el de mosqueta debido a su mayor tasa de crecimiento y su habilidad de producir abundante biomasa aérea que reduce fuertemente la disponibilidad de luz (Fogarty y Facelli, 1999; Damascos y Svriz, 2012). En cambio, la mosqueta actuaría como especie nodriza de plántulas nativas probablemente debido a su arquitectura abierta que permite el ingreso de luz a los estratos más bajos, a la vez que mejora las condiciones micro-ambientales y protege a las plántulas de la herbivoría (De Pietri, 1992; Svriz et al., 2013).

Utilicé un total de seis especies no-focales (tres nativas y tres no-nativas) y las dos especies no-nativas focales para ensamblar comunidades y manipular el orden y momento de llegada de las no-focales (Cuadro 3. 1). Seleccioné especies que hayan sido registradas en muestreos previos de comunidades post-remoción y que co-ocurren en comunidades naturales. Además, se tuvo en cuenta la disponibilidad de semillas para recolección y su capacidad de germinación en condiciones controladas.

Cuadro 3. 1 | Composición inicial en comunidades de mesocosmos.

Especie	Familia	Origen	Forma de vida
<i>Cytisus scoparius</i> (focal)	Fabaceae	no-nativa	arbusto perenne
<i>Rosa rubiginosa</i> (focal)	Rosaceae	no-nativa	arbusto perenne
<i>Mutisia spinosa</i>	Asteraceae	nativa	arbusto perenne
<i>Cirsium vulgare</i>	Asteraceae	no-nativa	herbácea bi-anual
<i>Festuca arundinaceae</i>	Poaceae	no-nativa	herbácea perenne
<i>Pappostipa speciosa</i>	Poaceae	nativa	herbácea perenne
<i>Acaena splendens</i>	Rosaceae	nativa	herbácea perenne
<i>Cynoglossum creticum</i>	Boraginaceae	no-nativa	herbácea bi-anual

Las semillas de *Acaena splendens*, *Mutisia spinosa*, *Cirsium vulgare*, *Cynoglossum creticum* fueron recolectadas de poblaciones naturales de Isla Victoria y alrededores de Bariloche entre marzo y mayo de 2017, y las de *Festuca arundinaceae* son de origen comercial. Las semillas fueron sembradas en mayo 2017 en el invernadero de la Universidad Nacional del Comahue donde se cultivaron hasta el inicio del experimento. Las plantas de *Mutisia* obtenidas por germinación en el invernadero no fueron suficientes debido a su baja tasa de germinación por lo que ~ 40% de ellas fueron obtenidas de poblaciones naturales y distribuidas aleatoriamente entre los distintos tratamientos y experimentos (ver experimentos de mesocosmos en Capítulo 4 y 5). Las semillas de la mosqueta, la retama y *Pappostipa speciosa* no pudieron germinar en invernadero y el 100% de sus plantas fueron obtenidas de poblaciones naturales. Todos los individuos obtenidos de poblaciones naturales fueron trasplantados a bandejas de siembra dentro de las 12 horas siguientes para su mantención en invernadero y, posteriormente, trasplantados directamente a las macetas experimentales al momento de inicio del experimento. Al momento

del trasplante, los individuos tenían 3-4 meses de edad, pesaban en promedio 0.18 g al momento del evento de llegada temprana y tenían en promedio 4.5 hojas al momento del evento de llegada tardía.

3. 2. 2. Diseño experimental

Con el objetivo de evaluar el efecto de la llegada temprana y tardía de las especies focales invasoras, manipulé el orden y el momento de llegada de la retama y la mosqueta (Figura 3. 2). Manipulé el momento de llegada de manera que las especies no-nativas focales llegaran antes, después o al mismo tiempo (control) que las especies no-focales. Además, para que cada especie invasora focal llegue antes, después o al mismo tiempo que la co-invasora focal. Por lo tanto, la manipulación del tiempo de llegada de las especies invasoras focales comprendió un total de siete tratamientos (Figura 3. 2).

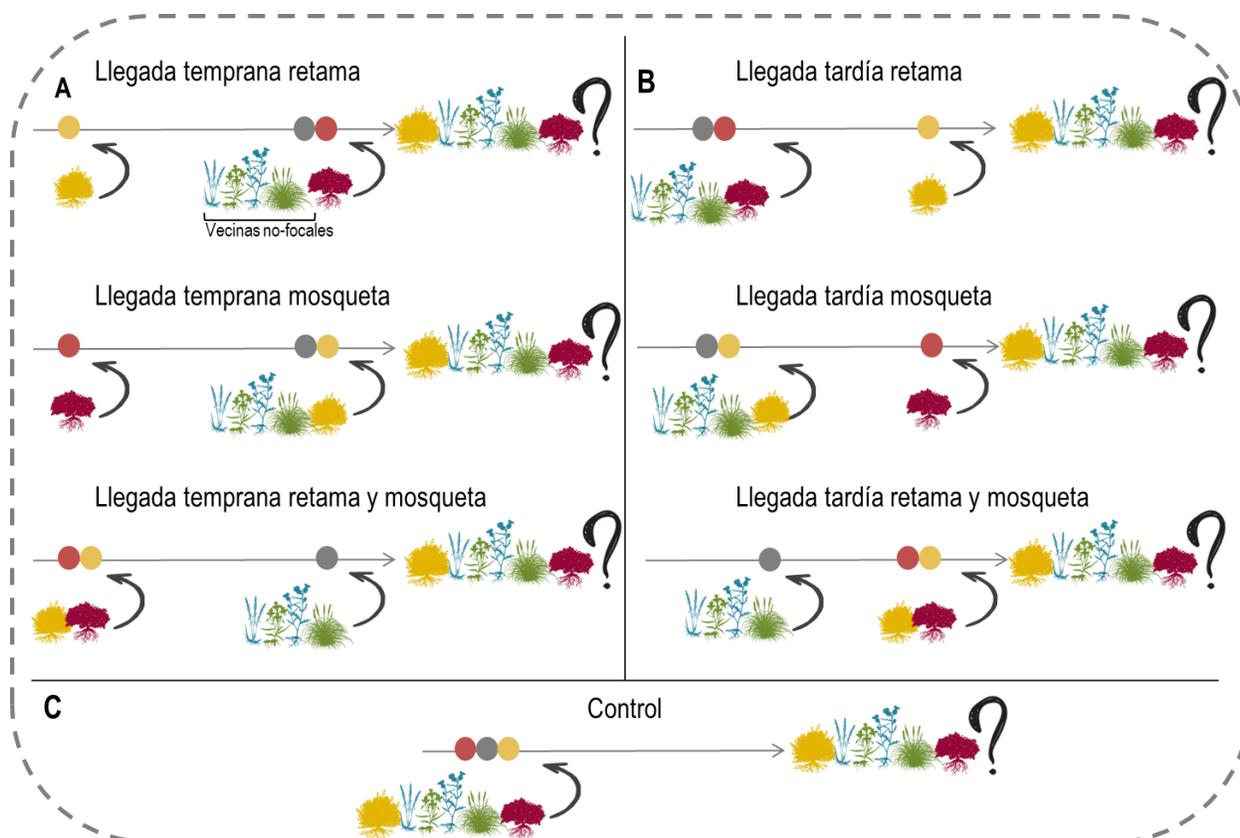


Figura 3.2 | Diseño experimental. Esquema de los tratamientos implementados para evaluar el efecto de la llegada temprana (panel A) y tardía (panel B) de la retama, de la mosqueta y de ambas simultáneamente, en relación a un tratamiento control (panel C) en el que las especies focales y no-focales llegan a la comunidad al mismo tiempo. En el esquema, los arbustos de color naranja y rojo representan a la retama y a la mosqueta, respectivamente. Las especies no-focales nativas están representadas en verde y las especies no-nativas no-focales, en azul. La flecha indica el tiempo y los puntos de colores, eventos de llegada (punto amarillo; llegada de la retama, punto rojo: llegada de la mosqueta, punto gris: llegada de las especies no-focales). El signo de pregunta representa la comunidad evaluada luego de 13 meses.

Dos semanas antes del inicio del experimento, rellené 70 macetas (10 réplicas por tratamiento) de 15 litros (30 cm altura x 28 cm diámetro) con tierra para maceta de la zona. El experimento comenzó a mediados de diciembre de 2017 con el trasplante de las especies de llegada temprana (Figura 3.2 A). Dependiendo del tratamiento, trasplanté la mosqueta (llegada temprana de mosqueta), la retama (llegada temprana de retama), y la retama y la mosqueta en

simultáneo (llegada temprana simultánea). Para los tratamientos de llegada tardía de las especies focales, en el primer evento de llegada trasplanté las especies no-focales (Figura 3. 2 B). Definí un intervalo de tres semanas entre el evento de llegada temprana y tardía, tres semanas es un intervalo comúnmente usado en experimentos de efectos de prioridad en invernadero (*e.g.* Wilsey et al., 2015; Delory et al., 2019). La segunda semana de enero de 2018 trasplanté las especies no-focales en los mesocosmos asignados a tratamientos de llegada temprana (Figura 3. 2 A). Para los tratamientos de llegada tardía, trasplanté la retama (llegada tardía de retama), la mosqueta (llegada tardía de mosqueta) o ambas (llegada tardía simultánea). Además, definí un tratamiento control en el que especies focales y no-focales llegaron simultáneamente (control) en el primer evento de llegada y se usó como referencia para evaluar los efectos de prioridad (*i.e.* tamaño del efecto). Nótese que el efecto de llegar tarde (*i.e.* segundo evento de llegada) fue medido en función de pérdidas o ganancias de biomasa comparadas con una situación control en la que todas las especies llegaron en simultáneo tres semanas antes. Sin embargo, como las plantas se cultivaron al mismo tiempo, la edad de los individuos fue igual entre tratamientos, independientemente de si fueron trasplantadas en el primer evento de llegada o tres semanas después. En los casos de las especies cuyos individuos fueron obtenidos de poblaciones naturales, en primavera se obtuvieron especies de tamaños similares que tuvieran el primer par de hojas verdaderas, éstos fueron trasplantadas a bandejas de siembra y distribuidos aleatoriamente entre tratamientos y entre este experimento y los experimentos del Capítulo 4 y 5; por lo que no habría evidencia para sostener que los individuos asignados a los tratamientos de llegada temprana serían de mayor edad que los asignados a los tratamientos de llegada tardía.

Las comunidades se ensamblaron en el invernadero de la Universidad Nacional del Comahue (41°08' S, 71°18' O). Los mesocosmos se regaron a demanda durante todo el

experimento (todos los días en verano y cada 7 o 10 días en invierno). El invernadero contó con un sistema de ventilación y refrigeración que mantuvo la temperatura por debajo de los 25 °C. El uso de individuos pequeños, en lugar de semillas, buscó controlar estrictamente la diferencia en el momento de llegada. De usar semillas, la variabilidad en el tiempo de germinación habría confundido los resultados. Si bien el uso del invernadero para este experimento colocó a todas las especies de estudio en condiciones novedosas comparado con un experimento de campo, la diferencia en la historia evolutiva entre nativas y no-nativas, el principal factor a evaluar en este estudio, se conserva (Stuble y Souza, 2016). En cada mesocosmos, trasplanté ocho especies totales y dos individuos por especie, lo que determinó una densidad inicial de 16 individuos totales en cada maceta. Para el trasplante, se definieron 16 microsítios equidistantes en cada maceta y se eligió aleatoriamente la especie así como el individuo de cada especie que ocupó cada microsítio en cada maceta. Para evitar el efecto borde, todos los microsítios fueron ubicados al menos a cinco centímetros del borde de la maceta.

Luego de trece meses desde la llegada tardía, coseché la biomasa aérea y subterránea de cada especie. Todo el material vegetal se secó en estufa a 65 °C durante 48 hs (tiempo para llegar a peso estable) y posteriormente, se pesó.

3. 2. 3. Mediciones y análisis de datos

Para comprender si las especies se benefician de la llegada temprana y si muestran un costo asociado con la llegada tardía, ajusté un modelo lineal generalizado para la biomasa de cada especie focal en función de los tratamientos de llegada temprana y tardía. Además, ajusté un modelo similar para la biomasa total de especies nativas y no-nativas no-focales. Usé una distribución Gamma y una función de enlace *log* porque la distribución de biomasa muestra sesgos hacia el cero. Para una visualización más sencilla, informo aquí los tamaños del efecto

calculados como un índice de respuesta logarítmica (Hedges et al. 1999; Stuble y Souza 2016). Calculamos la respuesta a la llegada temprana como $\ln(\text{biomasa cuando llega temprano} / \text{biomasa en el control})$ y a la llegada tardía como $\ln(\text{biomasa cuando llega tarde} / \text{biomasa en el control})$.

Adicionalmente, analicé las respuestas específicas de las especies vecinas no-focales con Modelos Jerárquicos de Comunidades de Especies (HMSC), un modelo conjunto de distribución de especies implementado con estadísticas bayesianas que considera la falta de independencia de las especies coexistentes a través de una distribución normal multivariada (Ovaskainen y Abrego 2020). Aquí analicé los tratamientos de llegada temprana y tardía en diferentes modelos de HMSC con la misma estructura general. Usé la biomasa de cada especie como variable de respuesta (matriz Y de $n_y \times n_s$, ver Ovaskainen et al. 2017) y los tratamientos de llegada temprana o tardía como efectos fijos (matriz X de $n_y \times n_c$ (el número de parámetros específicos de la especie que se estimarán, ver Ovaskainen et al. 2017); donde n_s es el número de unidades experimentales y n_c es el número de parámetros de regresión específicos de la especie que se estimarán. Incluí un efecto aleatorio a nivel de maceta para controlar por la variación no explicada por nuestro modelo, esto permite estimar asociaciones entre especies a través de los residuos de la covarianza entre especies (Ovaskainen et al. 2017; Ovaskainen y Abrego 2020); el modelo no detectó asociaciones residuales entre las especies no-focales y por tanto no mostré este resultado. Ajusté todos los modelos HMSC con el paquete R Hmsc (Tikhonov et al. 2020) asumiendo las distribuciones determinadas de las previas (Ovaskainen y Abrego 2020). Todos los modelos de este capítulo, se implementaron en R 3.6.3 (R Core Team, 2020).

Los JSDM en esta tesis (capítulos 3, 4 y 5) se implementaron bajo un marco de estadística Bayesiana utilizando técnicas de estimación numérica, particularmente cadenas de

Markov–Monte Carlo (*i.e.* MCMC). Esta técnica permite estimar una distribución de probabilidad para cada parámetro en el modelo (*i.e.* la distribución posterior) combinando una conjetura previa sobre el valor de cada parámetro (*i.e.* la distribución previa) y una función de verosimilitud (Kruschke, 2014). Siguiendo este enfoque Bayesiano no se informarán p-valores y, en cambio, se reportará el valor f que es la probabilidad de que la media de las distribuciones posteriores tome valores positivos o negativos comparado con el control. Consideraré $f \geq 0.95$ como efecto ‘significativo’, $0.95 > f \geq 0.85$ como efecto marginal y $f < 0.85$ como ausencia de efecto (Ovaskainen y Abrego, 2020).

3. 3. Resultados

Ninguna de las especies focales tuvo mayor biomasa que en el control cuando se les dió una prioridad de tres semanas pero ambas especies fueron afectadas negativamente cuando se le dio tres semanas de prioridad a la especie co-invasora (Figura 3. 3, Apéndice 3. 1). La mosqueta acumuló similar biomasa en su tratamiento de prioridad que en el control (Figura 3. 3A, Apéndice 3. 2). En cambio, la biomasa de la mosqueta fue en promedio 68 % menor cuando la retama llegó más temprano a la comunidad (Figura 3. 3A, Apéndice 3. 2). De manera similar, la biomasa de la retama fue similar en los tratamientos de prioridad y control pero acumuló 20 % menos biomasa cuando la rosa arribó antes a la comunidad y 42 % menos biomasa cuando ambas arribaron temprano a la comunidad (Figura 3.3 A, Apéndice 3. 2). Como se esperaba, la biomasa de las especies invasoras focales fue significativamente menor cuando arribaron a la comunidad tres semanas más tarde que las especies vecinas no-focales (Figura 3. 3B, Apéndice 3. 3). La mosqueta mostró hasta un 87 % menos de biomasa que en control cuando llegó tardíamente a la comunidad, independientemente del momento de llegada de la retama (Figura 3. 3B, Apéndice 3. 3). En cambio, la retama tuvo 60 % menos biomasa que en el control cuando arribó a la

comunidad después de la mosqueta, pero su biomasa no fue afectada cuando ambas especies focales arribaron tardíamente (Figura 3. 3B, Apéndice 3. 3).

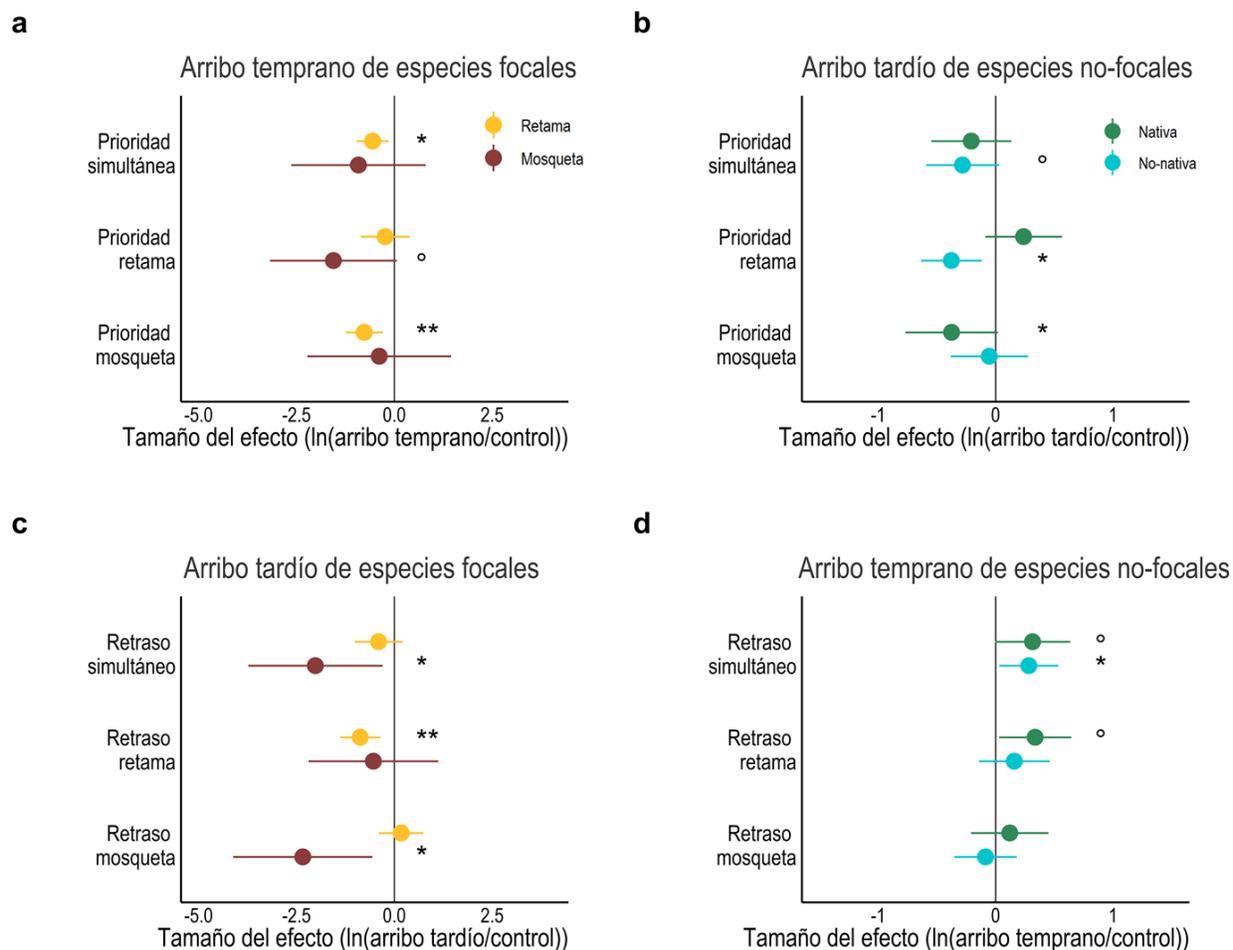


Figura 3. 3 | Tamaño del efecto de la biomasa de las especies focales, nativas y no-nativas debido a la historia de ensamble. Los tamaños del efecto representan la respuesta (relativa al control) asociada con (a) arribo temprano de especies focales, (b) arribo tardío de especies no-focales, (c) arribo tardío de especies focales y (d) arribo temprano de especies no-focales. Efectos significativos y marginalmente significativos se indican con * y °, respectivamente.

La historia de llegada de las especies focales tuvo influencia sobre el desempeño de las especies no-focales nativas y no-nativas, aunque la biomasa de especies no-nativas fue mayor a

la de nativas independientemente del tratamiento de prioridad (Figura 3. 3C-D, Apéndice 3. 4). En general, hubo una tendencia de las especies no-focales a acumular menos biomasa cuando las especies focales arribaron tempranamente a la comunidad (*i.e.* llegada tardía de vecinas no-focales), con excepción de las comunidades en que la retama tuvo prioridad (Figura 3. 3C). Cuando la retama tuvo prioridad total (llegada temprana de retama), la biomasa de no-nativas fue 30 % menor pero la biomasa de nativas fue en promedio mayor que en el control, aunque este efecto no fue significativo (Figure 3. 3C, Apéndice 3. 5). Sin embargo, las especies no-focales mostraron respuestas especie-específicas a la llegada temprana de retama y mosqueta (Figura 3. 4A). Dentro de las especies no-focales no-nativas, dos de las tres especies (*Festuca* y *Cynoglossum*) tuvieron menos biomasa en los tratamientos de prioridad de las especies focales, pero la especie no-nativa *Cirsium vulgare* se benefició por la llegada temprana de mosqueta (Figura 3. 4A). Comparado con el control, la biomasa de *Cirsium* fue 234 % mayor cuando la mosqueta llegó antes a la comunidad (Figura 3. 4A). La respuesta de las especies no-focales nativas también fue variable entre especie. *Pappostipa* acumuló ~ 80 % menos biomasa con la llegada temprana de cualquiera de las especies focales, *Acaena* mostró 50 % más biomasa cuando la retama llegó antes a la comunidad y la biomasa de *Mutisia* no fue afectada por los tratamientos de prioridad de las especies invasoras.

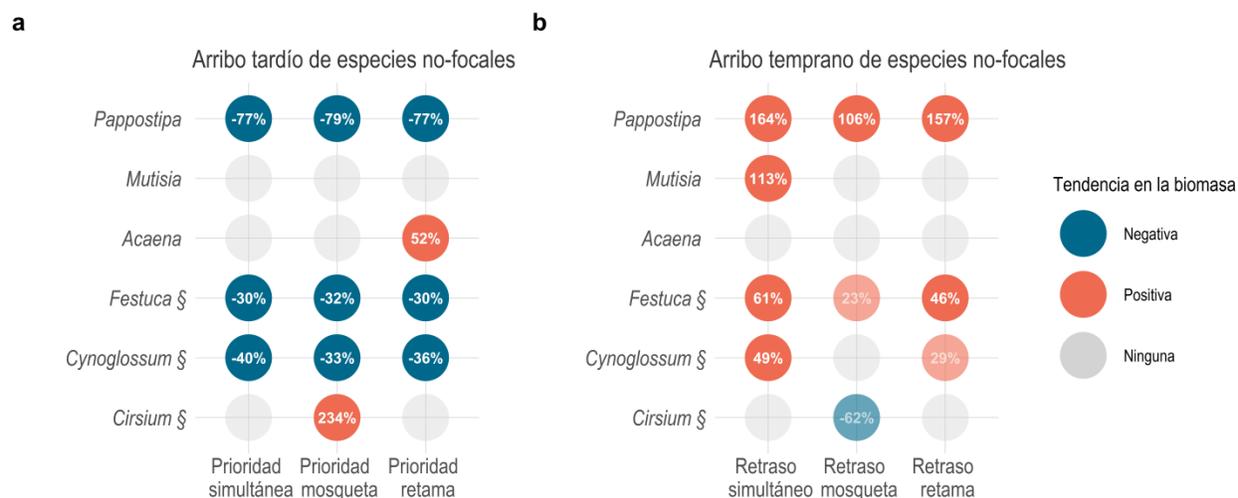


Figura 3. 4 | Respuesta de las especies no-focales relativa al control en los tratamientos de historia de ensamble. Los tamaños del efecto representan la respuesta relativa por especie (relativa al control) asociada con su (a) arribo tardío (*i.e.* arribo temprano de especies focales) y (b) arribo temprano (*i.e.* arribo tardío de especies focales). Los círculos rojos indican incrementos y los azules, disminuciones en la biomasa respecto al control. Los valores indican el cambio porcentual respecto al control. Sin transparencia se indican efectos significativos ($f \geq 0.95$); con transparencia, efectos marginalmente significativos ($f \geq 0.85$); y en gris, ausencia de efectos ($f < 0.85$). § indica especies no-nativas.

La biomasa de especies nativas fue 40 % mayor en ambos tratamientos de llegada tardía de retama, pero no mostró diferencias en el tratamiento de llegada tardía de mosqueta (Figure 3. 3 D, Apéndice 3. 6). La biomasa de especies no-nativas mostró un patrón similar aunque su biomasa fue 30 % mayor cuando arribaron antes que las dos especies invasoras focales. (Figura 3. 3D, Apéndice 3. 6). Sin embargo, las respuestas de las especies vecinas a la llegada tardía de las especies invasoras focales también fue especie-específica (Figura 3. 4B). Las mismas especies cuya biomasa fue afectada negativamente por la llegada temprana de las especies focales, mostraron mayor biomasa en los tratamientos de llegada tardía de las especies focales. *Festuca*, *Pappostipa* y *Cynoglossum* acumularon mayor biomasa en los tratamientos de llegada tardía de las especies focales (Figure 3B). Solo una especie, *Cirsium vulgare*, acumuló menos biomasa cuando llegó antes que la rosa a la comunidad, pero este efecto fue marginalmente

significativo (Figure 3B). La biomasa de *Mutisia* fue mayor cuando llegó antes que ambas especies invasoras focales mientras que *Acaena*, que supuestamente fue facilitada por la llegada temprana de retama, mostró similar biomasa cuando llegó antes que las especies focales que en control (Figure 3B).

3. 4. Discusión

Ni la retama ni la mosqueta mostraron un mayor desempeño cuando llegaron tempranamente a la comunidad ni cuando llegaron tardíamente a la comunidad respecto al control. Ambos arbustos invasores acumularon menos biomasa que en el control tanto en su llegada tardía respecto a las especies vecinas como en su llegada tardía respecto al arbusto co-invasor. Específicamente, la mosqueta tuvo consistentemente menos biomasa en sus tratamientos de llegada tardía, independientemente del momento de llegada de la retama, mientras que la biomasa de la retama fue afectada negativamente cuando la mosqueta tuvo prioridad. A pesar de la falta de una respuesta fuerte de las especies focales, en general, las especies vecinas mostraron una reducción en su desempeño cuando las especies focales invasoras llegaron tempranamente y un incremento cuando llegaron tardíamente a la comunidad, aunque la respuesta fue distinta entre nativas y no-nativas. Los resultados de este capítulo fueron consistentes con un número creciente de trabajos que proponen que las contingencias en el momento de llegada de las especies no-nativas modulan la dinámica de las invasiones en varios ecosistemas (*e.g.* Grman and Suding 2010; Young et al. 2015; Yannelli et al. 2020) pero no apoyan la idea de que las especies invasoras tienden a beneficiarse cuando llegan tempranamente a la comunidad (Dickson et al., 2012; Wilsey et al., 2015; Delory et al., 2019) ni que son menos afectadas por la llegada tardía que las especies nativas (Stuble y Souza, 2016). Aunque es probable que el éxito de la retama y de la mosqueta no esté determinado completamente por la historia de ensamble de la comunidad, los

resultados de este capítulo sugieren que para estas especies es más importante evitar llegar tarde a la comunidad que llegar temprano. Por lo tanto, considerar los efectos de las contingencias históricas en las interacciones entre especies no-nativas incrementará nuestro entendimiento del ensamble de comunidades de plantas invadidas por múltiples especies no-nativas.

Aunque hay evidencia de que las especies no-nativas se beneficiarían más por la llegada temprana a las comunidades que las especies nativas, algunos estudios no han encontrado diferencias entre la fuerza de los efectos de prioridad ejercidos por las especies nativas y las no-nativas (Cleland et al., 2015; Stuble y Souza, 2016). De manera similar, en este capítulo ambos arbustos invasores mostraron similar biomasa entre los tratamientos de prioridad que en el control. Al contrario, encontré que las especies no-focales nativas se beneficiaron hasta cierto punto de una prioridad de tres semanas respecto a la retama. Sin embargo, es probable que la ausencia de efectos de prioridad en las especies invasoras focales sea afectada por haber realizado trasplantes en lugar de siembras para propagar el mesocosmos, eliminando así la ventaja de prioridad que les confiere una potencial germinación rápida (Wainwright et al., 2012; Wilsey et al., 2015). Me enfoqué, en cambio, en el presumiblemente potencial de las especies invasoras para capitalizar la llegada temprana a una comunidad a través de un crecimiento rápido y una fuerte competencia (Maron y Marler, 2008; Van Kleunen et al., 2010; Kuebbing y Nuñez, 2016; Stuble y Souza, 2016; Golivets y Wallin, 2018). El trasplante de individuos, en lugar del uso de semillas, permitió controlar específicamente las diferencias en el momento de arribo de las especies que, de haber usado semillas, se habría combinado con el efecto de las diferencias en el momento de germinación de las especies, en última instancia confundiendo los resultados (*e.g.* Wilsey et al. 2015). Los resultados de este capítulo sugieren que la germinación temprana, pero

no el crecimiento rápido y la competencia más fuerte, podrían ser la causante de los efectos de prioridad observados en otros estudios.

La habilidad de las especies invasoras para establecerse y dominar, a partir de abundancias muy bajas, comunidades en estadios avanzados del proceso de ensamble podría contribuir a explicar su éxito (Stuble y Souza, 2016). De hecho, las especies que se introducen en comunidades pre-establecidas tienden a establecerse en abundancias relativamente bajas, aunque algunas invasoras muy agresivas pueden superar ese filtro y alcanzar abundancias altas de cualquier manera (MacDougall et al., 2009). Sin embargo, aquí encontré que uno de los arbustos invasores estudiados, la mosqueta, no sólo fue afectada negativamente cuando arribó tarde a la comunidad sino que mostró un desempeño más bajo que algunas de las especies vecinas nativas y no-nativas en situación similar. Debido a que la mosqueta mostró en nuestros mesocosmos un desempeño más bajo al esperado debido a su característica invasiva, este resultado debe tomarse con precaución. En cambio, la retama mostró biomasa similares cuando llegó tardíamente que en el control y solo mostró un menor desempeño cuando su llegada tardía implicó llegar después que la mosqueta. Esto sugiere que la habilidad de la retama para establecerse en comunidades pre-establecidas podría ser un factor determinante de su capacidad invasiva, y que su éxito de invasión podría estar modulado fuertemente por su interacción con especies co-invasoras.

Evidencia previa sugiere que las especies nativas vecinas serían más vulnerables que las especies no-nativas vecinas a los tratamientos de prioridad de las especies invasoras focales (*e.g.* Stuble and Souza 2016). Sin embargo, los resultados no apoyan totalmente esta idea. Aunque la biomasa de las especies nativas y no-nativas no-focales en general fue afectada negativamente cuando las especies invasoras focales tuvieron prioridad, las especies no-nativas fueron especialmente afectadas la llegada temprana de la retama y las especies nativas, por la llegada

temprana de la mosqueta. De hecho, los resultados sugieren que la especie nativa *Acaena splendens* pudo haberse beneficiado cuando la retama tuvo prioridad total. Dado que la biomasa de la retama fue mayor cuando tuvo prioridad total que cuando tuvo prioridad simultáneamente a la mosqueta, una posible hipótesis es que *Acaena* pudo haberse beneficiado por retroalimentación planta-suelo relacionados con un incremento en el contenido de nitrógeno del suelo. Este resultado puede ser sorprendente ya que la evidencia previa sugiere que las legumbres invasoras en general y la retama en particular suelen facilitar el establecimiento de especies no-nativas por sobre el de especies nativas debido al incremento del contenido de nitrógeno del suelo (Grove et al., 2015; Carter et al., 2019). Estos resultados sugieren una posibilidad alternativa por la cual la retama podría estar inicialmente desfavoreciendo a las especies no-nativas y favoreciendo a ciertas especies nativas.

Las interacciones entre especies no-nativas en general y los efectos de prioridad en particular pueden explicar la acumulación de especies invasoras en las comunidades (Simberloff y Von Holle, 1999; Kuebbing y Nuñez, 2016; D'Antonio et al., 2017). De particular importancia es la idea de que, mediante una amplia variedad de mecanismos, las especies invasoras previamente establecidas podrían facilitar el establecimiento de nuevas especies invasoras (invasiones secundarias) ya que esto implica una retroalimentación positiva entre especies no-nativas que conduciría a las comunidades hacia un nivel creciente de invasiones (Simberloff y Von Holle, 1999; Simberloff, 2006). En general, los resultados de este capítulo no apoyan esta hipótesis ya que, por un lado, las especies invasoras focales mostraron un menor desempeño cuando llegaron a la comunidad más tarde que la especie focal co-invasora. Por otro lado, encontré que la llegada temprana de las especies focales redujo el desempeño de las especies no-focales no-nativas. Sin embargo, este efecto dependió fuertemente de la identidad de la especie

focal y de la especie no-focal involucrada. Por ejemplo, *Cirsium vulgare* mostró un importante aumento en su biomasa cuando la mosqueta arribó previamente a la comunidad. Aunque la mosqueta ha sido descrita como una especie nodriza en el sistema de estudio (De Pietri, 1992; Svriz et al., 2013), el efecto de facilitación suele asociarse a la protección contra herbivoría de ungulados, ausentes en este estudio, y provisto por individuos de mayor tamaño (Svriz et al., 2013). En conjunto, los resultados sugieren que las especies no-nativas podrían estar compitiendo fuertemente por recursos como la luz o los nutrientes del suelo, aunque algunas interacciones particulares entre especies no-nativas merecen mayor atención. Por lo tanto, este capítulo provee apoyo parcial a la idea de que la acumulación de especies no-nativas en los bosques patagónicos disturbados podría ser un efecto secundario de la presencia de disturbios y/o del manejo antropogénico mediante los cuales la remoción de especies no-nativas libera a otras especies no-nativas de la competencia y favorece las invasiones secundarias (Henriksson et al., 2016; Pearson et al., 2016; D'Antonio et al., 2017).

Los estudios de mesocosmos como el que presento aquí tienen tanto beneficios como limitaciones. El experimento en invernadero permitió controlar no sólo las condiciones abióticas sino también factores bióticos importantes como la herbivoría que pueden tener efectos fuertes y complejos en las invasiones de plantas (Maron y Vilà, 2001; Mitchell et al., 2006; Parker et al., 2006). Además, este diseño permitió controlar la presión de propágulos, las tasas y momentos de germinación y la composición inicial de las especies. Aunque fue posible aislar el efecto de la llegada temprana y tardía de las especies invasoras sobre la invasión de la comunidad, la repuesta de las comunidades de mesocosmos a las contingencias históricas de ensamble representa una versión simplificada de la realidad que limita nuestra comprensión del proceso y nuestra capacidad de hacer predicciones. Es probable que las diferencias en las tasas y en los momentos

de germinación entre especies así como la presencia de otros factores bióticos (*e.g.* herbivoría) y/o ambientales (*e.g.* sequías) afecten diferencialmente el desempeño de las especies y conduzca a ensamblajes más complejos y, en algunos casos, impredecibles. Además, debido a que los eventos de arribo fueron comparados a una situación en la que todas las especies llegaron a la comunidad tempranamente, el estudio no permitió distinguir entre el efecto de arribar más tarde que las especies vecinas del efecto de haber sido ensambladas tres semanas más tarde. Posibles contingencias en el momento del trasplante tardío que no ocurrieron durante el trasplante temprano no pueden ser descartadas (*e.g.* condiciones ambientales particulares del evento tardío que puedan afectar diferencialmente el desempeño de las plantas recién trasplantadas). Aunque no ha habido ninguna condición ambiental particularmente diferente entre los eventos de arribo, además de la reducción natural en el fotoperíodo, futuros estudios que permitan discernir el efecto del orden *vs.* el efecto de momento *per se* son necesarios. A pesar de las limitaciones, el diseño del estudio permitió evaluar específicamente si la historia de arribo de las especies invasoras focales modula su interacción y con ello su impacto en el resto de la comunidad, que fue el principal objetivo de este estudio.

Este estudio proporciona una vía potencial por la cual la contingencia histórica de ensamblaje puede promover el éxito de las especies invasoras, incluso en ausencia de un beneficio importante asociado con la llegada temprana. Los resultados sugieren que el éxito de las especies invasoras dependería más de no llegar más tarde que las especies co-invasoras a la comunidad que de llegar temprano a la comunidad. A mi entender, este es el primer estudio en evaluar cómo las interacciones entre especies invasoras focales determinan efectos de prioridad y además, que considera a las especies no-nativas no-focales como parte esencial de las comunidades y, por lo tanto, como potenciales generadoras de resistencia biótica. Dado que la mayoría de los estudios

de efectos de prioridad han sido realizados con especies herbáceas y en pastizales o praderas (Weidlich et al., 2020), este estudio proporciona evidencia clave sobre la importancia de los efectos de prioridad de especies leñosas y en potenciales comunidades de bosques. Futuros estudios son necesarios para entender si estas contingencias históricas se mantienen en el largo plazo y en condiciones de campo, donde las contingencias ambientales podrían modificar fuertemente las trayectorias de la comunidad (Grman et al., 2013; Stuble et al., 2017).

3. 5. Conclusiones

Los efectos de prioridad han recibido creciente atención como una herramienta que podría facilitar el manejo especies invasoras y la restauración de los ambientes degradados (Temperton et al., 2016; Young et al., 2017; Weidlich et al., 2020). Una alternativa es manipular el ensamble de comunidades de plantas para promover especies nativas que finalmente ejercerán fuertes efectos prioritarios sobre las especies no-nativas (Hess et al., 2019). A pesar de las limitantes de este estudio, los resultados de este capítulo sugieren que el desempeño de las especies invasoras depende del momento de llegada de otras especies co-invasoras. Por lo tanto, este resultado está en línea con reciente estudios que sugieren que las interacciones entre especies no-nativas tienen un rol clave en determinar la acumulación de especies no-nativas en las comunidades (Kuebbing et al., 2013; Kuebbing y Nuñez, 2016; D'Antonio et al., 2017). Entender cómo las contingencias históricas modulan el signo y la fuerza de las interacciones especies no-nativas podría contribuir a planificar prácticas de manejo eficaces en comunidades invadidas por múltiples especies.

Capítulo 4

El efecto de la remoción selectiva de una especie invasora sobre el re-ensamble de la comunidad depende de su identidad y del momento de remoción

4. 1. Introducción

Las interacciones entre las especies no-nativas y las especies nativas son componentes centrales de muchas hipótesis de la ecología de invasiones (Mitchell et al., 2006). Una de ellas, la hipótesis de la resistencia biótica, predice que las interacciones negativas, como la competencia entre plantas, pueden prevenir la invasión (Elton, 1958; Levine y D'Antonio, 1999; Levine, 2000). A su vez, las especies residentes también pueden facilitar el establecimiento y la invasión de especies no-nativas (*e.g.* Mason et al., 2013; Abella y Chiquoine, 2019; Lucero et al., 2019). Dado que el número de especies no-nativas continúa aumentando en las comunidades de todo el mundo (Van Kleunen et al., 2015), las interacciones entre especies no-nativas se han convertido en un factor clave del ensamble de comunidades invadidas (Kuebbing y Nuñez, 2015, 2016; Golivets y Wallin, 2018).

Las interacciones entre especies no-nativas tienen un rol fundamental en las remociones de especies invasoras (Zavaleta et al., 2001; Kuebbing y Nuñez, 2015, 2016). Las especies no-nativas suelen competir fuertemente por los recursos limitantes, de manera que la remoción de una especie invasora liberaría a otras especies no-nativas de la competencia (Henriksson et al., 2016; Kuebbing y Nuñez, 2016). Por otra parte, las especies invasoras pueden mejorar las condiciones ambientales, atraer mutualistas o repeler enemigos, y favorecer el establecimiento de otras invasoras (Simberloff y Von Holle, 1999; Von Holle et al., 2006; Molina-Montenegro et al., 2008; Kuebbing y Nuñez, 2016). Sería esperable entonces que, mediante la interrupción de estas interacciones positivas, la remoción de una especie invasora benefactora reduzca el número o las abundancias de las especies beneficiarias (*e.g.* Madritch & Lindroth 2009; Cushman *et al.* 2011). Sin embargo, existe evidencia de que las especies beneficiarias pueden persistir luego de la remoción de la especie benefactora debido a efectos de legado (Corbin y D'Antonio, 2012;

Reynolds et al., 2017). Por lo tanto, entender cómo interactúan las especies invasoras entre sí, además de con las especies nativas, es clave para entender el re-ensamble de comunidades luego de la remoción. Dado que las especies no-nativas se encuentran inmersas en una red de interacciones, los mecanismos basados en interacciones por pares difícilmente logran predecir el re-ensamble de la comunidad. Por lo tanto, resulta necesario entender el rol de las interacciones indirectas en el re-ensamble de las comunidades invadidas.

Las interacciones indirectas, donde el efecto de una especie sobre otra es mediado por una tercera especie, pueden influir fuertemente en la coexistencia de especies (Connell, 1983; Wootton, 1994; Levine et al., 2017) y promover la invasión (Aschehoug y Callaway, 2015; Northfield et al., 2018). Aunque ha sido poco estudiado, la evidencia sugiere que las interacciones indirectas positivas entre especies no-nativas son un mecanismo importante para su acumulación en las comunidades y un factor clave a tener en cuenta en el manejo de comunidades invadidas por múltiples especies (Kuebbing y Nuñez, 2016). Las especies no-nativas pueden beneficiarse indirectamente mediante la supresión competitiva de una o más especies nativas y la consecuente reducción en la resistencia biótica (Flory y Bauer, 2014; Kuebbing y Nuñez, 2016). Comúnmente las especies invasoras reducen la abundancia de especies nativas a través de un amplio rango de mecanismos que incluyen la competencia por recursos, la atracción de enemigos naturales, la reducción local de simbiosiontes, cambios en el ciclo de los nutrientes, entre otras, liberando así recursos para otras especies no-nativas que pueden ser menos sensibles a esos cambios (Simberloff et al., 2013; van der Putten et al., 2016). Por otra parte, la asimetría en las interacciones negativas entre especies no-nativas puede beneficiar indirectamente a las especies nativas (*e.g.* Allen et al., 2005; Lenda et al., 2019). Aunque el estudio de interacciones indirectas que involucran a invasoras se encuentra en sus

inicios, estudios previos sugieren que este tipo de interacciones sería más frecuentes que lo reportado hasta ahora (Northfield et al., 2018).

Se suele asumir erróneamente que las interacciones bióticas permanecen invariables en el tiempo (Wisz et al., 2013) pese a que los recursos varían temporalmente y las especies reparten sus demandas a lo largo de una temporada (Wolkovich y Cleland, 2011). Por lo tanto, el tipo y la fuerza de las interacciones cambiarían a medida que se modifican las condiciones del contexto. Las diferencias fenológicas entre nativas y no-nativas permiten que estas últimas obtengan recursos en un momento que no son usados por las nativas (Wolkovich y Cleland, 2011). De hecho, como se mencionó en el Capítulo 3, la capacidad de las especies invasoras de colonizar tempranamente las comunidades les otorgaría una ventaja (Dickson et al., 2012; Stuble y Souza, 2016). Otros factores como la amplitud de nicho y la plasticidad (Richards et al., 2006; Davidson et al., 2011) les permitirían aprovechar los recursos cuando se encuentren disponibles. En consecuencia, es esperable que la red de interacciones sea variable en el tiempo y, por lo tanto, que las consecuencias de las remociones selectivas de especies difieran según el momento en el que ocurren.

La manera en que las especies responden a las variaciones ambientales está fuertemente influenciada por sus rasgos funcionales (Keddy, 1992). Los disturbios (*i.e.* eventos que causan la destrucción parcial o total de la biomasa de las plantas) combinan una reducción en la competencia con un incremento en los recursos disponibles por lo cual tienen un rol central en la estructuración e invasión de las comunidades (Grime, 1977; Davis et al., 2000; Jauni et al., 2015). Estos ambientes ricos en recursos suelen favorecer a especies con rasgos de tipo adquisitivo (Westoby, 1998; Diaz et al., 2004). Por ejemplo, las especies con alta área foliar específica (SLA, por sus siglas en inglés) tienen un menor tiempo de retorno de su inversión en

nutrientes y masa seca en hojas y, por lo tanto, un mayor potencial de crecimiento rápido (Leishman et al., 2007) lo que las hace candidatas ideales para crecer rápidamente en ambientes con alta disponibilidad de recursos como las áreas disturbadas (Grime, 1977). De hecho, como mencioné en el Capítulo 1, las especies invasoras suelen diferir de las especies nativas en estos rasgos asociados a la adquisición de recursos, posicionándose en el extremo de crecimiento rápido del gradiente de adquisición de recursos (Leishman et al., 2007; Van Kleunen et al., 2010), aunque la tendencia puede variar en función el contexto y de las especies involucradas (Tecco et al., 2010, 2013). Este tipo de respuesta les conferiría a las no-nativas una ventaja sobre las nativas en situaciones de alta disponibilidad de recursos (Funk et al., 2008). Sin embargo, las remociones selectivas generan un disturbio parcial por lo que la cantidad de recurso disponible estará regulada por la capacidad de la especie invasora co-dominante de acaparar estos recursos. Incluso generando ambientes altamente competitivos donde los rasgos relacionados con una alta competitividad (bajo SLA y semillas grandes) serían más importantes en determinar la abundancia de las especies a escala local. Por ejemplo, las especies tolerantes a la sombra suelen tener SLA bajos y semillas grandes (Westoby, 1998; Westoby et al., 2002). Así, la aproximación basada en los rasgos de las especies permitirá hacer predicciones más generales de las respuestas de las especies nativas y no-nativas y predecir el tipo de ambiente generado con las remociones.

El objetivo de este capítulo es evaluar el efecto de remociones selectivas de dos especies invasoras, *Cytisus scoparius* y *Rosa rubiginosa*, sobre el desempeño de la especie co-invasora no removida y la estructura del re-ensamble de la comunidad. La hipótesis subyacente es que el efecto de las remociones selectivas de las especies invasoras focales cambia con la identidad de la especie removida y el momento de remoción (Figura 4. 1). Específicamente, la respuesta de las especies en el re-ensamble varía con la identidad de la especie removida debido a diferencias

en las interacciones bióticas directas entre especies focales y a las interacciones directas e indirectas con especies no- focales (Figura 4. 1 A vs C y B vs D). Además, el momento de la remoción selectiva modificará la respuesta de la especie co-invasora y de las especies no-focales debido a la variación temporal en las interacciones bióticas (Figura 4. 1 A vs B y C vs D). Para ello, evalué cambios en la abundancia de la especie co-dominante no removida y en la estructura de las especies no-focales ante remociones selectivas de la mosqueta y la retama en dos momentos distintos –una remoción temprana y una tardía, en comunidades de campo y de mesocosmos.

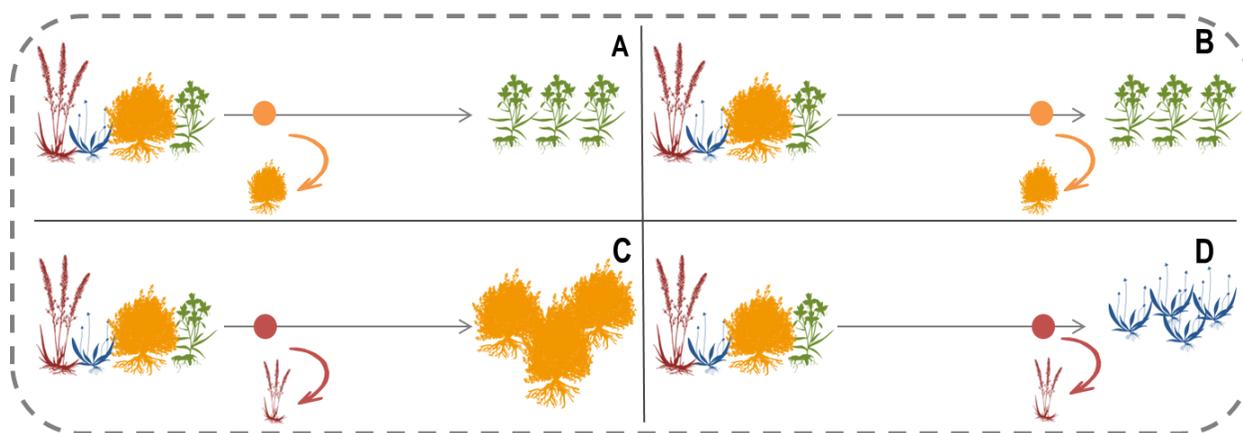


Figura 4. 1 | Hipótesis general. La identidad de la especie removida (panel A vs C y B vs D) afecta la estructura de la comunidad luego de la remoción. Además, el impacto de la especie removida sobre la especie co-dominante y sobre las especies no-focales cambia con el momento de remoción (panel A vs B y C vs D). Los rasgos de las especies modulan su respuesta a las remociones. Las formas representan distintos grupos funcionales y los colores, especies. La flecha gris indica el tiempo y los puntos y las flechas de colores, eventos de remoción.

4. 2. Metodología

Evalué el efecto de la identidad y el momento de las remociones selectivas en un experimento de campo y un experimento de mesocosmos. El experimento de campo me permitió una

aproximación más realista a la respuesta de la comunidad a las remociones selectivas donde la composición inicial de las comunidades varió naturalmente entre parcelas y también a lo largo del tiempo, ya que el diseño permitió la colonización de nuevos individuos en las parcelas. Estas parcelas, además, estuvieron sometidas a las condiciones ambientales propias del sitio tales como temperatura, precipitación, herbivoría de pequeños roedores e insectos, entre otras. Complementé el experimento de campo con un experimento en mesocosmos en invernadero que permitió controlar la composición y abundancia inicial de la comunidad así como la temperatura, la disponibilidad hídrica y los niveles de herbivoría. Por lo tanto, el experimento de mesocosmos permitió evaluar con mayor precisión el rol de las interacciones de las especies no-nativas entre sí y con las especies nativas.

4. 2. 1. Experimento de campo

4. 2. 1. 1. Sitio de estudio

Realicé los estudios a campo, tanto del presente capítulo como del Capítulo 5 de esta tesis, en la Isla Victoria, Parque Nacional Nahuel Huapi (40° 58' S, 71°31' W, 800 msnm). La Isla Victoria, ubicada en el lago Nahuel Huapi, tiene 20 km de largo y 4 km de ancho en su zona más estrecha (Simberloff et al., 2002). La precipitación media anual del área es de 1200 mm la cual ocurre mayoritariamente durante el otoño y el invierno (Grechka et al., 2016). La temperatura media anual es de 8.6°C con temperaturas bajo cero durante el invierno (Simberloff et al., 2002; Grechka et al., 2016). Su vegetación está dominada por bosques primarios o secundarios de los árboles nativos *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis* (Simberloff et al., 2002, 2003). El sotobosque está formado principalmente por arbustos (*Schinus patagonicus* y *Berberis darwinii*) y por hierbas perennes (*Chusquea culeou* y *Carex spp.*). En 1902 la isla fue concesionada para actividades privadas y a partir de ese momento aproximadamente el 60% de su superficie ha

experimentado algún tipo de uso como pastoreo de ganado doméstico, plantaciones de pinos, extracción de madera y/o fuego; aunque estas actividades han declinado desde la creación del área protegida en 1934 (Koutché, 1942; Simberloff et al., 2002). Actualmente, las invasiones de plantas y de grandes mamíferos representan una de las amenazas más grandes para su conservación (Simberloff et al., 2002, 2003).

Realicé el experimento en áreas de bosques disturbadas en estadios tempranos de sucesión. Estas áreas estuvieron previamente ocupadas por plantaciones forestales de pinos que fueron taladas entre 2009 y 2013, y cosechadas como parte de un plan de manejo de especies no-nativas (Sample et al., 2019). Las comunidades post-remoción de Isla Victoria se encuentran invadidas por múltiples especies, dominadas por *Cytisus scoparius* (Fabaceae) y *Rosa rubiginosa* (Rosaceae), junto con hierbas y pastos anuales y perennes (observación personal, Sample et al., 2019).

4. 2. 1. 2. Diseño experimental

Definí 60 parcelas circulares de un metro de diámetro (0.79 m^2), dominadas por dos especies invasoras: la retama y la mosqueta (más detalle de las especies de estudio en *Sección 3. 2. 1*). Distribuí las parcelas experimentales en siete sitios cuya principal variación fue el tiempo transcurrido desde la remoción de los pinos (*i.e.* edad de la tala). Por lo tanto, las parcelas capturaron la variación existente en el campo debido a la edad de la tala de los pinos. Dentro de cada sitio asumí que la composición de especies era homogénea y, por lo tanto, que todas las parcelas dentro de cada sitio tuvieron la misma probabilidad de ser colonizadas por las especies no-focales. Para evaluar el efecto de la identidad y el momento de remoción asigné aleatoriamente a cada parcela experimental uno de los cinco posibles tratamientos de remoción ($n = 12$ por tratamiento). Mediante los tratamientos modifiqué la identidad de la especie

removida (retama vs mosqueta) y el momento de remoción (temprana vs tardía) (Figura 4. 2 A-D). En todos los casos, comparé la respuesta de la comunidad a los tratamientos de remoción con un tratamiento control en el que no se removieron las especies focales (Figura 4. 2 E).

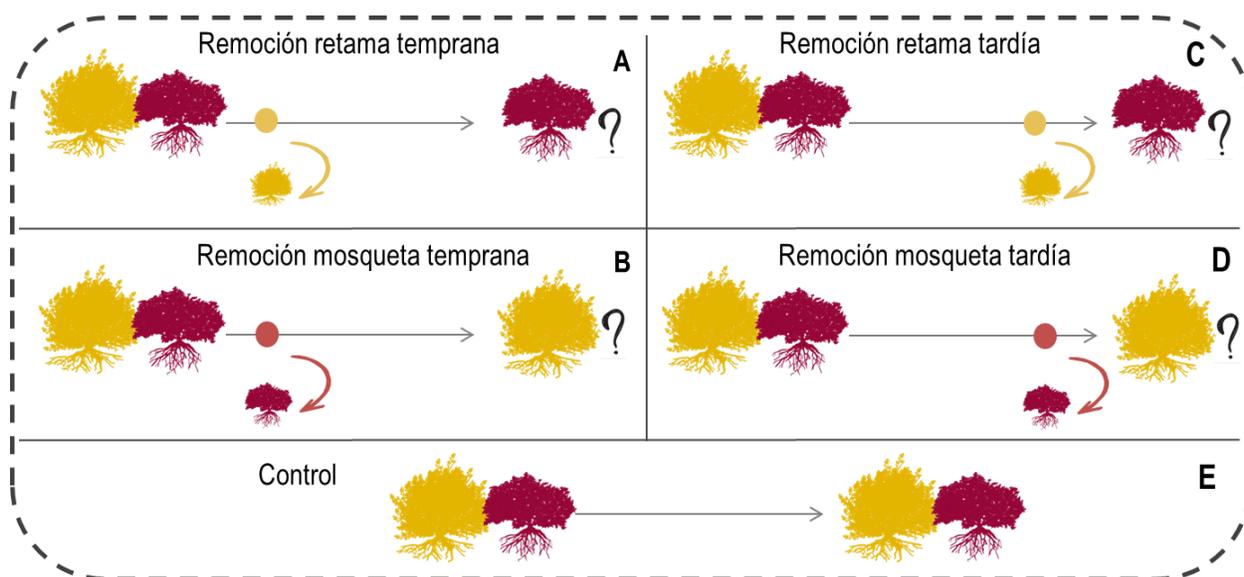


Figura 4. 2 | Diseño experimental. Esquema de los tratamientos implementados para evaluar el efecto de la identidad de la especie removida (retama: A y C; mosqueta: B y D) y el momento de remoción selectiva (temprana: A y B; tardía: C y D) en relación a un tratamiento control sin remociones (E). En el esquema, los arbustos amarillos y rojos representan a la retama y a la mosqueta, respectivamente. La flecha gris indica el tiempo. Los puntos y flechas de colores indican eventos de remoción (amarillo: remoción de la retama; rojo: remoción de la mosqueta). El signo de pregunta indica la comunidad post-remoción evaluada luego de dos años.

Realicé la remoción temprana en febrero 2018 (verano austral) y, tres meses después, la remoción tardía, en mayo (otoño austral). Removí las especies mecánicamente de manera tal que corté la biomasa aérea a nivel del suelo y la removí de la parcela mientras que dejé las raíces para minimizar el disturbio del suelo. No disturbé al resto de las especies presentes al momento de la remoción. Monitoreé las parcelas cada tres meses aproximadamente durante los dos años que duró el experimento y cuando fue necesario removí los rebrotes y las plántulas de las especies focales en función del tratamiento asignado a cada parcela. Definí un área de

amortiguamiento de 50 cm de radio alrededor de cada parcela para reducir el efecto borde de las especies focales creciendo alrededor (*e.g.* Zenni et al., 2020). Cerqué las parcelas con alambre tejido de un metro de altura para evitar la herbivoría por ciervos y jabalíes que son comunes en el área de estudio (Núñez et al., 2008; Barrios-García y Simberloff, 2013).

Estimé la biomasa seca removida en cada parcela para cada especie. Para ello, pesé la biomasa removida de cada individuo de la retama y de la mosqueta en el campo en todas las parcelas experimentales. Sequé en estufa, a 60 °C durante 48 horas, una sub-muestra de cada especie ($n = 10$) para estimar el factor de conversión de peso húmedo a peso seco. Utilicé el peso seco obtenido como co-variable en el análisis de datos (ver Sección 4. 2. 1. 4).

4. 2. 1. 3. Mediciones

Medí las comunidades de plantas en enero 2020, luego de dos años desde las remociones experimentales, respectivamente. Registré la cobertura aérea por estimación visual de todas las especies en todas las parcelas. Determiné las especies a campo o en laboratorio, cuando fue necesario, siguiendo Zuloaga *et al.* (2008). Para cada especie registré: el origen, el área foliar específica (SLA, por sus siglas en inglés) y el tamaño de la semilla (Apéndice 4. 2). El origen se determinó siguiendo Zuloaga *et al.* (2008). Obtuve el SLA y el tamaño de las semillas de la base de datos global TRY (Kattge et al., 2011). Para las especies cuyos rasgos no estaban registrados en TRY, utilicé el promedio de los valores registrados para el género. Tres especies no contaban con datos a nivel de género en la base de datos global (*Mutisia*, *Acaena* y *Alstroemeria*) por lo cual los obtuve de la bibliografía (Puntieri y Gómez, 1988; Sanches y Válio, 2002; de Paz et al., 2017). Dado que los rasgos de las especies pueden variar entre especies del mismo género y también dentro de la misma especie en función del contexto, los resultados relacionados con el efecto del SLA y del tamaño de la semilla sobre la respuesta de las especies a las remociones

selectivas deben ser considerados con precaución. Además, dado que las especies relacionadas filogenéticamente pueden parecerse más en los valores de sus rasgos a lo esperable por el azar (Cadotte y Davies, 2016), estimé la señal filogenética a partir de un árbol de relaciones filogenéticas que obtuve con el paquete ‘S.PhyloMaker’ (Qian y Jin, 2015).

4. 2. 1. 4. *Análisis de datos*

Para evaluar la respuesta de una especie dominante a la remoción de la especie co-dominante, implementé un modelo lineal mixto para cada una de las especies focales. En cada modelo, definí la cobertura de la especie dominante no removida como variable respuesta y el momento de remoción (remoción temprana o remoción tardía de la especie co-dominante) como efecto fijo. Definí la edad de la tala del sitio como efecto aleatorio. Utilicé una función de enlace identidad y evalué los supuestos del modelo de manera gráfica *a posteriori*; los gráficos de residuos no mostraron patrones llamativos. También definí la biomasa seca removida durante la aplicación del tratamiento como co-variable. Implementé los modelos en R 3.6.3 (R Core Team, 2020) mediante la función *lme()* del paquete *nlme* (Pinheiro et al., 2007).

Para evaluar el efecto de la identidad de la especie removida y del tiempo de remoción sobre la estructura de la comunidad, realicé un Modelo de Distribución Conjunta de Especie (JSDM, por sus siglas en inglés) que permitió modelar la abundancia de las especies no-focales en función de los tratamientos (más detalle de los JSDM en *Sección 3. 2. 3*) (Ovaskainen y Abrego, 2020). El JSDM permitió tener en cuenta la distribución espacial de los datos (Ovaskainen y Abrego, 2020); en este caso, parcelas experimentales dentro de sitios con distinta edad de la tala. Por lo tanto, para controlar el efecto de la edad variable entre distintos sitios, estimé la probabilidad de ocurrencia de la especie a nivel de sitio. Si la especie estuvo presente en el sitio, entonces estimé cambios en las abundancias ponderados por la probabilidad de

presencia en ese sitio (Apéndice 4. 1). De esta manera, controlé por los cambios en la composición de la comunidad debido a la edad de la tala (Apéndice 4. 3, Apéndice 4. 4). Además, evalué cómo los rasgos funcionales de las especies y la distancia filogenética entre las especies modularon su respuesta a los tratamientos de remoción. En este caso, estimé cómo el origen biogeográfico, el SLA y el tamaño de la semilla modularon las respuestas de las abundancias de las especies a los tratamientos de remoción (Apéndice 4. 1). El modelo estimó una señal filogenética media ~ 0.5 , es decir que las respuestas de las especies no estuvieron ni completamente estructuradas por su filogenia ni fueron completamente independientes (Apéndice 4. 1). Ajusté este modelo en R 3.6.3 (R Core Team, 2020) con el paquete *rstan* que desarrolla un lenguaje de programación probabilístico que implementa inferencia estadística Bayesiana completa a través de cadenas de Markov–Monte Carlo (Stan Development Team, 2020).

4. 2. 2. Experimento de mesocosmos

Con el mismo objetivo del experimento a campo, evaluar el rol de la identidad y el momento de remoción sobre la respuesta de la comunidad post-remoción, ensamblé comunidades de mesocosmos en invernadero en las que removí las mismas especies focales invasoras que en el experimento de campo, la retama o la mosqueta, en diferentes momentos.

4. 2. 2. 1. Comunidades de mesocosmos

En diciembre de 2017 ensamblé 60 comunidades de mesocosmos en macetas de 15 litros con la misma composición inicial que los tratamientos control del experimento de efectos de prioridad del *Capítulo 3*. Por lo tanto, todas las comunidades estuvieron formadas por las dos especies focales (la retama y la mosqueta) y por tres especies no-focales nativas y tres especies no-focales

no-nativas (Cuadro 3. 1). Para el trasplante, seguí el mismo protocolo que en el experimento del *Capítulo 3 (Sección 3. 2. 1)* con la única diferencia de que trasplanté todas las especies simultáneamente en la primavera de 2017 (fines de noviembre). Luego del trasplante inicial, esperé un mes para la aplicación de los tratamientos de remoción. Durante las primeras tres semanas desde el trasplante monitoreé la respuesta de los individuos y reemplacé aquellos individuos que no sobrevivieron al trasplante.

4. 2. 2. 2. Diseño experimental

En enero de 2018 apliqué aleatoriamente seis tratamientos de remoción a las 60 comunidades de mesocosmos ($n = 10$). Los tratamientos fueron análogos a los del experimento de campo (Figura 4. 2), aunque con las siguientes diferencias: (1) el experimento duró un año; en consecuencia, la remoción temprana fue en enero de 2018 y la remoción tardía, en febrero de 2018, es decir que el período entre remociones fue de un mes para asegurar que las diferencias entre tiempos representen una porción pequeña del tiempo de ensamble evaluado y comparable al período que utilicé en el experimento de efectos de prioridad del *Capítulo 3* de esta tesis. (2) Para controlar que la densidad total de individuos por maceta no fuera afectada por los tratamientos de remoción, en todos los tratamientos removí cuatro individuos. Así, por ejemplo, en los tratamientos donde debía removerse una especie dominante, removí dos individuos de esa especie y dos individuos elegidos al azar de dos especies no-focales distintas. (3) El tratamiento control consistió en la remoción de cuatro individuos de cuatro especies no-focales distintas elegidas al azar. Las remociones del control tuvieron lugar entre los eventos de remoción temprana y tardía, exactamente dos semanas después del primer evento de remoción temprana (*i.e.* dos semanas antes del evento de remoción tardía). Nótese que las remociones aleatorias nunca representaron la remoción total de una especie acompañante sino una reducción de la

densidad de las especies acompañantes. 4) Adicioné un tratamiento Testigo, en el que no realicé remociones de ningún tipo.

4. 2. 2. 3. Mediciones y análisis de datos

Al final del experimento (febrero 2019), colecté la biomasa de todos los individuos de las comunidades de mesocosmos. Separé y sequé la biomasa de cada especie en estufa a 60°C por 48 horas para su pesaje posterior.

Para evaluar la respuesta de una especie focal a la remoción de la especie co-invasora focal implementé un modelo lineal generalizado con la biomasa de cada especie como variable respuesta y los tratamientos de remoción selectiva de la especie co-invasora como predictores. Dado que la biomasa sólo puede tomar valores positivos y que mostró una distribución sesgada al cero, implementé una distribución Gamma con función de enlace *log*. Evalué los supuestos del modelo de manera gráfica, los gráficos de los residuos no mostraron patrones llamativos y respaldaron los supuestos de los modelos. Ambos modelos se implementaron en R 3.6.3 mediante la función *glm* del paquete base (R Core Team, 2020).

Para evaluar el efecto de la identidad y del momento de remoción en la estructura de la comunidad, ajusté un JSMD que relacionó la biomasa final (variable respuesta) de las especies no-focales con los tratamientos de remoción de las especies focales. Las variables predictoras fueron los tratamientos de identidad (remoción mosqueta vs remoción retama), los tratamientos de momento de remoción (remoción temprana vs tardía) y el control (Figura 4. 2). En una versión previa del modelo incluí el tratamiento testigo que fue posteriormente eliminado por ser similar al control.

Los JSMD permiten capturar las interacciones bióticas y la influencia de covariables no incluidas sobre las asociaciones residuales entre especies (Ovaskainen et al., 2017; Tikhonov et al., 2020). Para ello, definí un efecto aleatorio a nivel de la unidad experimental (*i.e.* maceta) con el fin de estimar los residuales de la matriz de covarianzas que pueden ser interpretados como la fuerza de la asociación entre especies (Ovaskainen et al., 2017). El modelo no detectó asociaciones residuales significativas entre las especies, por lo tanto, estos resultados no se muestran. En la matriz de rasgos incluí únicamente el origen de las especie. No incluí la matriz filogenética en este modelo. En caso contrario, el bajo número de especies de la comunidad de mesocosmos, que en este contexto estadístico funcionan como datos, podría haber conducido a estimaciones poco precisas de los parámetros relacionados con el efecto de los rasgos y de la filogenia (Ovaskainen y Abrego, 2020). A diferencia del JSMD de la *Sección 4. 2. 1. 4*, implementé este modelo en el paquete *Hmsc* (Ovaskainen et al., 2017) en R 3.6.3 (R Core Team, 2020).

Al igual que en el Capítulo 3 (ver *Sección 3. 2. 3*), implementé los JSMD bajo un marco de estadística Bayesiana utilizando técnicas de estimación numérica, particularmente cadenas de Markov–Monte Carlo (*i.e.* MCMC). Siguiendo este enfoque Bayesiano no informaré p-valores y, en cambio, reportaré un valor f que es la probabilidad de que la media de las distribuciones posteriores tome valores positivos o negativos comparado con el control. Consideraré $f \geq 0.95$ como efecto ‘significativo’, $0.95 > f \geq 0.85$ como efecto marginal y $f < 0.85$ como ausencia de efecto (Ovaskainen y Abrego, 2020).

4. 3. Resultados

4. 3. 1. Experimento de campo

4. 3. 1. 1. Interacción entre especies focales invasoras

Las remociones selectivas mostraron interacciones negativas asimétricas entre las especies focales invasoras que variaron con el momento de remoción. En otras palabras, el efecto de la remoción de la especie dominante dependió de la identidad de la especie removida y del momento de remoción (Figura 4. 3). La abundancia de mosqueta no varió ante remociones tempranas ($t = 1.79$, $p\text{-valor} = 0.088$) ni tardías ($t = 1.30$, $p\text{-valor} = 0.206$) de retama comparado con el control (Figura 4. 3 A). En cambio, la respuesta de retama a las remociones de mosqueta fue un 46% mayor con remoción temprana de mosqueta ($t = 2.69$, $p\text{-valor} = 0.013$) mientras que no varió con remociones tardías ($t = 0.86$, $p\text{-valor} = 0.401$) (Figura 4. 3 B). La magnitud de la biomasa seca removida durante la aplicación del tratamiento no moduló el efecto de la remoción ($p\text{-valor}_{\text{retama-removida}} = 0.789$, $p\text{-valor}_{\text{mosqueta-removida}} = 0.174$).

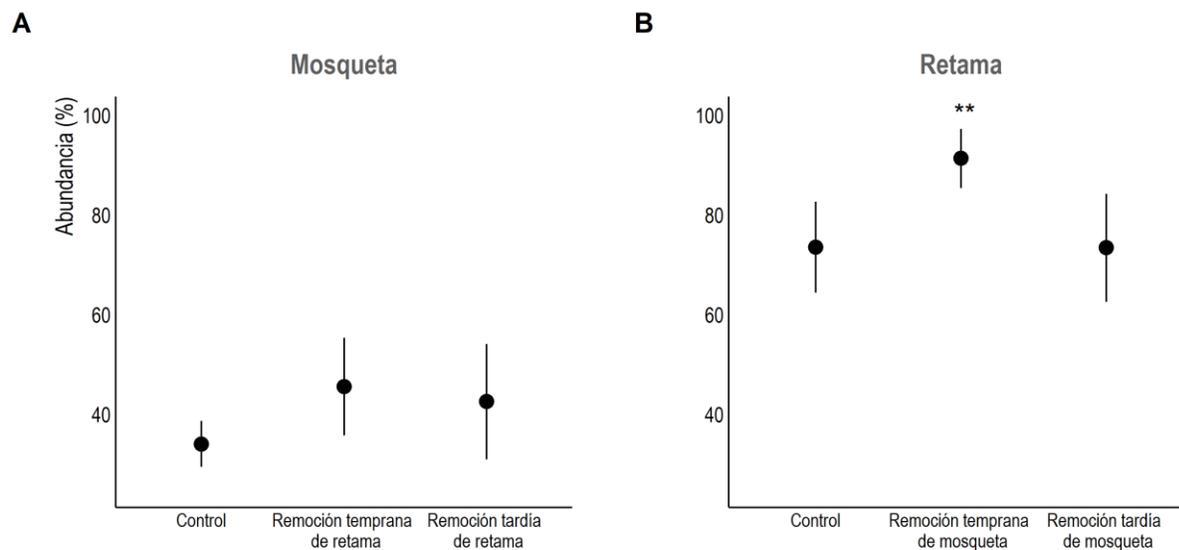


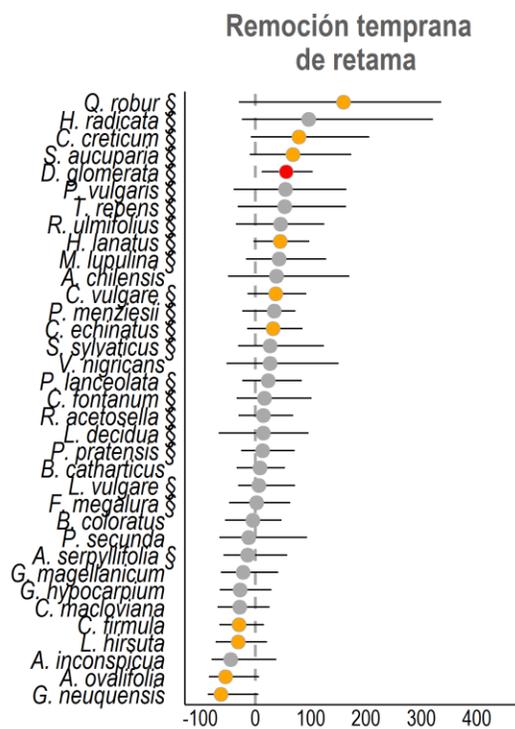
Figura 4. 3 | Abundancia de las especies focales en el experimento de remociones selectivas en el campo. Los puntos representan la cobertura media \pm el error estándar de la mosqueta (A) y de la retama (B) ante remociones de la especie co-cominante en distintos momentos. ** p-valor ≤ 0.05 y * $0.05 >$ p-valor ≤ 0.085 obtenido del modelo lineal generalizado.

4. 3. 1. 2. Efecto sobre la comunidad subdominante

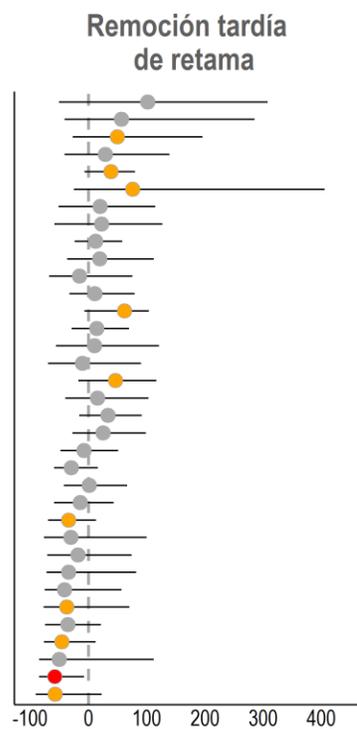
Las remociones selectivas mostraron distintos tipos de interacción de retama y mosqueta con las especies no-focales que, además, variaron con el momento de remoción (Figura 4. 4, Apéndice 4. 5). Si bien las especies no-focales mostraron respuestas variables luego de la remoción, parte de esta respuesta estuvo modulada por su origen biogeográfico (Figura 4. 5). La remoción de retama, tanto temprana como tardía, facilitó exclusivamente a especies no-focales no-nativas y perjudicó a las no-focales nativas, aunque la remoción temprana afectó a un mayor número de especies (Figura 4. 4 A y B). Las parcelas con remoción de retama mostraron, en promedio, 45% menos abundancia de especies nativas que el control y un aumento de las invasoras no-focales de entre 55 y 65% respecto del control. La remoción temprana de mosqueta produjo menos efectos en el re-ensamble de las especies no-focales; pero este efecto fue más variable con el momento

de remoción (Figura 4. 4 C y D). La remoción temprana produjo únicamente efectos negativos sobre algunas especies nativas (Figura 4. 4 C). Aunque la respuesta fue variable, la abundancia de estas especies nativas fue, en promedio, 50% menor que en las parcelas control. En cambio, la remoción tardía de mosqueta prácticamente no afectó a las especies no-focales, y sólo dos especies nativas mostraron incrementos marginales en su abundancia (Figura 4. 4 D).

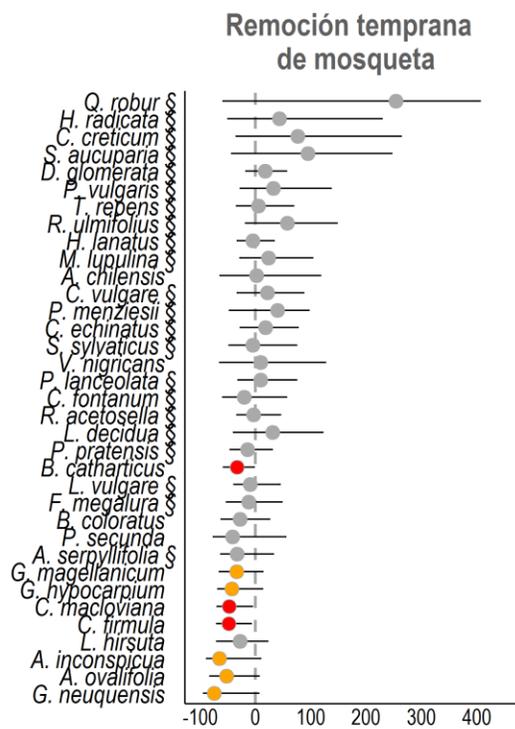
A



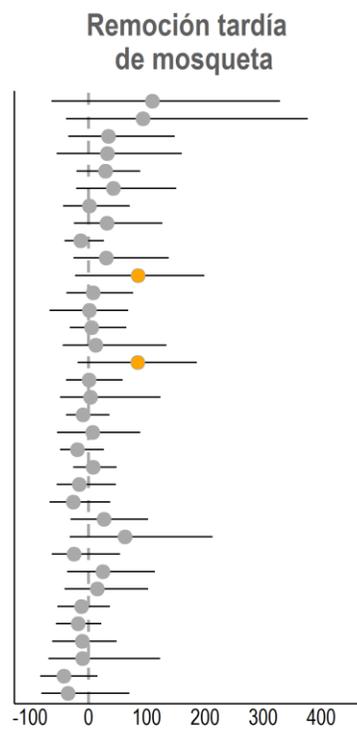
B



C



D



● $f < 0.85$
 ● $f \geq 0.85$
 ● $f \geq 0.95$

Tendencia en la abundancia (%)

Figura 4. 4 | Abundancias estimadas relativas al control en los tratamientos de remociones selectivas a campo. Los puntos indican los valores promedio de las distribuciones posteriores del modelo y las líneas, los intervalos de credibilidad 0.95. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media: $f \geq 0.95$ indica efectos significativos, $0.95 > f \geq 0.85$ indica efectos marginales, $f < 0.85$ indica ausencia de efectos. § indica especies no-nativas.

4. 3. 1. 3. Efecto de los rasgos funcionales de las especies no-focales

Las respuestas de las especies no-focales a la remoción temprana de mosqueta y de retama estuvieron moduladas por su origen biogeográfico (Figura 4. 5). Las especies no-nativas fueron, en promedio, más abundantes en comunidades en las que se removió retama, independientemente del momento de remoción; mientras que las especies nativas fueron, en promedio, menos abundantes (Figura 4. 5). Por su parte, la remoción temprana de mosqueta tuvo un efecto negativo pero marginal ($f \geq 0.85$) sobre la abundancia promedio de especies nativas (Figura 4. 5). En cambio, la respuesta a la remoción tardía de mosqueta no dependió del origen de las especies; las especies no-focales nativas y no-nativas tuvieron, en promedio, abundancias similares (Figura 4. 5). El SLA y el tamaño de la semilla no afectaron la respuesta de las especies no-focales a la remoción selectiva de la retama y la mosqueta en ningún caso (Apéndice 4. 6).

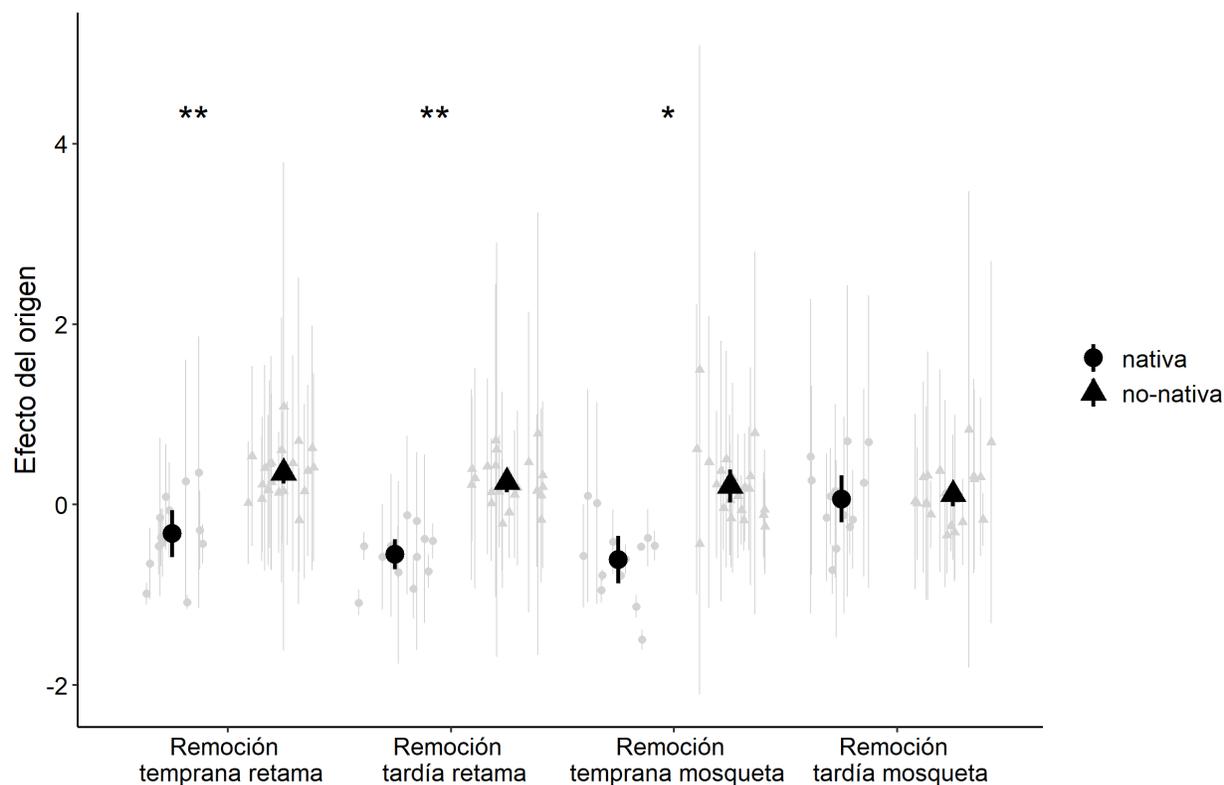


Figura 4. 5 | Abundancias medias estimadas relativas al control de las especies no-focales nativas y no-nativas en los tratamientos de remociones selectivas a campo. La diferencia entre la media de la abundancia de nativas y no-nativas representa el efecto estimado del origen biogeográfico sobre la respuesta de las especies a los tratamientos de remoción. Los puntos grises son las medias de las distribuciones posteriores de la abundancia para cada especie y las líneas grises los intervalos de credibilidad de 0.95 de su estimación, en escala logística. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media: ** indica efectos ‘significativos’ con $f \geq 0.95$ y * indica efectos marginales con $0.95 > f \geq 0.85$.

4. 3. 2. Experimento en mesocosmos

4. 3. 2. 1. Interacción entre especies focales invasoras

Al igual que en el experimento de campo, el efecto de la remoción selectiva dependió de la identidad de la especie removida y del momento de remoción (Figura 4. 6). La biomasa de la mosqueta no varió debido a la remoción temprana (p -valor = 0.739) ni tardía (p -valor = 0.864) de la retama (Figura 4. 6 A), aunque en el experimento de mesocosmos su biomasa fue siempre muy baja comparada con la de retama y la de otras especies no-nativas no-focales. La respuesta de la retama a las remociones de la mosqueta dependió del momento de remoción (Figura 4. 6 B). A diferencia del experimento de campo, la biomasa de la retama aumentó marginalmente ante la remoción tardía de la mosqueta ($t = 1.973$, p -valor = 0.06) (Figura 4. 6 B). Es decir que, a diferencia del experimento de campo en el que la remoción temprana de la mosqueta generó el mayor beneficio para la retama, en mesocosmos la remoción tardía de la mosqueta generó el mayor beneficio para la retama.

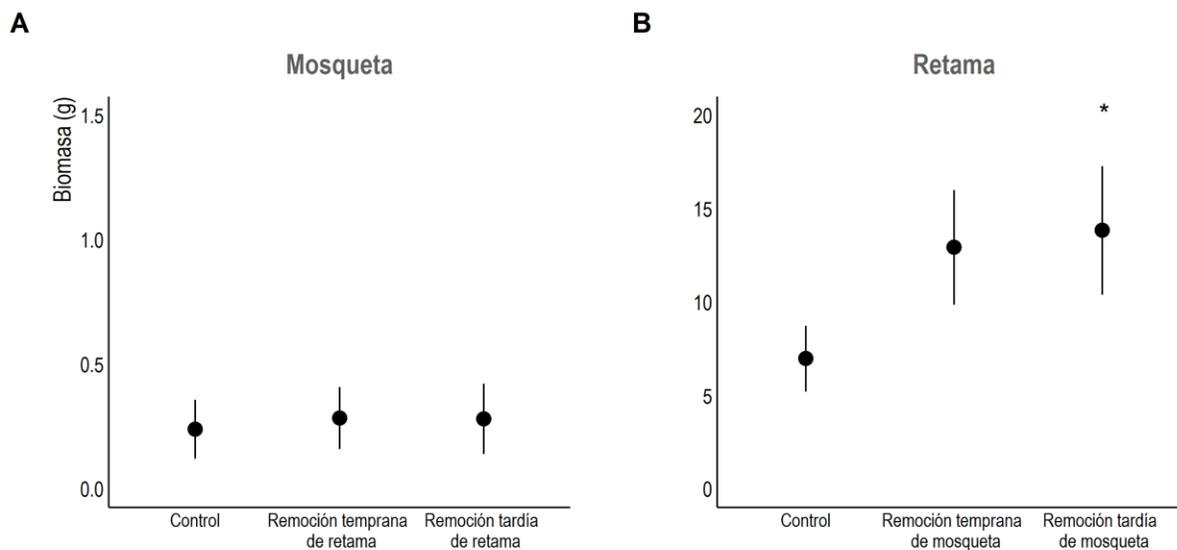


Figura 4. 6 | Abundancia media de las especies focales en el experimento de remociones selectivas en mesocosmos. Los puntos representan el valor medio de la biomasa \pm error estándar de la mosqueta (A) y de la retama (B). ** p-valor < 0.05 y * $0.05 > \text{p-valor} \leq 0.085$ en el modelo lineal generalizado.

4. 3. 2. 2. Efecto de las remociones selectivas sobre la comunidad de especies no-focales.

De manera similar al experimento de campo, la estructura de la comunidad subdominante de mesocosmos dependió de la identidad y del momento de la especie removida (Figura 4. 7, Apéndice 4. 7). La remoción temprana de la retama tuvo efectos positivos sobre todas las especies no-focales invasoras, con incrementos promedio en su biomasa de cuatro veces el control (Figura 4. 7, Figura 4. 8). En cambio, la respuesta a la remoción tardía de retama no estuvo modulada por el origen biogeográfico. De hecho, si bien los efectos fueron marginales ($f \geq 0.85$), especies no-nativas (*Cirsium*) y nativas (*Mutisia* y *Pappostipa*) acumularon $\sim 80\%$ más biomasa en las comunidades con remoción tardía de retama que en el control (Figura 4. 7). A diferencia del experimento de campo, el re-ensamble de la comunidad subdominante luego de la remoción de la retama en mesocosmos, sí varió con el momento de remoción. Por su parte, ante

la remoción temprana de la mosqueta la biomasa del cardo invasor *Cirsium vulgare* fue ~ 90% mayor y la biomasa de *Festuca*, la más abundante entre las especies no-focales, fue casi 3 veces menor ($f \geq 0.85$) comparativamente al control (Figura 4. 7). En cambio, cuando mosqueta fue removida tardíamente, la biomasa de dos especies nativas, *Acaena* y *Pappostipa*, fue ~ 50% menor ($f \geq 0.85$) (Figura 4. 7). Excepto para la remoción temprana de retama, la respuesta de las especies a las remociones selectivas dependió de la especie analizada para la mayoría de los tratamientos de remoción selectiva y no dependió de su origen biogeográfico (Figura 4. 8).

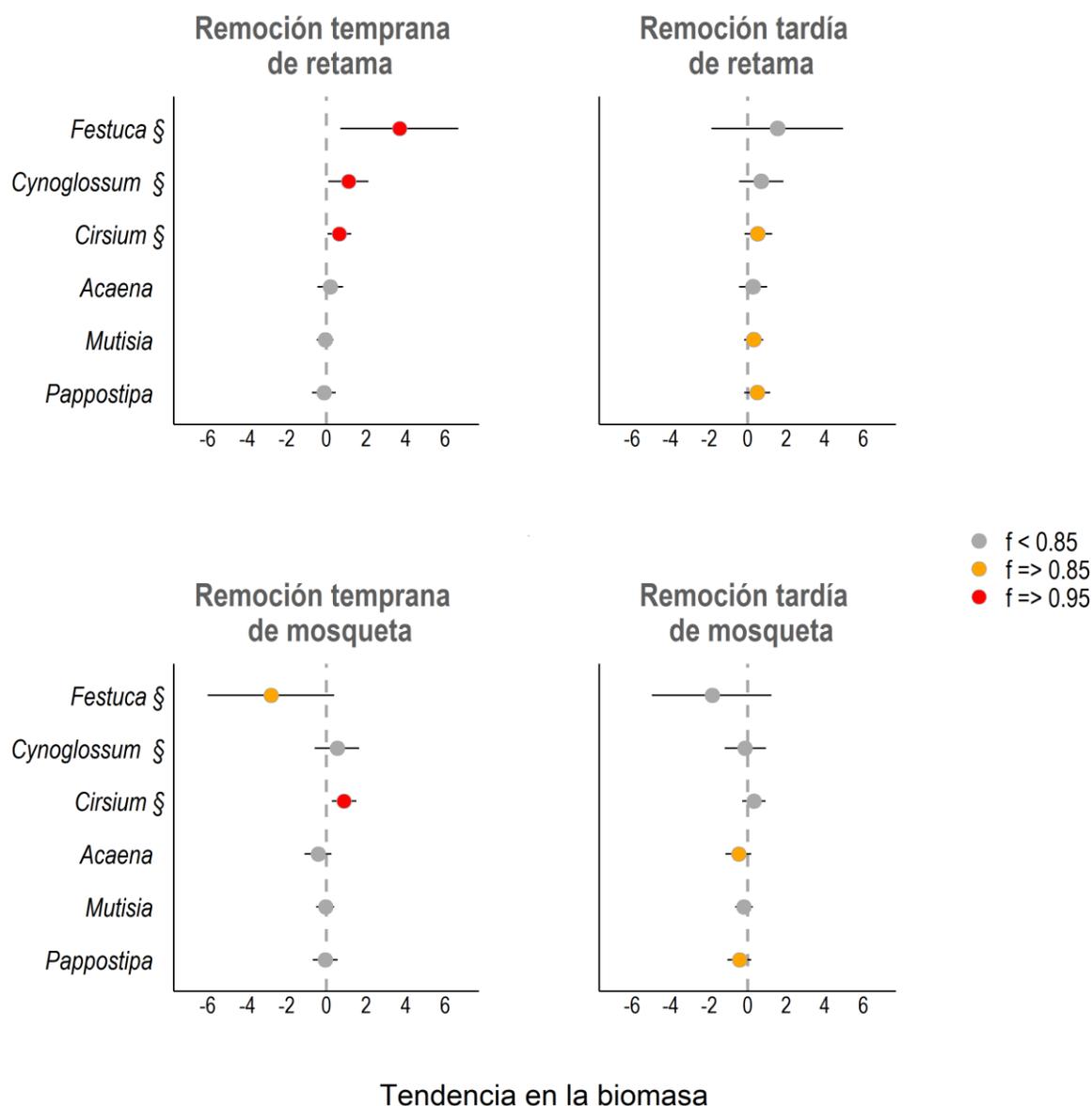


Figura 4. 7 | Biomasa estimada relativa al control de las especies no-focales en los tratamientos de remociones selectivas en mesocosmos. Los puntos indican los valores medios relativos (gramos) de las distribuciones posteriores del modelo y las líneas, los intervalos de credibilidad de 0.95. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media, $f \geq 0.95$ es efecto significativo, $0.95 > f \geq 0.85$ es efecto marginal y $f < 0.85$ es ausencia de efecto. § indica especies no-nativas.

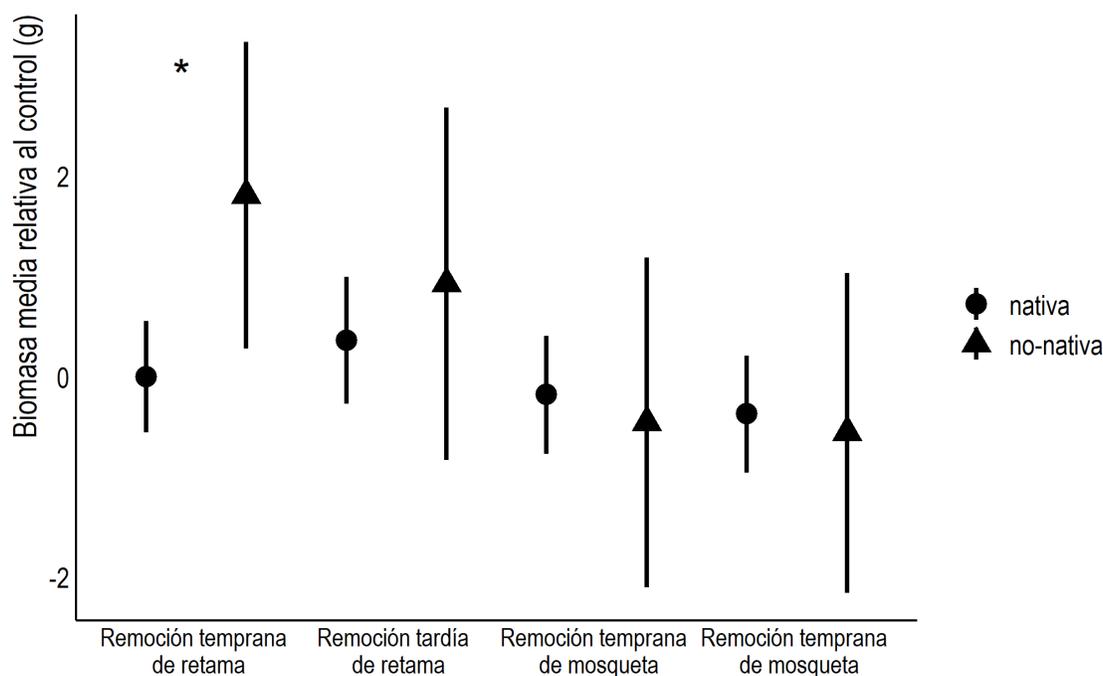


Figura 4. 8 | Biomasa media estimada relativas al control de las especies no-focales nativas y no-nativas en los tratamientos de remociones selectivas a campo. La diferencia entre la media de la abundancia de nativas y no-nativas representa el efecto estimado del origen biogeográfico sobre la respuesta de las especies a los tratamientos de remoción. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media: ** indica efectos significativos con $f \geq 0.95$ y * indica efectos marginales con $0.95 > f \geq 0.85$.

4. 4. Discusión

Las remociones selectivas mostraron interacciones asimétricas entre las especies invasoras focales, tanto en comunidades naturales como en mesocosmos. El desempeño de la mosqueta no fue afectado por las remociones de la retama, aunque la retama sí se benefició con las remociones de la mosqueta. En ambos experimentos, la remoción de la retama facilitó las invasiones secundarias. La remoción de la mosqueta, en cambio, afectó negativamente el

desempeño de especies nativas. Esto último sugiere la existencia de interacciones indirectas positivas entre mosqueta y las especies no-focales nativas, y una vía alternativa para la promoción de las invasiones secundarias. Además, el efecto de las remociones directas e indirectas dependió del momento de remoción, sugiriendo una variación temporal de las interacciones establecidas por las invasoras. Por lo tanto, estos resultados apoyan la hipótesis que postula que el efecto de la remoción cambia con la identidad de la especie removida debido a diferencias en las interacciones establecidas, y con el momento de remoción debido a variaciones temporales en la fuerza de las interacciones. En general, los resultados coinciden con estudios previos que proponen que los re-ensambles post-remoción suelen presentar una alta abundancia relativa de especies invasoras secundarias (Magnoli et al., 2013; Konlechner et al., 2015; Pearson et al., 2016; D'Antonio et al., 2017; Guido y Pillar, 2017; Prior et al., 2018) y que este efecto está modulado por las interacciones entre invasoras y por el momento de la remoción (Marushia et al., 2010; Zenni et al., 2020). Adicionalmente, los resultados resaltan que tanto las interacciones directas como indirectas establecidas por las invasoras conducirían a invasiones secundarias.

El desempeño de la retama estuvo limitado por la presencia de la mosqueta mientras que el desempeño de la mosqueta fue independiente de la presencia de la retama, tanto en comunidades naturales como en mesocosmos. Este efecto, no obstante, dependió del momento de remoción (ver más abajo). Dado que se trata de especies arbustivas de similar porte, sería probable que la competencia por luz esté limitando su crecimiento (Damascos y Gallopin, 1992, Bossard y Rejmanek, 1994). Sin embargo, el hecho de que retama suele alcanzar alturas potenciales mayores y tiene una arquitectura más cerrada (Damascos y Gallopin, 1992, Bossard y Rejmanek, 1994) sugiere la existencia de mecanismos alternativos subyacentes a la interacción

asimétrica, por ejemplo, competencia por agua o retroalimentaciones suelo-planta. De hecho, la limitación de la retama ocurrió a pesar de que la mosqueta fue menos abundante que la retama en las comunidades de campo e incluso acumuló muy poca biomasa en mesocosmos. Esto sugiere que el control de mosqueta sobre retama ocurre incluso a abundancias muy bajas de mosqueta, desafiando la relación impacto-abundancia que postula que el impacto de una especie invasora está directamente relacionado con su abundancia en el ecosistema (Bradley et al., 2019).

Estudios previos han mostrado interacciones asimétricas entre invasoras focales (Allen et al., 2005; Wundrow et al., 2012; Zarnetske et al., 2013; Zenni et al., 2020). Por ejemplo, Zenni et al. (2020) encontraron que la remoción del pasto invasor *Melinis minutiflora* aumentó la biomasa de otro pasto invasor co-dominante, *Urochloa decumbens*, y duplicó la biomasa de nativas.

Mientras que la remoción de *U. decumbens* tuvo efectos despreciables en términos de liberación de la competencia de su co-dominante. Sin embargo, en este ejemplo la interacción asimétrica sí parece responder a la relación-impacto abundancia ya que la remoción de la especie más abundante tuvo los mayores efectos en la comunidad (Zenni et al., 2020). En contraposición a una interacción simétrica donde la remoción de una especie dominante conduce necesariamente a la dominancia de la especie co-dominante (Kuebbing et al., 2014), la existencia de interacciones asimétricas produce que las especies ocupen diferentes posiciones en la jerarquía de competencia (Freckleton y Watkinson, 2001) y, en última instancia, pueden conducir a interacciones indirectas basadas en la competencia (Aschehoug y Callaway, 2015; Northfield et al., 2018).

El momento de remoción moduló la interacción entre las especies co-dominantes. En remociones tempranas en el campo, la remoción la de mosqueta benefició fuertemente el desempeño de retama. En cambio, en los mesocosmos, la retama obtuvo el mayor beneficio con la remoción tardía de la mosqueta. El modelo no detectó un efecto en la remoción temprana de

la mosqueta sobre el desempeño de la retama pero sí lo hizo para la remoción tardía; sin embargo, la retama en ambos casos acumuló ~ 32 – 35% más biomasa que en la comunidad control con remociones aleatorias. La diferencia temporal en la respuesta apoya parcialmente la hipótesis de interacciones dependientes del contexto temporal en el que ocurren. La evidencia sugiere que el desacoplamiento entre el pulso de recursos generado por la remoción y el pico fenológico de las especies remanentes reduciría la invasión secundaria de la especie co-dominante (Marushia et al., 2010; Wolkovich y Cleland, 2011). Aunque los experimentos de este capítulo no permitieron evaluar el rol de la fenología sobre respuesta de las especies, este resultado adhiere al de estudios previos que proponen que la fenología es un factor importante para incrementar la eficacia del manejo de especies invasoras (Marushia et al., 2010; Wolkovich y Cleland, 2011). Además, las diferencias entre los resultados del experimento en el campo y en mesocosmos, permiten formular la hipótesis que, además de las diferencias fenológicas entre los momentos de remoción, cambios en las contingencias ambientales (*e.g.* sequía, heladas) al momento de una y otra remoción pueden afectar la respuesta de la especie co-dominante a la liberación de recursos. Es esperable que las condiciones ambientales controladas en las comunidades de mesocosmos, como la temperatura más alta hacia fines del verano y la disponibilidad continua de agua, hayan extendido la etapa de crecimiento de la retama y reducido las diferencias temporales en su respuesta. Aunque la plasticidad fenotípica de las especies invasoras es una de las características que le confieren alta capacidad invasiva (Wolkovich y Cleland, 2011), este estudio no permite evaluar este mecanismo.

En general, la remoción de la retama favoreció el establecimiento de especies invasoras no-focales. En el campo, las remociones tempranas y tardías de la retama mejoraron el desempeño de otras especies invasoras. De manera similar, en mesocosmos, la remoción

temprana de la retama benefició a las especies no-nativas, aunque este efecto no se observó en las remociones tardías. Los re-ensambles luego de la remoción de retama en el campo mostraron, además, que el beneficio de las especies no-nativas no-focales coincidió con el perjuicio de las nativas no-focales. Este resultado apoya un creciente cuerpo de evidencia que sugiere que las leguminosas invasoras facilitan a otra especies no-nativas debido a incrementos en el contenido de N en el suelo, principalmente gramíneas y herbáceas, y que este efecto positivo persiste como un legado luego de su remoción (*e.g.* Corbin y D'Antonio, 2004; Von Holle et al., 2006; Grove et al., 2015; Konlechner et al., 2015; Kuebbing y Nuñez, 2016; Garrett y Gibson, 2020). Sin embargo, la identidad de las especies no-focales no-nativas que fueron favorecidas por la ausencia de retama cambió con el momento de remoción. Si bien en esta tesis no se evaluó específicamente el papel de la fenología de las especies no-focales, es probable que el cambio en la actividad de las especies a lo largo de la temporada haya afectado su capacidad de colonizar los sitios en los que se removió la retama. En mesocosmos, la respuesta positiva de la biomasa de especies no-nativas se encontró únicamente para la remoción temprana de la retama; siendo la gramínea invasora la especie más favorecida. De manera similar, Grove et al. (2015) encontraron que la remoción de retama durante la primavera generó un pulso de nitrógeno en el suelo que favoreció a las gramíneas y hierbas no-nativas comparado con las nativas mientras que en otoño el pulso de nitrógeno no coincidió con la ventana temporal de germinación y crecimiento de especies no-nativas. Por lo tanto, en el manejo de comunidad invadidas por múltiples especies no-nativas sería importante considerar la ventana de oportunidad de las especies invasoras (Marushia et al., 2010).

Quizá el hallazgo más novedoso de estos experimentos es la existencia de evidencias que sugieren interacciones indirectas entre las especies invasoras focales y no-focales. La remoción

de la mosqueta en el campo aumentó fuertemente la abundancia de la retama a la vez que redujo la abundancia de las especies nativas no-focales. Esto sugiere que, previo a su remoción, la mosqueta indirectamente favoreció el desempeño de especies nativas mediante la supresión de la dominancia de la retama. Este efecto se evidenció en ambos experimentos, cada vez que la remoción de la mosqueta liberó a la retama del efecto supresor. Por lo tanto, las interacciones indirectas también fueron influenciadas por el momento de la remoción. Estudios previos han reportado interacciones indirectas que involucran varias especies invasoras (Flory y Bauer, 2014; Kuebbing y Nuñez, 2016; Lenda et al., 2019). Por ejemplo, Lenda et al. (2019) encontraron que las parcelas dominadas sólo por la especie invasora vara de oro (*Solidago canadensis*) tuvieron menos riqueza y cobertura de especies nativas que aquellas parcelas donde la vara de oro coexiste con el nogal invasor (*Juglans regia*), en las cuales la cobertura de la vara de oro es menor y la abundancia del abedul nativo (*Betula pendula*) es mayor. De esta manera, la presencia del nogal invasor facilitaría al abedul nativo mediante una reducción en la abundancia de la especie invasora co-dominante. Los resultados de este capítulo aportan evidencia sobre especies invasoras involucradas en interacciones indirectas, un fenómeno poco estudiado en comunidades invadidas por especies no-nativas (Northfield et al., 2018) pero que tiene fuertes implicancias para el entendimiento de los procesos de ensamble y para el manejo de comunidades invadidas luego de la remoción. La existencia de cadenas de interacciones basadas en la competencia entre plantas aportan un posible mecanismo por el cual las remociones de plantas no-nativas pueden conducir a efectos no deseados (o ‘efectos sorpresa’).

Ambos experimentos sugieren la existencia de una interacción positiva indirecta entre la mosqueta y las especies nativas mediada por la supresión de la retama, y un efecto positivo de la remoción de retama sobre las especies no-nativas no-focales. Sin embargo, estos experimentos

presentan diferencias en cómo el momento de las remociones modula la respuesta. Dos posibles causas, de sentido opuesto pueden subyacer a estas diferencias. Por un lado, las condiciones controladas del experimento en mesocosmos probablemente redujeron parte de la estocasticidad ambiental y, por lo tanto, las diferencias en las respuestas entre los momentos de remoción. Por otro lado, la baja diversidad de especies manipulada en el experimento de mesocosmos probablemente redujo la diversidad de rasgos de respuesta y, por lo tanto, la intensidad de la respuesta de la comunidad post-remoción. A pesar de ello, ambos experimentos demuestran patrones generales similares. Independientemente del tipo de experimento, el efecto del momento de remoción debe considerarse con precaución ya que la remoción temprana implicó que las comunidades sean tres meses o tres semanas más antiguas en el campo y en mesocosmos, respectivamente. En otras palabras, no descarto que los cambios en las respuestas de las especies focales y no-focales se deban simplemente a que estas comunidades tuvieron un período más largo de crecimiento. Esto resulta igualmente novedoso ya que el momento de remoción ha sido evidenciado como un factor poco importante en el re-ensamble de otras comunidades (*e.g.* Ignace y Chesson, 2014). Sin embargo, las respuestas de las especies a las remociones tardías no implicaron cambios reducidos comparados a las remociones tempranas sino que, en la mayoría de los casos, implicaron cambios en la composición de las especies afectadas. Por lo tanto, independientemente del mecanismo, el momento de remoción tendría implicancias en el re-ensamble de estas comunidades, al menos luego de dos años desde las remociones. Si bien ambos experimentos representan una escala temporal acotada del ensamble de las comunidades, este experimento representa un plazo similar al comúnmente evaluado en experimentos de este tipo, que varía entre 1 y 3 años en la mayoría de los estudios de campo (*e.g.* Herold et al., 2011; Magnoli et al., 2013; Ignace y Chesson, 2014; Konlechner et al., 2015; Guido y Pillar, 2017).

Más aún, estudios previos demostraron que cambios en las trayectorias iniciales de ensamble pueden perdurar en el largo plazo (*e.g.* Hoelzle et al., 2012; Young et al., 2015; Groves y Brudvig, 2019).

4. 5. Conclusiones

Las interacciones entre especies invasoras han sido recientemente señaladas como un factor clave en el ensamble de comunidades invadidas y consecuentemente en el manejo de estas comunidades para su restauración (*e.g.* Kuebbing y Nuñez, 2015, 2016; D'Antonio et al., 2017; Golivets y Wallin, 2018; Sheppard et al., 2018). A pesar de las limitaciones de los experimentos de este capítulo, los resultados aportan evidencia que sugiere la importancia de las interacciones directas e indirectas de las especies invasoras en el re-ensamble de las comunidades. Así, las interacciones indirectas tendrían un rol fundamental en la coexistencia entre especies nativas y no-nativas (Aschehoug y Callaway, 2015). Las interacciones indirectas son, además, una de las principales causas de los efectos inesperados del manejo de animales invasores, incluidas las invasiones secundarias (Zavaleta et al., 2001; Bergstrom et al., 2009; Ferrero et al., 2013). Aquí, los resultados sugieren que las interacciones indirectas basadas en la competencia entre las especies también conducen a re-ensambles invadidos. Del mismo modo, los cambios temporales aportan heterogeneidad en las interacciones que también es clave para promover la coexistencia de especies y evitar que siempre las mismas especies dominen las comunidades (Chesson, 2000). La dependencia temporal de las interacciones puede ser una herramienta importante para manipular la trayectoria del re-ensamble de la comunidad mediante remociones dirigidas al momento de menor actividad de las especies no-focales invasoras suprimidas por las especies focales invasoras.

Capítulo 5

Efectos inversos de prioridad: el orden y el momento de remoción de múltiples especies invasoras determinan el ensamblaje de comunidades

5. 1. Introducción

La manipulación de los efectos de prioridad ha recibido reciente atención con el fin de manejar especies invasoras y restaurar ecosistemas (*e.g.* Young et al., 2017; Hess et al., 2019; Weidlich et al., 2020; Yannelli et al., 2020). El principal objetivo del uso de los efectos de prioridad derivados de especies nativas es aumentar la resistencia a las invasiones (Funk et al., 2008). Por ejemplo, en pastizales de California, la siembra temprana de gramíneas perennes nativas subdominantes aumentó fuertemente su cobertura comparado con las gramíneas no-nativas dominantes (Young et al., 2015, 2017). Si bien está aceptado que el orden y el momento de llegada de las especies es importante (más detalle en el Capítulo 3), los ecólogos rara vez consideran el papel que desempeña el orden y el momento de la remoción de las especies –o el efecto inverso de prioridad– sobre las futuras comunidades de plantas.

Los ‘efectos sorpresa’ del manejo de las especies invasoras, como las invasiones secundarias, son frecuentes y dificultan la restauración de las comunidades nativas en todo el mundo (Zavaleta et al., 2001; Prior et al., 2018). Las interacciones planta–planta, tanto negativas como positivas, han sido señaladas como procesos fundamentales para comprender las consecuencias inesperadas de la remoción de especies invasoras (Kuebbing y Nuñez, 2016; Lenda et al., 2019; Zenni et al., 2020). Adicionalmente, estas interacciones son frecuentemente asimétricas (Allen et al. 2005; Lenda et al. 2019; Zenni et al. 2020; pero ver Kuebbing et al. 2014). Como encontré en el Capítulo 4, esto no sólo genera que la identidad de la especies removida afecte la respuesta de las especies directamente relacionadas sino que promueve la formación de interacciones indirectas. Muchos efectos inesperados en el manejo de especies invasoras surgen debido a interacciones indirectas ignoradas de las especies no-nativas (Zavaleta et al., 2001). En estudios de cadenas tróficas se ha demostrado teórica y empíricamente que la

remoción de un depredador tope invasor previa a la remoción de sus presas invasoras puede conducir a efectos no deseados relacionados con la liberación de los meso-depredadores (Zavaleta et al., 2001; Bergstrom et al., 2009). En cambio, su remoción simultánea o la remoción de la presa previa a la remoción del depredador conducirían a una recuperación relativamente exitosa de la comunidad nativa (Zavaleta et al., 2001; Bergstrom et al., 2009). Además, las cascadas tróficas luego de la remoción de herbívoros invasores pueden liberar a las especies de plantas no-nativas del control ‘de arriba hacia abajo’ (Stone et al., 1992; Zavaleta et al., 2001). Dentro de un mismo nivel trófico, las interacciones indirectas basadas en la competencia ocurren virtualmente en todas las comunidades. Estas cadenas pueden conducir a resultados complejos del manejo debido a la falta de ganadores y perdedores predecibles. En consecuencia, cada vez más estudios sugieren evitar las remociones selectivas y remover las especies invasoras coexistentes para evitar efectos sorpresa (*e.g.* Zavaleta et al., 2001; Zenni et al., 2020).

La limitación de recursos, requerimientos de las especies y/o las diferencias en los métodos de remoción pueden impedir el manejo simultáneo de varias especies no-nativas. Un manejo criterioso y exhaustivo de las especies no-nativas co-ocurrentes puede conducir a remociones en distintos momentos y en forma secuencial. Por ejemplo, en pastizales de California, el manejo de gramíneas invasoras requiere su remoción temprana en la estación de crecimiento para evitar que excluyan competitivamente a las hierbas nativas (Dyer y Rice, 1997). En cambio, el manejo de un arbusto invasor requiere su remoción tardía para evitar el rebrote (Bossard y Rejmanek, 1994). Aunque la incorporación de las contingencias históricas arrojaría luz a las incertidumbres derivadas del manejo de comunidades invadidas (Grman et al., 2013), el efecto del orden y del tiempo de remoción aún permanece sin ser explorado rigurosamente.

Como consecuencia del orden de remoción, las interacciones temporales de la especie que es removida tardíamente podrían modificar la trayectoria de re-ensamble (Lockwood y Samuels 2004; Amor et al. 2020). En modelos de ensamble, las llamadas ‘especies *nexus*’ determinan la composición final de la comunidad a través de sus efectos sobre otras especies contemporáneas en la comunidad, aunque finalmente se extingan (Lockwood y Samuels 2004). Por ejemplo, las especies colonizadores tempranas durante la sucesión vegetal son típicamente especies *nexus* ya que, al inducir cambios ambientales, suelen facilitar a especies tardías en la sucesión y determinar así cambios importantes en la estructura de la comunidad aún después de su extinción local (Lockwood y Samuels 2004). Además, la contingencia histórica de llegada la especie *nexus* pueden cambiar drásticamente el ensamblaje de la comunidad, ya que su efecto se refiere a la presencia de otras especies en la comunidad (Lockwood & Samuels 2004). Análogamente, la permanencia temporal de la especie removida tardíamente puede facilitar o impedir el establecimiento de especies no-focales, aunque eventualmente esta especie sea eliminada de la comunidad. El signo y la fuerza de este efecto dependerán de la identidad y los rasgos funcionales de las especies así como de las condiciones ambientales.

Las condiciones iniciales del proceso de ensamble pueden generar efectos persistentes en la comunidad. En otras palabras, las condiciones ambientales específicas de un determinado contexto temporal pueden conducir a un ensamble históricamente contingente. Un número creciente de estudios ha reportado la importancia de la variación interanual de la precipitación en el éxito de la restauración (Stuble et al., 2017; Groves y Brudvig, 2019; Groves et al., 2020). Por ejemplo, se ha encontrado un efecto duradero de la precipitación del año de siembra en el ensamble de comunidades que afectó particularmente la riqueza y cobertura de especies no sembradas (Groves et al., 2020). Incluso variaciones en la fenología y las condiciones

ambientales dentro de un mismo año pueden conducir a efectos duraderos en el ensamble (Marushia et al., 2010; Wolkovich y Cleland, 2011). Por ejemplo, Herold et al. (2011) hallaron que la remoción temprana en la primavera de la invasora *Alliaria petiolata* favoreció la cobertura de especies de fenología temprana comparada con su remoción tardía.

Hasta ahora, el estudio del re-ensamble de comunidades ha ignorado la importancia de las contingencias históricas durante la remoción de las especies (Figura 5. 1 A y B). Por ejemplo, en el Capítulo 4, me enfoqué en el efecto de la remoción de una especie invasora, pero ignorando lo que pasaría si más de una especie es removida. En este capítulo me propuse evaluar el efecto de la historia (orden y momento) de remoción de dos especies invasoras, *Cytisus scoparius* y *Rosa rubiginosa*, sobre la estructura del re-ensamble de la comunidad. La hipótesis es que la historia de remoción de múltiples especies no-nativas, *i.e.* el orden y momento de remoción, afecta la estructura de las comunidades (Figura 5. 1). Específicamente, la remoción tardía de una especie genera efectos temporales en la comunidad que persisten luego de su remoción y ese efecto depende de la identidad de la especie que se remueve más tarde (Figura 5. 1 A). El momento de remoción *per se* modifica la capacidad de las especies no-focales de responder al aumento de la disponibilidad de recursos generada por la remoción (Figura 5. 1 B). Además, los rasgos de las especies no-focales modulan su respuesta a la historia de remoción ya que determinarán su capacidad de colonizar ambientes altamente competitivos y/o distintos contextos abióticos a lo largo del año. Para evaluarlo, realicé un experimento en comunidades naturales en el que removí dos arbustos focales invasores, la retama y la mosqueta (ver Capítulos 3 y 4) en distinto orden y momento. Evalué si ocurrieron cambios en la estructura de la comunidad comparado con una situación de referencia sin remoción y si estos cambios estuvieron mediados por ciertos rasgos relacionados con la adquisición de recursos: el origen biogeográfico, el área foliar específica

(SLA) y el tamaño de la semilla. Complementé el experimento de campo con un experimento en mesocosmos en el que pude controlar la composición y abundancia inicial de la comunidad y las condiciones ambientales para identificar el rol de las interacciones entre especies.

Específicamente, evalué (1) la respuesta de la comunidad a remociones en distinto orden y momento, (2) cómo las interacciones bióticas modulan la respuesta a la historia de remoción, y (3) si ciertos rasgos de las especies no-focales afectan su respuesta.

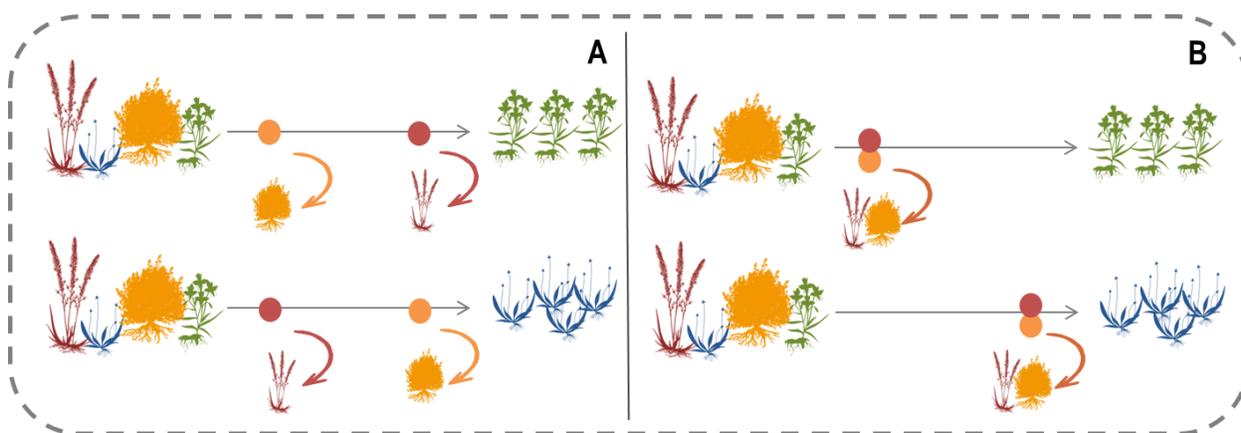


Figura 5. 1 | Hipótesis general. El el orden (A) y el momento (B) de remoción afectan la trayectoria del re-ensamble. Los rasgos de las especies no-focales regulan su respuesta a la historia de remoción. En el esquema, las formas indican distintos grupos funcionales y los colores, distintas especies (rojo y naranja: focales invasoras, azul: no-focales invasoras, verde: no-focales nativas). Las flechas grises indican el tiempo y los puntos y las flechas de colores, los eventos de remoción de las especies focales invasoras.

5. 2. Materiales y Métodos

5. 2. 1. Experimento de campo

5. 2. 1. 1. Diseño experimental

Realicé un experimento de campo acoplado al experimento del Capítulo 4 (Figura 4. 2), en los mismos sitios en Isla Victoria. Utilicé parcelas similares dominadas por la retama y la mosqueta

en las que, a diferencia del experimento del Capítulo 4, removí las dos especies focales, pero modifiqué el orden de remoción y el momento de remoción (Figura 5. 2).

Los cinco tratamientos de remoción fueron asignados aleatoriamente a 60 parcelas experimentales ($n = 12$) de 1 m de diámetro. Para evaluar el efecto del orden de remoción (Figura 5. 2 A), removí las especies focales secuencialmente, es decir, removí una especie tempranamente y, la otra especie tardíamente. Así, los tratamientos que evalúan el orden de remoción difieren en la identidad de la especie que fue removida primero y la que fue removida después. Para evaluar el efecto del momento de remoción (Figura 5. 2 B), se removieron las especies focales simultáneamente y los tratamientos difieren en el momento de la temporada en que las especies fueron removidas. En ambos casos, la remoción temprana ocurrió en verano y la remoción tardía, en otoño. En todos los casos, el efecto del tratamiento fue comparado a un tratamiento control en el que no se removieron las especies focales (Figura 5. 2 C). Es decir que para cada tratamiento de remoción se estimó el tamaño del efecto de la abundancia de la especie en el tratamiento de remoción respecto a la abundancia en el control. Nótese que las parcelas control utilizadas en el experimento de campo del Capítulo 4 y en este experimento son las mismas. Luego de dos años, se midió la cobertura de las especies no-focales y se registró para cada especie su origen (nativo o no-nativo), el área foliar específica (SLA) y el tamaño de semilla (Apéndice 5. 1); siguiendo la metodología descrita en el Capítulo 4.

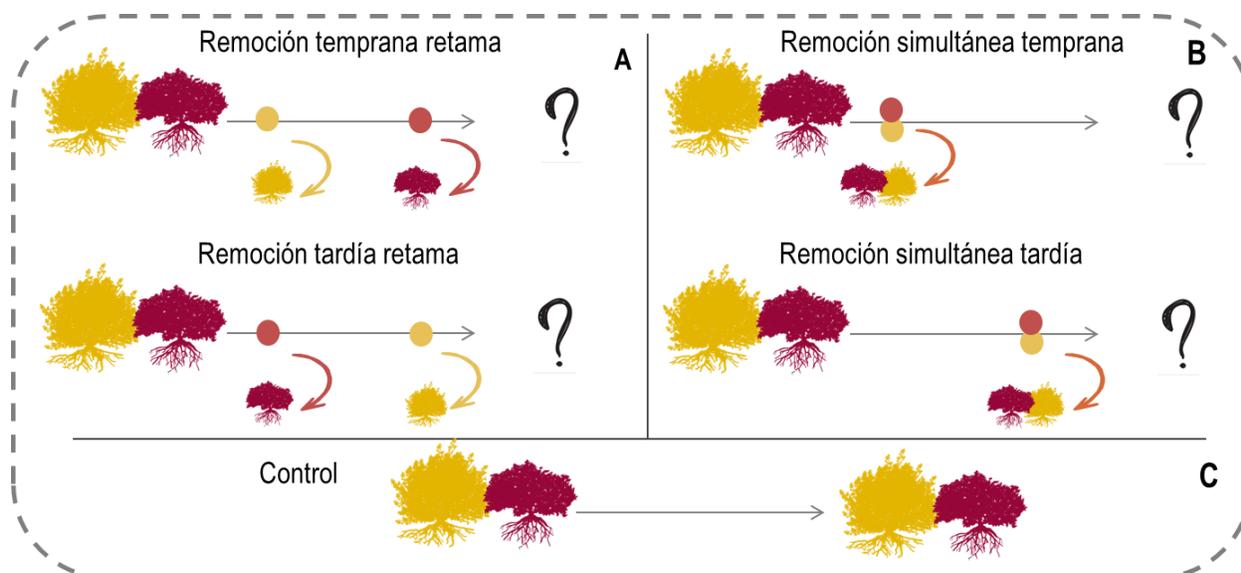


Figura 5. 2 | Diseño experimental. Esquema de los tratamientos implementados para evaluar el efecto del orden de remoción (A) y del momento de remoción (B) en relación a un tratamiento control sin remociones (C). En el esquema, los arbustos amarillos y rojos representan a la retama y a la mosqueta, respectivamente. Las flechas grises indican el tiempo y los puntos y flechas de colores, los eventos de remoción (amarillo: remoción de la retama; rojo: remoción de la mosqueta). El signo de pregunta representa la comunidad post-remoción evaluada luego de dos años.

5. 2. 1. 2. Análisis de datos

Para evaluar el efecto de la identidad de la especie removida y del momento de remoción sobre la estructura de la comunidad, realicé un Modelo de Distribución Conjunta de Especie (JSDM, por sus siglas en inglés) que permitió modelar la abundancia de las especies no-focales en función de los tratamientos (más detalles del modelo en la *Sección 4. 2. 1. 4* y *Apéndice 4. 1*). Al igual que en el Capítulo 4, para tener en cuenta la distribución espacial de los datos, parcelas experimentales dentro de sitios con distinta edad de la tala, estimé la probabilidad de ocurrencia de la especie a nivel de sitio. Posteriormente, estimé cambios en las abundancias si la especie tuvo una probabilidad de ocurrencia en el sitio mayor a cero y ponderé el efecto de la abundancia

en función de la probabilidad de ocurrencia de la especie en el sitio. De esta manera, controlé por los cambios en la composición de la comunidad debido a la edad de la tala (Apéndice 5. 2, Apéndice 5. 3). Evalué el efecto de los rasgos de las especies y de la distancia filogenética sobre la respuesta de las especies a los tratamientos de historia de remoción. Incluí las mismas variables a nivel de especie que en el experimento de campo del Capítulo 4: el origen biogeográfico, el SLA y el tamaño de la semilla modularon las respuestas de las abundancias de las especies a los tratamientos de remoción. El modelo estimó una señal filogenética media ~ 0.5 , es decir que las respuestas de las especies no están ni completamente estructuradas por su filogenia ni son completamente independientes (Apéndice 4. 1). Este modelo se realizó en R 3.6.3 (R Core Team, 2020) con el paquete *rstan* que desarrolla un lenguaje de programación probabilístico que implementa inferencia estadística bayesiana completa a través de cadenas de Markov–Monte Carlo (Stan Development Team, 2020).

5. 2. 2. Experimento en mesocosmos

Con el mismo objetivo de evaluar el rol de las contingencias históricas de remoción sobre la respuesta de la comunidad post-remoción, se crearon comunidades de mesocosmos en invernadero en las que se removieron las mismas especies focales que en el experimento de campo, la retama y la mosqueta, en distinto orden y momento. En el experimento de mesocosmos, el diseño permitió controlar la composición inicial de las comunidades y reducir la variabilidad ambiental asociada a los momentos de remoción, por lo tanto, pude evaluar el rol de las interacciones entre especies mediante las asociaciones residuales del modelo.

5. 2. 2. 1. *Diseño experimental*

Creé 60 comunidades de mesocosmos en invernadero siguiendo la misma metodología del capítulo anterior (*Sección 4. 2. 2. 1*) y con idéntica composición vegetal (Cuadro 3.1). En enero de 2018 apliqué aleatoriamente seis tratamientos de remoción ($n = 10$) en los que modifiqué el orden (remoción secuencial de retama tardía y remoción secuencial de retama temprana) y el momento de remoción (remoción simultánea temprana y remoción simultánea tardía). Además, establecí un tratamiento control y un tratamiento testigo como situación de referencia. Al igual que en el experimento de mesocosmos del Capítulo 4, el tratamiento control consistió en remociones aleatorias y el tratamiento testigo no tuvo remociones. Los eventos de remoción estuvieron separados por un período de tres meses. En febrero de 2019, colecté la biomasa total de todos los individuos y la pasé en seco (más detalles de la metodología en la *Sección 4. 2. 2. 2*).

5. 2. 2. 2. *Análisis de datos*

Para evaluar el rol del tiempo y el orden de remoción en la estructura de la comunidad, ajusté un JSMD en el que modelé la biomasa de las especies no-focales (variable respuesta) en función de los tratamientos de orden y momento de remoción, y del control como intercepto. En este modelo, seguí un procedimiento análogo al mencionado en la *Sección 4. 3. 2. 2*. Definí la maceta como efecto aleatorio para obtener los residuales de la matriz de covarianzas, descarté el testigo como variable respuesta e incluí el origen como único rasgo modulador de las respuestas de las especies a los tratamientos. Implementé este modelo en el paquete *Hmsc* (Ovaskainen et al., 2017) en R 3.6.3. (R Core Team, 2020) en el marco de la estadística Bayesiana con muestreo de cadenas Markov – Monte Carlo.

Al igual que en el Capítulo 3 y Capítulo 4, los JSDM implementados en este capítulo, tanto para el experimento de campo como de mesocosmos, se ajustaron en el marco de la estadística Bayesiana. Por tal motivo, los resultados obtenidos de los JSDM no responden a una prueba de hipótesis estadística y no cuentan con p-valores. En cambio, se reporta la probabilidad de que la media de las distribuciones posteriores del modelo tome valores positivos o negativos comparado con el control (f). Consideré $f \geq 0.95$ como efecto ‘significativo’, $0.95 < f \leq 0.85$ como efecto marginal y $f < 0.85$ como ausencia de efecto (Ovaskainen y Abrego, 2020).

5. 3. Resultados

5. 3. 1. Experimento de campo

5. 3. 1. 1. Orden y momento de remoción

El orden de remoción afectó la estructura de la comunidad comparada con el control sin remoción (Figura 5. 3, Apéndice 5. 4). El orden de remoción no sólo afectó las abundancias de las especies, sino que también modificó notoriamente el *ranking* de abundancias (Figura 5. 3). Aproximadamente el 30% de las especies de la comunidad, en su mayoría nativas pero también no-nativas (ver Sección 5. 3. 1. 3), mostraron menor biomasa en el tratamiento de remoción tardía de la retama que en el control (Figura 5. 3 A). Si bien el tamaño del efecto fue especie específico, su abundancia fue, en promedio, 60% menor que en el control (Figura 5. 3 A). La remoción tardía de la retama sólo benefició a dos gramíneas invasoras que incrementaron ~80% su abundancia (Figura 5. 3 A). En cambio, en los tratamientos de remoción temprana de la retama y tardía de la mosqueta ninguna especie mostró reducción en su abundancia (Figura 5. 3 B). Por el contrario, en las parcelas en las que removí la retama antes que la mosqueta, un

subgrupo distinto de no-focales invasoras mostró incrementos en su biomasa, aunque este efecto fue marginal en todos los casos ($0.95 > f \geq 0.85$) (Figura 5. 3 B).

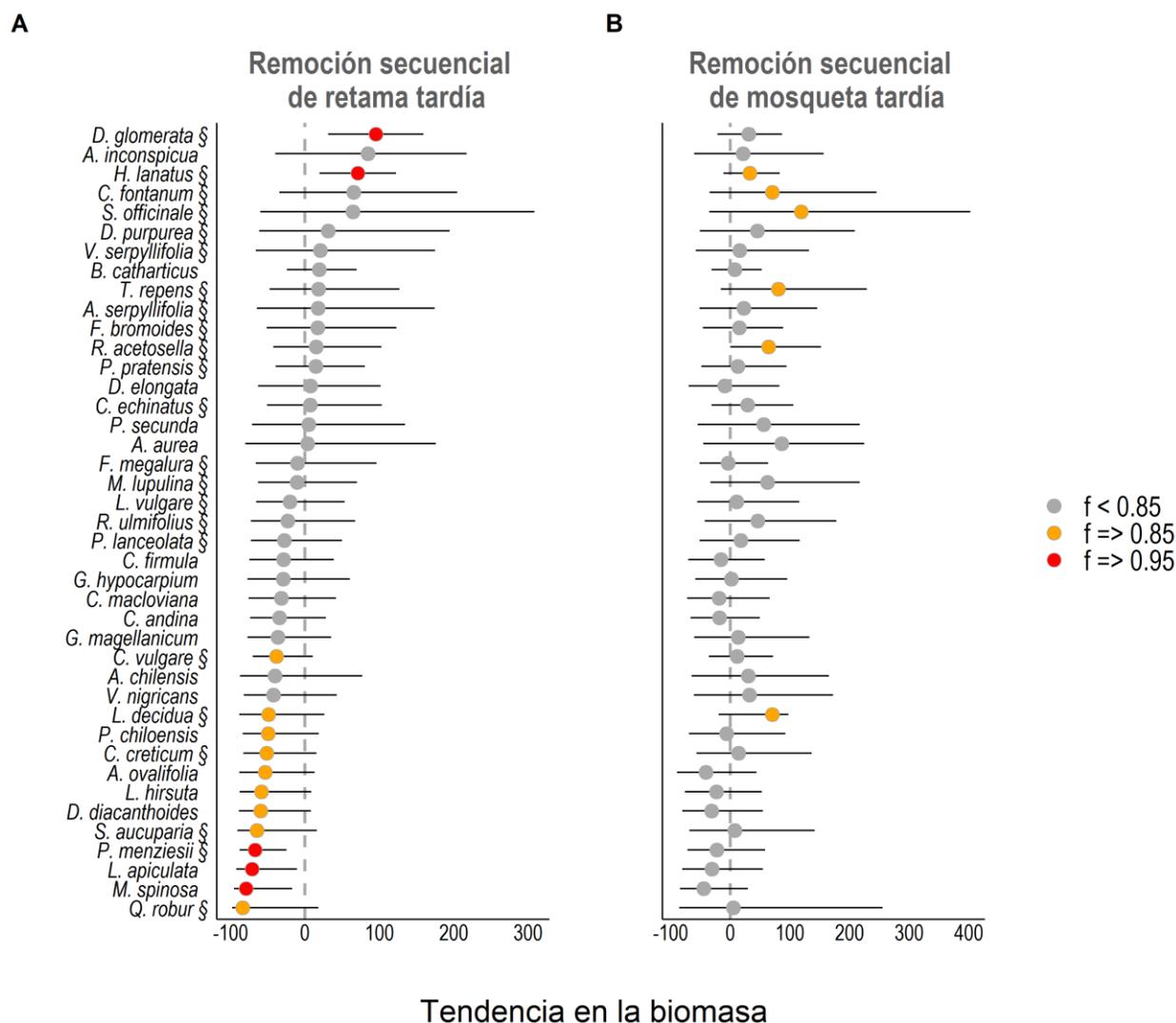


Figura 5. 3 | Abundancia estimada relativa al control de las especies no-focales en los tratamientos de remoción secuencial. Los puntos indican cambios porcentuales en el valor medio de las distribuciones posteriores del modelo respecto al control y las líneas, el intervalo de credibilidad de 0.95. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media, $f \geq 0.95$ es efecto significativo, $0.95 > f \geq 0.85$ es efecto marginal y $f < 0.85$ es ausencia de efecto. § indica especies no-nativas.

El re-ensamble de la comunidad dependió del momento de remoción cuando las especies fueron removidas simultáneamente (Figura 5. 4, Apéndice 5. 4). El momento de la remoción no generó cambios en el *ranking* de las especies sino que sólo hubo cambios en el tamaño del efecto de las abundancias (Figura 5. 4). La remoción simultánea temprana incrementó, en promedio, 75% la abundancia de especies mientras que la remoción tardía lo hizo en menor medida (40%) (Figura 5. 4). Además de tener un menor tamaño del efecto, el beneficio de la remoción simultánea tardía involucró a menos especies y fue siempre marginal ($0.95 > f \geq 0.85$) (Figura 5. 4 B). Además, la remoción temprana desfavoreció a un grupo de especies nativas que, en promedio, mostraron 40% menos abundancia que en el control (Figura 5. 4 A). Comparado con el control, la remoción simultánea temprana aumentó las abundancias de especies, en su mayoría, no-nativas a las vez que redujo las abundancias de especies nativas (Figura 5. 4 A). En cambio, la remoción tardía produjo menos cambios en las especies no-focales, ninguna especie fue afectada negativamente pero todas las especies que incrementaron su abundancia fueron no-nativas (Figura 5. 4 B).

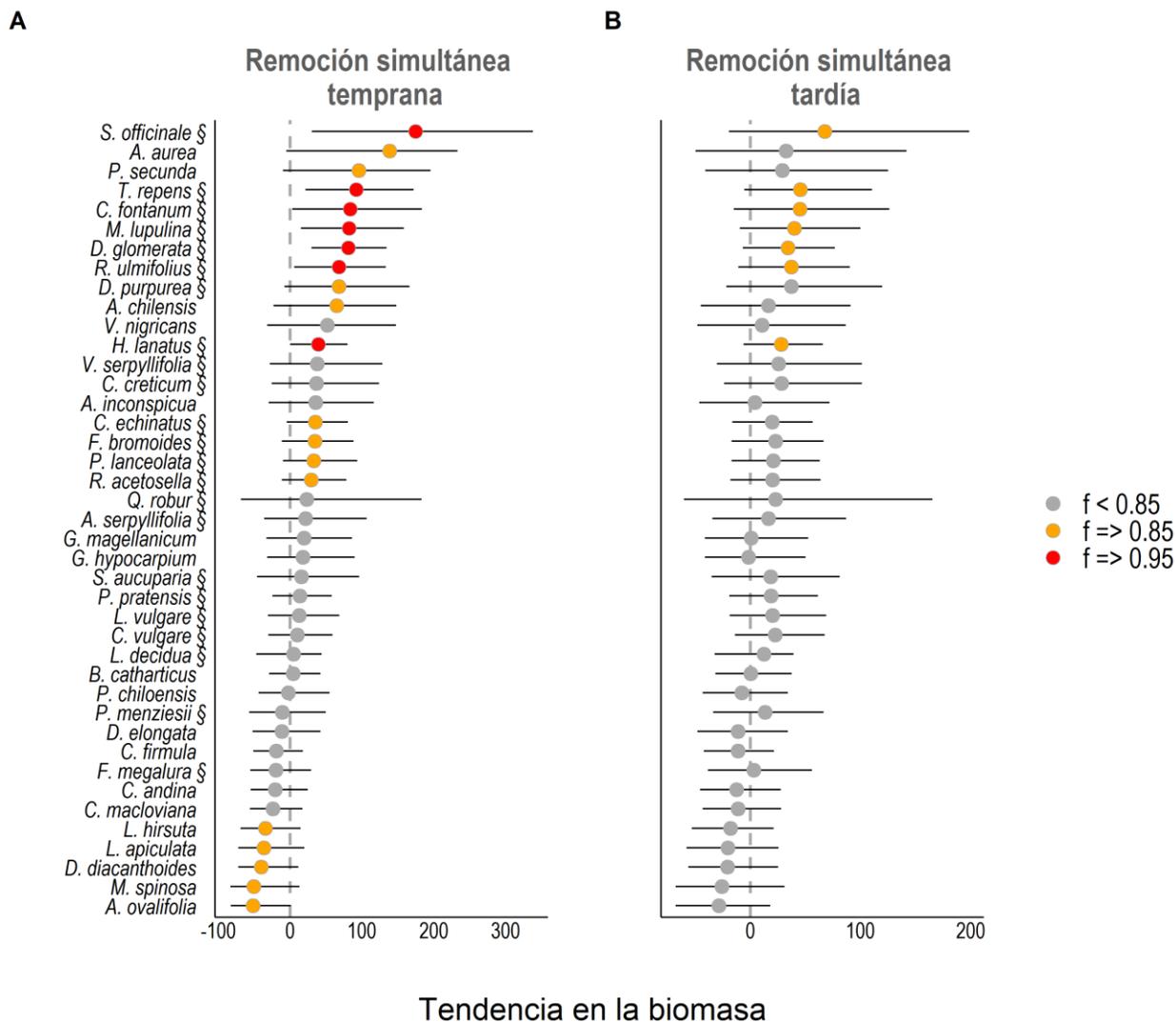


Figura 5. 4 | Abundancia estimada relativa al control de las especies no-focales en los tratamientos de remoción simultánea en distintos momentos. Los puntos indican cambios porcentuales en el valor medio de las distribuciones posteriores del modelo respecto al control y las líneas, el intervalo de credibilidad de 0.95. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media, $f \geq 0.95$ es efecto significativo, $0.95 > f \geq 0.85$ es efecto marginal y $f < 0.85$ es ausencia de efecto. § indica especies no-nativas.

5. 3. 1. 2. *Efecto de los rasgos*

La respuesta de las especies a la historia de remoción fue modulada por su área foliar específica (SLA, Figura 5. 5, Apéndice 5. 5). La remoción secuencial, aunque con efectos marginales ($0.95 > f \geq 0.85$), favoreció especies con SLA más altos y desfavoreció especies con SLA bajos, independientemente de cuál fue la especie dominante que se removió temprana y tardíamente (Figura 5. 5 A y B). La remoción simultánea temprana favoreció a especies de crecimiento rápido en mayor medida que las remociones secuenciales; el efecto estimado del SLA fue un 30 % y 46% más grande comparado con las remociones secuenciales de retama tardía y mosqueta tardía, respectivamente (Figura 5. 5 C, Apéndice 5. 5). En cambio, el SLA no moduló la respuesta de las especies a las remociones simultáneas tardías (Figura 5. 5 D). Es decir que las especies de crecimiento rápido fueron favorecidas en parcelas en las que hubo remociones tempranas de, al menos, una especie dominante invasora. Por su parte, la abundancia relativa de no-focales invasoras no cambió debido al orden de remoción de las especies invasoras focales (Figura 5. 6, Apéndice 5. 5). En cambio, ante remociones simultáneas la abundancia de no-focales invasoras fue mayor que ante remociones secuenciales, aunque el apoyo estadístico de este efecto fue marginal (Figura 5. 6, Apéndice 5. 5). Este efecto se mantuvo independientemente del momento de la remoción simultánea (Figura 5. 6). Por último, el tamaño de semilla no afectó la respuesta de las especies a la historia de remoción (Apéndice 5. 5).

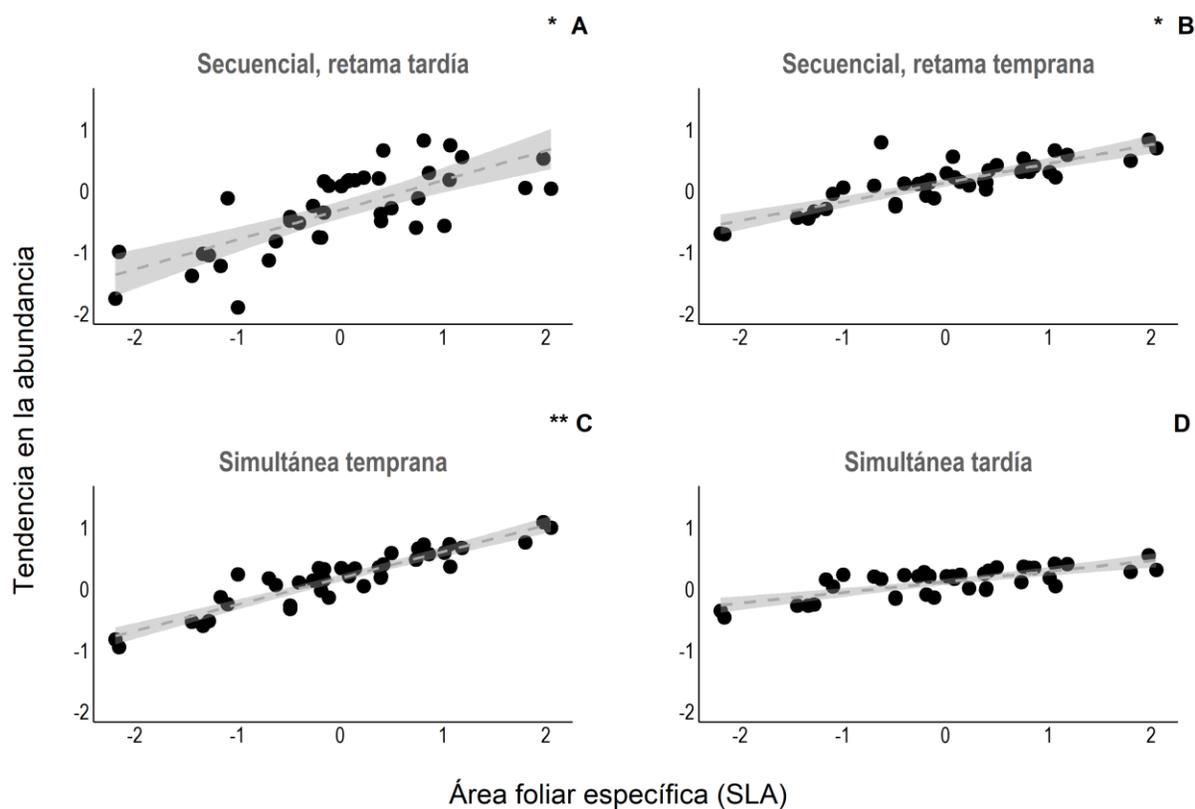


Figura 5. 5 | Abundancia media relativa al control de las especies no-focales para los tratamientos de historia de remoción en función del SLA (área foliar específica). Los puntos indican el valor medio de la abundancia de las especies y las líneas grises, el intervalo de credibilidad, en escala logística. La pendiente de la regresión representa el efecto del SLA sobre la respuesta de las especies a los tratamientos, ** es $f \geq 0.95$ y * es $0.95 > f \geq 0.85$.

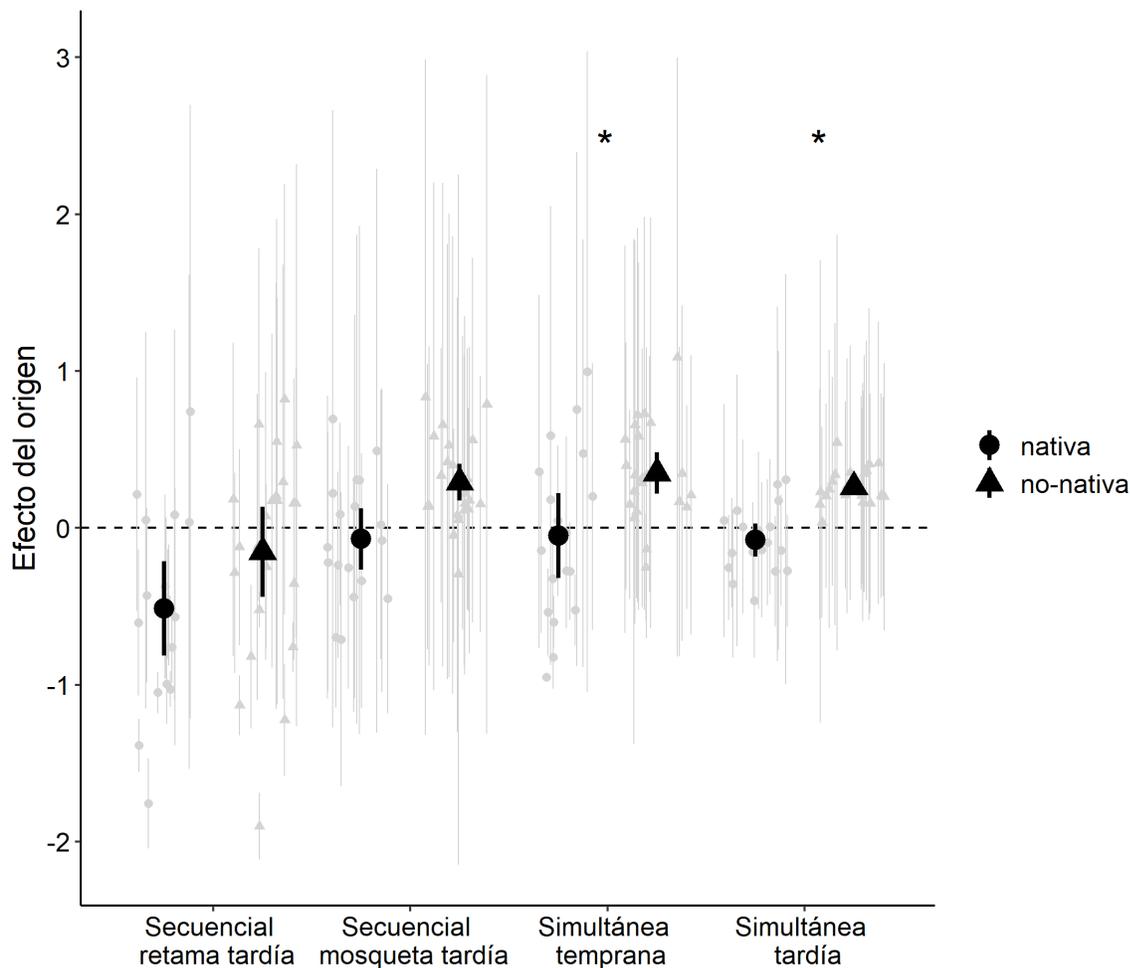


Figura 5. 6 | Abundancia media relativa al control de las especies no-focales para los tratamientos de historia de remoción en función del origen biogeográfico. La diferencia entre la media de la abundancia representa el efecto estimado del origen biogeográfico sobre la respuesta de las especies a los tratamientos de remoción. Los puntos grises son las medias de las distribuciones posteriores de la abundancia para cada especie y las líneas grises los intervalos de credibilidad de 0.95 de su estimación, en escala logística. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media: ** indica efectos significativos con $f \geq 0.95$ y * indica efectos marginales con $0.95 > f \geq 0.85$.

5. 3. 2. Experimento de mesocosmos

El orden y el momento de remoción de las especies invasoras afectaron la estructura de las comunidades de mesocosmos (Figura 5. 7, Apéndice 5. 6). La biomasa de las especies no-focales de la comunidad fue afectada por la identidad de la especie de remoción tardía (o temprana) (Figura 5. 7 A-B). Las comunidades de mesocosmos en que se removió la mosqueta antes que la retama acumularon, en promedio, ~100% más biomasa de especies nativas y no-nativas no-focales que el control, mientras que las comunidades en las que se removió retama antes que mosqueta mostraron un incremento marginal ($0.95 > f \geq 0.85$) promedio de ~50% en la biomasa únicamente de especies nativas no-focales (Figura 5. 7 A-B). Específicamente, comparado con el control, *Cirsium* alcanzó el triple y *Cynoglossum* el doble de biomasa cuando la retama fue removida tardíamente, que cuando la retama fue removida tempranamente (Figura 5. 7 A-B). En cambio, la remoción tardía de mosqueta, no generó cambios significativos en las biomásas de ninguna de las no-focales invasoras (Figura 5. 7 B). A pesar de estos cambios, no se detectó un efecto de origen biogeográfico de las especies sobre su respuesta a la historia de remoción (Apéndice 5. 7).

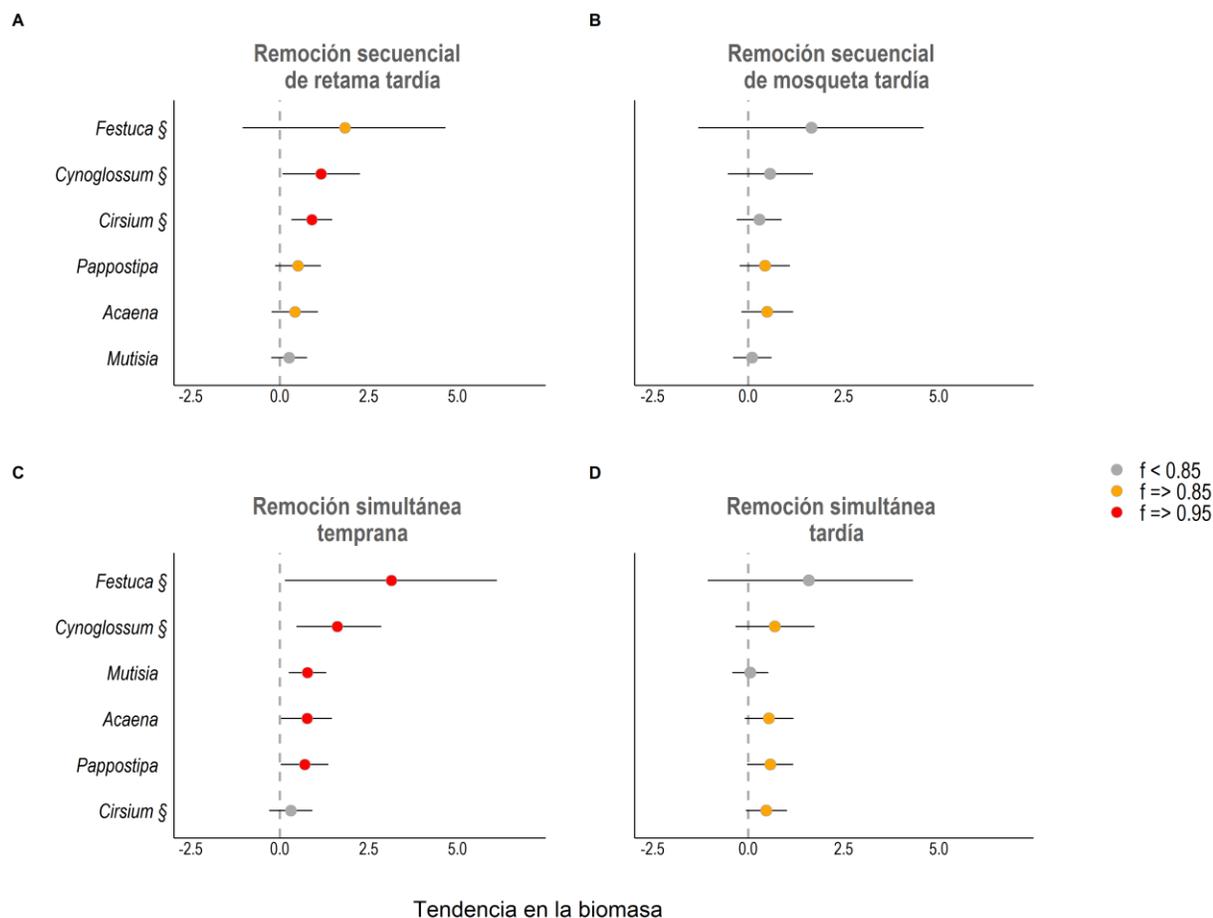


Figura 5. 7 | Biomasa estimada (gramos) relativa al control de las especies no-focales en los tratamientos de historia de remoción. Los puntos indican los valores medios de las distribuciones posteriores del modelo y las líneas, los intervalos de credibilidad de 0.95. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media, $f \geq 0.95$ es efecto significativo, $0.95 > f \geq 0.85$ es efecto marginal y $f < 0.85$ es ausencia de efecto. § indica especies no-nativas.

El momento de remoción también afectó la estructura de la comunidad. Al igual que en el experimento de campo, en la remoción temprana las especies acumularon mayor biomasa que en la remoción tardía; este aumento fue, en promedio, de ~140% en remociones tempranas y de ~60% en remociones tardías (Figura 5. 7 C-D). Sin embargo, en las comunidades de mesocosmos los cambios en la estructura de la comunidad estuvieron acompañados por cambios

en el *ranking* de la dominancia de las especies (Figura 5. 7 C-D) Cuando las especies invasoras fueron removidas tempranamente en simultáneo, todas las especies, excepto *Cirsium*, alcanzaron mayor biomasa que el control (Figura 5. 7 C) mientras que cuando fueron removidas tardíamente ninguna especie presentó cambios significativos en la biomasa acumulada (Figura 5. 7 D). A diferencia del experimento de campo, el *ranking* de las especies cambio levemente entre los momentos de remoción: mientras que en remociones tempranas dos especies no-nativas dominan la comunidad (*Fectuca* y *Cynoglossum*), la distribución de las biomasas fue más equitativa en remociones tardías (Figura 5. 7 C-D). Al igual que con el orden de remoción, el tiempo de remoción no afectó diferencialmente a no-focales nativas e invasoras (Apéndice 5. 7).

Las especies nativas establecieron asociaciones negativas con una subdominante invasora, *Cynoglossum* (Figura 5. 8). Además, los resultados muestran una asociación positiva entre *Pappostipa* y *Acaena* (Figura 5. 8). Estas asociaciones indican que sus biomasas correlacionan negativamente o positivamente e implican que estas especies se facilitan una a otras o que responden de manera similar a la historia de remoción. Según el modelo, el resto de las especies no interaccionaron fuertemente (círculo grises, Figura 5. 8).

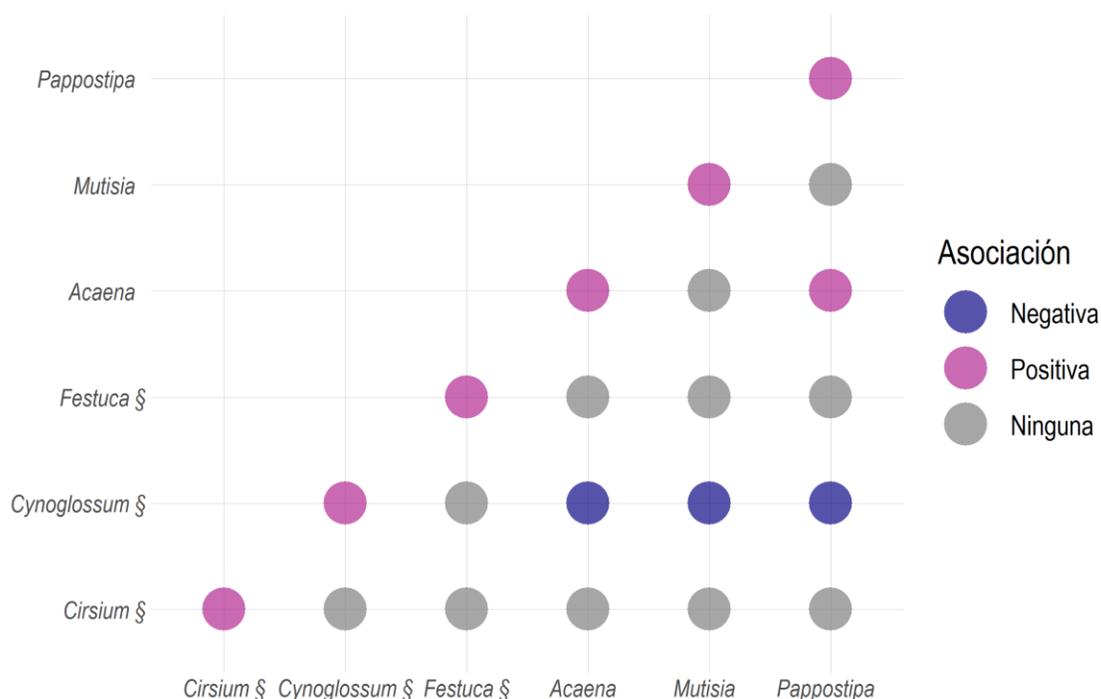


Figura 5. 8 | Asociaciones estimadas a partir de las correlaciones resicuales entre las especies no-focales. Los círculos rosas indican correlaciones positivas y los azules, correlaciones negativas. Con colores se muestran los efectos marginalmente significativos en los que la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media ($0.95 > f \geq 0.85$); en tanto que en gris, ausencia de efectos ($f < 0.85$). § indica especies no-nativas.

5. 4. Discusión

El orden y el momento de remoción afectaron el re-ensamble de las comunidades naturales y de mesocosmos. En ambos experimentos, la remoción secuencial de retama tardía (remoción de la mosqueta antes que la retama) generó un mayor impacto sobre la estructura de la comunidad que la remoción secuencial de mosqueta tardía (remoción de la retama antes que la mosqueta). En general, la remoción tardía de retama afectó negativamente a algunas especies no-focales nativas e

invasoras, mientras que su remoción temprana produjo efectos positivos sobre la abundancia de un elenco distinto de especies no-focales respecto al afectado en el tratamiento de remoción tardía de retama; lo que modificó el *ranking* de dominancia de especies. Independientemente de la identidad de la especie que se removió temprana y tardíamente, las remociones secuenciales no afectaron diferencialmente a especies nativas y no-nativas pero, en la comunidad natural, ambas remociones secuenciales favorecieron especies con adquisición rápida de recursos (alto SLA).

En ambos experimentos, la remoción secuencial de retama tardía (remoción de la mosqueta antes que la retama) generó un mayor impacto sobre la estructura de la comunidad que la remoción secuencial de mosqueta tardía (remoción de la retama antes que la mosqueta). En general, la remoción tardía de retama afectó negativamente a subdominantes nativas e invasoras, mientras que su remoción temprana produjo efectos positivos sobre la abundancia de un elenco distinto de especies; lo que modificó el *ranking* de dominancia de especies. Independientemente de la identidad de la especie que se removió temprana y tardíamente, las remociones secuenciales no afectaron diferencialmente a especies nativas y no-nativas pero, en la comunidad natural, ambas remociones secuenciales favorecieron especies con adquisición rápida de recursos (alto SLA). Por su parte, la remoción simultánea temprana favoreció fuertemente a especies de crecimiento rápido y a especies no-nativas. En cambio, la remoción tardía favoreció a especies no-nativas pero esta respuesta no estuvo modulada por la estrategia de adquisición de recursos de las especies. En mesocosmos, la mayoría de las especies se beneficiaron más por la remoción temprana que por la remoción tardía simultánea. Aunque en mesocosmos el efecto del momento de remoción no estuvo modulado por el origen de las especies, ante remociones tempranas el ranking de especies estuvo dominado por dos de las tres especies no-nativas mientras que en la remoción tardía estas especies no incrementaron su biomasa, o lo hicieron levemente. En conjunto, ambos

experimentos apoyan la hipótesis propuesta de la existencia de *efectos inversos de prioridad* ya que las contingencias históricas de remoción afectaron el re-ensamble de las comunidades.

El re-ensamble de la comunidad respondió fuertemente a la remoción temprana de mosqueta seguida de la remoción tardía de retama. El 30% de las especies totales encontradas en las comunidades tuvieron un menor desempeño cuando la retama fue removida después que la mosqueta, comparado con el control sin remociones. Sólo dos especies de gramíneas invasoras incrementaron su abundancia en esta situación. Estos resultados, en conjunto con los del Capítulo 4, sugieren que la retama habría incrementado temporalmente su abundancia durante el período entre remociones, como respuesta a la remoción temprana de la mosqueta, y que lo habría hecho a expensas de las especies no-focales nativas y no-nativas. Además, apoyan la hipótesis propuesta que el efecto de la competencia temporal entre la retama y las especies no-focales, persiste aún luego de la remoción de la retama y genera un efecto de prioridad inverso. En cambio, la remoción temprana de la retama seguida de la mosqueta aumentó levemente la biomasa un grupo distinto de especies de rápido crecimiento y en su mayoría no-nativas. La ausencia de efectos negativos ante la remoción tardía de la mosqueta, en parte sugiere que la mosqueta no habría dominado la comunidad luego de la remoción de la retama dejando más recursos disponibles para las especies no-focales. El diseño de este experimento no permite discernir si estas especies fueron beneficiadas por efectos de legado de la retama, por el efecto nodriza de la mosqueta, o por ambos. De cualquier manera, este efecto parece despreciable en comparación con el fuerte efecto negativo generado por la remoción tardía de la retama. El re-ensamble de los mesocosmos respondió de manera diferencial al re-ensamble de las comunidades naturales. Aunque la remoción tardía de la retama generó los mayores efectos en la comunidad, todas las especies acumularon más biomasa que en el control. Dado que el

experimento de mesocosmos se inició a partir de individuos ya establecidos, es probable que la respuesta en general positiva de las especies nativas y no-nativas se deba a que todas las especies habían pasado previamente la etapa clave del establecimiento a partir de semillas. A pesar de esto, las no-focales nativas se beneficiaron menos que las no-focales invasoras y, de manera similar al experimento de campo, la especie que más se benefició fue la gramínea invasora. En conjunto, estos resultados aportan evidencia adicional a favor de la existencia de efectos persistentes luego de la remoción de las especies de las interacciones temporales, como ha sido sugerido previamente para redes tróficas (Bergstrom et al., 2009; Collins et al., 2009; Zavaleta et al., 2009).

El re-ensamble dependió del momento de remoción incluso cuando los arbustos invasores se removieron simultáneamente. La remoción temprana incrementó el desempeño de no-focales no-nativas de rápido crecimiento, mientras que la remoción tardía incrementó levemente la abundancia de especies no-nativas independientemente de su estrategia de adquisición de recursos. Estos resultados coinciden con evidencia previa sobre el rol clave del contexto temporal de los eventos del re-ensamble en definir la trayectoria de la comunidad (Marushia et al., 2010; Stuble et al., 2017; Groves y Brudvig, 2019). El disturbio generado por la remoción de las especies focales habría generado las condiciones óptimas para el crecimiento de estas especies que tienden a encontrarse frecuentemente en sitios con alta disponibilidad de recursos (Leishman et al., 2007; Jauni et al., 2015). La ausencia de efecto del SLA en remociones tardías sugiere que el disturbio tardío se habría desacoplado con la fenología de la mayoría de estas especies típicamente oportunistas. Resulta interesante que estos cambios en la composición de los rasgos funcionales se mantuvieron luego de dos años desde las remociones, probablemente

debido a retroalimentaciones positivas en las especies de rápido crecimiento que les permite incrementar su abundancia a lo largo de los años (Klironomos, 2002; Suding et al., 2013).

El diseño de los experimentos de este capítulo no permite diferenciar entre un efecto del momento de remoción *per se* y del tiempo transcurrido desde que sucedieron las remociones (*i.e.* la antigüedad del ensamble) en el cual las especies pudieron incrementar su abundancia y/o acumular más biomasa. En la región de estudio, el pico de crecimiento ocurre en primavera cuando la mayoría de las especies encuentran la combinación óptima de humedad en el suelo y de temperatura. Si bien ambas remociones ocurrieron después del pico de crecimiento de la primavera, la remoción temprana en el campo (en enero) le otorgó a las especies no-focales tres meses más de crecimiento que la remoción tardía, que tuvo lugar en mayo. De manera similar, la remoción temprana en mesocosmos otorgó tres semanas más de crecimiento a las especies en las comunidades de remoción temprana. Esta hipótesis es apoyada parcialmente por los datos ya que no encontré un cambio en el *ranking* de especies sino cambios en el tamaño del efecto. Sin embargo, dado que la abundancia de las especies fue medida luego de dos años de las remociones, es llamativo que estas diferencias hayan perdurado a lo largo de las temporadas. De hecho, las mediciones del primer año desde las remociones (datos no mostrados) evidenciaron patrones muy parecidos a los aquí reportados. Independientemente del mecanismo subyacente, los resultados de este capítulo sugieren que el momento de remoción de las especies es otro factor que determina en el re-ensamble de las comunidades en el mediano plazo. En otras palabras, la remoción temprana de especies no-focales genera efectos de prioridad (*i.e.* efectos inversos de prioridad) más fuertes sobre especies no-nativas de rápido crecimiento que perduran luego de dos años desde la remoción; aunque este estudio no permite identificar si los efectos inversos de prioridad generados por el momento de remoción se deben a contingencias del

momento de remoción o a una ventaja competitiva de las especies que pudieron colonizar las parcelas tempranamente, luego de la remoción.

Como he mencionado a lo largo de la tesis, las invasiones secundarias representan un desafío para el manejo de especies invasoras y la restauración de las comunidades nativas (Kettenring y Adams, 2011; Pearson et al., 2016; D'Antonio et al., 2017). En este contexto, la principal estrategia propuesta por ecólogos y agentes de conservación es la promoción de planes de manejo que remuevan a las especies no-nativas co-ocurrentes en la comunidad (*e.g.* Zavaleta et al., 2001; Kettenring y Adams, 2011; Pearson et al., 2016; Zenni et al., 2020). Los resultados de este capítulo muestran que la remoción simultánea de las especies no-nativas puede ser contraproducente e incrementar los ‘efectos sorpresa’ del manejo. Aquí encontré que las remociones simultáneas tempranas benefician a especies no-nativas a expensas de especies nativas en mayor medida que las remociones simultáneas tardías y que las remociones secuenciales. Sorprendentemente, estos resultados sugieren la existencia de un orden de remoción que podría incrementar la eficacia de la remoción de especies. En este sentido, estos hallazgos abren una puerta hacia la posibilidad de manejar las contingencias históricas de remoción para maximizar el éxito de restauración. Particularmente, sugieren que a partir del entendimiento de las interacciones indirectas entre las especies no-nativas y nativas y de su contexto-dependencia, se podrían generar planes de manejo que encuentren un orden de remoción óptimo.

5. 5. Conclusiones

Los resultados de este capítulo apoyan la hipótesis de la existencia de contingencias históricas en el re-ensamble de comunidades relacionadas con el orden y el tiempo de remoción de especies invasoras. Encontré que el momento de remoción afecta el re-ensamble de la comunidad y que

este efecto es capaz de perdurar a través de los años. Más aún, encontré que el efecto temporal del momento y de la identidad de la especie removida, puede perdurar aún después de la remoción de la otra especie co-dominante. La importancia de las contingencias históricas en la restauración de ecosistemas ha recibido reciente atención (Grman et al., 2013; Weidlich et al., 2020). Sin embargo, esta es la primera vez que se reporta evidencia sobre la importancia de la historia de remoción de las especies vegetales de una comunidad. El rol del orden de remoción de especies de las comunidades ha sido prácticamente ignorado hasta el momento en ecología (ver Collins et al., 2009). Sorprendentemente, encontré que la remoción simultánea de especies invasoras, la práctica más recomendada hasta el momento para manejar comunidades invadidas por múltiples especies, promueve en mayor medida las invasiones secundarias que la remoción secuencial de especies invasoras. Estos resultados sugieren que habría un orden específico de remoción de especies no-nativas que facilitaría la restauración de las comunidades post-remoción. El estudio de las contingencias históricas de remoción podría brindarnos conocimiento importante sobre cómo interactúan los distintos filtros del ensamble de comunidades y abren una nueva puerta hacia posibilidades del manejo de especies invasoras co-ocurrentes.

Capítulo 6

Invasiones secundarias: re-ensamble de comunidades invadidas.

Conclusiones generales

A partir de los aportes de Elton (1958), los ecólogos han estudiado las invasiones biológicas como experimentos naturales sobre ensambles de comunidades (*e.g.* Shea y Chesson, 2002; Ignace y Chesson, 2014; Pearson, Ortega, Özkan, et al., 2018). Así, el proceso por el cual las especies ingresan a una comunidad desde el *pool* regional de especies se conceptualiza frecuentemente como una serie de filtros que están determinados por variables ambientales, propiedades de la comunidad nativa y atributos de la especie invasora (Keddy, 1992; Pearson, Ortega, Özkan, et al., 2018). Por ejemplo, la remoción experimental de especies invasoras permite analizar la influencia de una especie en términos de su competitividad y potencial de facilitación, a la vez que proporciona información sobre la recuperación o las invasiones secundarias que pueden ocurrir después de la remoción (Zavaleta et al., 2001; Diaz et al., 2003; D'Antonio et al., 2017). En este sentido, el re-ensamble de las comunidades luego de la remoción de una especie dominante, brinda la oportunidad de evaluar este marco teórico mediante la manipulación de estos filtros de ensamble con el fin último de re-ensamblar la comunidad nativa deseada y prevenir las invasiones secundarias (Funk et al., 2008; Cleland et al., 2013). A lo largo de esta tesis, evalué cómo el contexto abiótico y las interacciones bióticas pueden representar filtros que limitan las invasiones en el re-ensamble (Capítulo 2), cómo estos filtros pueden ser modificados por el momento y el orden en que llegan las especies al re-ensamble (Capítulo 3) y por el momento y el orden en que las especies son removidas de la comunidad (Capítulos 4 y 5). A lo largo de toda la tesis, además, resalto la importancia de considerar a las especies no-nativas como parte constitutiva de las comunidades, de manera que éstas no sólo responden a estos filtros al momento de llegar a la comunidad, sino que forman parte de ellos como partícipes activas de la modificación del ambiente y de las interacciones bióticas.

Uno de los conceptos más duraderos en el estudio de ensamblajes de comunidades es el del filtro ambiental, que permite que sólo las especies con ciertos rasgos fenotípicos se establezcan y persistan, excluyendo a todas las demás (Keddy, 1992; Cadotte y Tucker, 2017). En el intento por entender qué características hacen a un ambiente más propenso a las invasiones, la hipótesis del filtro ambiental propone que las condiciones estresantes u hostiles filtran a las especies no-nativas, cuyos rasgos están típicamente adaptados a condiciones de alta disponibilidad de recursos (Zefferman et al., 2015). En este sentido, el Capítulo 2 de esta tesis resalta la importancia del contexto ambiental en determinar el grado de invasión del re-ensamble de las comunidades vegetales y sugiere que el mecanismo subyacente varía entre comunidades no invadidas y comunidades post-remoción. En comunidades nativas, los ambientes más húmedos tuvieron un menor nivel de invasión que los ambientes más secos del gradiente. En cambio, en comunidades post-remoción de pinos, el nivel de invasión fue mayor en ambientes más húmedos que en ambientes más secos. Estos resultados sugieren una interacción entre las condiciones post-remoción (*i.e.* influencia previa de los pinos y el efecto del disturbio *per se*) y las condiciones ambientales del ambiente. Estudios previos han demostrado la importancia de la contexto dependencia en general (Sapsford et al., 2020) y de la disponibilidad hídrica en particular (Sorte et al., 2013; Zefferman et al., 2015; D'Antonio et al., 2017) en determinar el grado de invasión de una comunidad. Sin embargo, la evidencia de la contexto dependencia de las invasiones secundarias es aún escasa (*e.g.* D'Antonio et al., 2017; Prasad et al., 2018). Futuros estudios que permitan discernir qué rol juegan los efectos de legado y la resistencia biótica a lo largo del gradiente ambiental permitirán entender cómo opera la contexto dependencia en el re-ensamble y predecir la perdurabilidad de los efectos y, por lo tanto, la necesidad de intervención activa en la restauración.

La manera en que las especies responden a los filtros ambientales y bióticos está determinada por las contingencias históricas de ensamble de la comunidad (Chase, 2003; Vannette y Fukami, 2014; Fukami, 2015). En otras palabras, el orden y el momento en que las especies llegan a una comunidad comúnmente determinan distintas trayectorias de ensamble. Recientemente se ha demostrado que el orden y el momento en que llegan las especies no-nativas a una comunidad determina en gran medida su éxito de invasión (Grman y Suding, 2010; Dickson et al., 2012; Delory et al., 2019; Yannelli et al., 2020). En este sentido, la manipulación del orden y el momento de llegada de las especies tiene un enorme potencial en el manejo de especies invasoras y la restauración de las comunidades (Stuble et al., 2017; Young et al., 2017; Hess et al., 2019; Weidlich et al., 2020). En esta tesis demuestro que las contingencias históricas pueden tener un rol determinante en la estructura de la comunidad luego de la remoción y que las interacciones entre las especies invasoras determinan en gran medida el grado de invasión del re-ensamble. Si bien las especies focales invasoras mostraron distintas estrategias de invasión: la llegada temprana benefició a la mosqueta y perjudicó a la retama mientras que la llegada tardía benefició a la retama y perjudicó a la mosqueta; lo novedoso de este estudio radica en que estos efectos dependieron del orden de llegada en relación a la especie invasora co-dominante. En conjunto, el Capítulo 3 muestra que las contingencias históricas del ensamble modulan el éxito de invasión y, además, que su efecto es afectado por las interacciones entre las especies invasoras, las cuales han sido relativamente ignoradas comparado con las interacciones entre especies nativas y no-nativas. Si bien son necesarios estudios en comunidades naturales, los resultados sugieren que las especies invasoras son negativamente afectadas por la llegada temprana de las vecinas en la comunidad y, especialmente, por la llegada temprana de la especie co-invasora. Los resultados sugieren que la manipulación de los efectos de prioridad de las

especies nativas podrían reducir la abundancia de estas especies invasoras y que la manipulación de las relaciones de competencia entre las especies no-nativas podría ser una estrategia para reducir el éxito de ciertas invasoras. Futuros estudios que evalúen el rol de las contingencias históricas en comunidades invadidas por múltiples especies no-nativas en condiciones naturales son necesarios ya que la evidencia sugiere que en las comunidades más diversas y sujetas a condiciones ambientales estocásticas, aumentaría la importancia de las contingencias históricas en la estructura y el funcionamiento de las comunidades (Chase, 2003; Fukami, 2015). En este sentido, el estudio de las contingencias históricas en comunidades de mesocosmos podría estar subestimando el efecto. Por último, estudios basados en los rasgos de las especies que permitan hacer generalizaciones son necesarios a la hora de predecir contingencias históricas de otras especies y/o en otras comunidades.

El re-ensamble de las comunidades es un proceso continuo influenciado por los cambios ambientales, la ocurrencia de disturbios y la pérdida y ganancia de especies (Funk et al., 2008; Weidlich et al., 2020). La remoción de una especie no-nativa con fines de conservación o restauración de la comunidad genera, por tanto, un proceso de re-ensamble en el que las especies que permanecen en la comunidad ajustan su desempeño a las nuevas condiciones ambientales y bióticas (D'Antonio et al., 2017). Por definición, la remoción de una especie generará un disturbio y liberará recursos para otras especies. La magnitud de ese efecto, sin embargo, depende del tipo de interacciones que la especie removida establece con las especies nativas y no-nativas de la comunidad. Los resultados del Capítulo 4 de esta tesis evidenciaron interacciones negativas asimétricas entre las especies focales invasoras a partir de remociones selectivas. La literatura sugiere que las interacciones asimétricas serían el producto de jerarquías competitivas y como tal tendrían un rol importante en la formación de interacciones indirectas

(Freckleton y Watkinson, 2001). Los hallazgos de esta tesis apoyan esta hipótesis y sugieren una interacción positiva indirecta entre la mosqueta y las especies nativas no-focales mediada por la supresión en la abundancia de la retama, la especie co-dominante. Si bien las interacciones indirectas son conocidas por determinar la coexistencia de especies nativas, la evidencia en comunidades invadidas es escasa (Flory y Bauer, 2014; Aschehoug y Callaway, 2015; Northfield et al., 2018). Esta tesis aporta evidencia experimental en comunidades naturales y de mesocosmos sobre interacciones indirectas entre especies invasoras y nativas y sobre su rol clave en determinar los efectos sorpresa del manejo de especies invasoras. Dado que el efecto de las remociones selectivas dependió fuertemente del momento de remoción, una vez más esta tesis sugiere la importancia de la dependencia del contexto temporal del re-ensamble de la comunidad. Estudios previos han resaltado la importancia del momento de remoción en determinar el éxito de especies nativas vs no-nativas en el re-ensamble (Marushia et al., 2010; Wolkovich y Cleland, 2011). En esta tesis, encontré que incluso pequeñas diferencias en el momento de remoción pueden afectar el re-ensamble de las comunidades y que, al menos en parte, este efecto estaría relacionado con cambios en las interacciones entre las especies.

Pese a la importancia de las contingencias históricas de ensamble en la estructuración, invasión y restauración de las comunidades (*e.g.* Fukami, 2015; Wilsey et al., 2015; Stuble y Souza, 2016; Young et al., 2017; Weidlich et al., 2020), las contingencias históricas durante las remociones de especies invasoras han recibido poca atención. Escasa evidencia basada en redes tróficas sugiere que el orden de remoción podría ser un factor importante en determinar los efectos sorpresa del manejo de especies invasoras basados principalmente en la existencia de interacciones indirectas entre las especies no-nativas (Zavaleta et al., 2001; Bergstrom et al., 2009; Collins et al., 2009). El rol de las contingencias históricas dentro del mismo nivel trófico,

en este caso plantas, no había sido estudiado en este detalle hasta ahora. El Capítulo 5 aporta la primer evidencia sobre la existencia de contingencias históricas de las remociones, en el que el orden y el momento de remoción de las especies no-nativas moduló el re-ensamble luego de la remoción. Estos resultados, en conjunto con los del Capítulo 4, sugieren un rol importante de las interacciones indirectas cuyo impacto, además, perduraría luego de la remoción de ambas especies. Quizá uno de los resultados más llamativos y con mayor potencial de aplicación es que la remoción simultánea de las especies invasoras, la práctica más recomendada hasta el momento para manejar comunidades invadidas por múltiples especies, favorece en mayor medida las invasiones secundarias que la remoción secuencial de especies invasoras. Esto sugiere que habría un orden de remoción de especies invasoras que optimizaría la restauración, lo cual podría abrir una línea de investigación nueva en el manejo de especies de invasoras.

En conjunto, los resultados de esta tesis aportan evidencias sobre: (1) la dependencia espacial y el rol del filtro ambiental sobre las invasiones secundarias; (2) la importancia del orden y el momento de llegada de las especies invasoras a la comunidad y de su dependencia al momento de llegada de la especie invasora co-dominante; (3) la existencia de interacciones asimétricas entre especies invasoras que determinan interacciones indirectas que podrían, bajo ciertas circunstancias, favorecer a especies nativas; (4) el rol fundamental del momento de remoción en determinar las interacciones entre especies invasoras y, por tanto, los efectos de las remociones; y (5) la existencia de contingencias históricas durante la remoción de especies invasoras, un proceso ignorado hasta ahora en ecología de comunidades, que sugiere la existencia de un orden óptimo de remoción de especies invasoras para la recuperación de las comunidades nativas. Por lo tanto, esta tesis tiene fuertes implicancias teóricas y prácticas para la ecología de comunidades en general y la ecología de invasiones en particular. Muchas de las

ideas desarrolladas en esta tesis pueden contribuir a la formación de marcos conceptuales generales relacionados con las contingencias históricas de ensamble, las redes de interacciones no-nativas, la dependencia temporal de las interacciones y las contingencias históricas de la remoción. Estos hallazgos son de indudable pertinencia para la ecología aplicada en tanto permitirían identificar: (1) ambientes prioritarios para el manejo, (2) manipulaciones óptimas de orden y momento de llegada de las especies con el fin de reducir la invasión del ensamble y, (3) un orden óptimo de remociones que disminuye las invasiones secundarias

REFERENCIAS

- Abella, S.R., Chiquoine, L.P. 2019. The good with the bad: when ecological restoration facilitates native and non-native species. *Restoration Ecology* 27: 343-351.
- Adler, P.B., HilleRisLambers, J., Levine, J.M. 2007. A niche for neutrality. *Ecology letters* 10: 95-104.
- Allen, E.B., Cox, R.D., Tennant, T., Kee, S.N., Deutschman, D.H. 2005. Landscape restoration in southern California forblands: response of abandoned farmland to invasive annual grass control. *Israel Journal of Plant Sciences* 53: 237-245.
- Amiotti, N.M., Bravo, O., Zalba, P., Peinemann, N. 2007. Effect of landscape position on the acidification of loess-derived soils under *Pinus radiata*. *Austral Ecology* 32: 534-540.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- APN. 1988. *Proyecto de manejo silvicultural para la erradicación gradual de especies forestales exóticas en Isla Victoria*. Acuerdo entre la Administración de Parques Nacionales y la provincia de Río Negro.
- APN. 2020. Sistema de Información de Biodiversidad. Administración de Parques Nacionales. Disponible en: sib.gob.ar [Accedido 1 de septiembre de 2020].
- Araujo, P.I., Austin, A.T. 2015. A shady business: pine afforestation alters the primary controls on litter decomposition along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 103: 1408-1420.
- Aschehoug, E.T., Callaway, R.M. 2015. Diversity increases indirect interactions, attenuates the intensity of competition, and promotes coexistence. *The American Naturalist* 186: 452-459.
- Barrios-Garcia, M.N., Simberloff, D. 2013. Linking the pattern to the mechanism: How an introduced mammal facilitates plant invasions. *Austral Ecology* 38: 884-890.
- Baselga, A., Orme, C.D.L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 808-812.
- Bergstrom, D.M., Lucieer, A., Kiefer, K., Wasley, J., Belbin, L., Pedersen, T.K., Chown, S.L. 2009. Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island. *Journal of Applied Ecology* 46: 73-81.
- Bertness, M.D., Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191-193.

- Bossard, C.C. 1991. The role of habitat disturbance, seed predation and ant dispersal on establishment of the exotic shrub *Cytisus scoparius* in California. *American Midland Naturalist* 113: 1-13.
- Bossard, C.C., Rejmanek, M. 1994. Herbivory, growth, seed production, and resprouting of an exotic invasive shrub *Cytisus scoparius*. *Biological Conservation* 67: 193-200.
- Bradley, B.A., Laginhas, B.B., Whitlock, R., Allen, J.M., Bates, A.E., Bernatchez, G., Diez, J.M. et al. 2019. Disentangling the abundance–impact relationship for invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116: 9919-9924.
- Brockerhoff, E.G., Ecroyd, C.E., Leckie, A.C., Kimberley, M.O. 2003. Diversity and succession of adventive and indigenous vascular understorey plants in *Pinus radiata* plantation forests in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 185: 307-326.
- Buckley, Y.M., Catford, J. 2016. Does the biogeographic origin of species matter? Ecological effects of native and non-native species and the use of origin to guide management. *Journal of Ecology* 104: 4-17.
- Buckley, Y.M., Han, Y. 2014. Managing the side effects of invasion control. *Science* 344: 975-976.
- Cabrera, A.L., Willink, A. 1973. *Biogeografía de América latina*. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington DC.
- Cadotte, M.W., Davies, T.J. 2016. *Phylogenies in ecology: a guide to concepts and methods*. Princeton University Press.
- Cadotte, M.W., Tucker, C.M. 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution* 32: 429-437.
- Callaway, R.M., Aschehoug, E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.
- Carter, D.R., Slesak, R.A., Harrington, T.B., Peter, D.H., D'Amato, A.W. 2019. Scotch broom (*Cytisus scoparius*) modifies microenvironment to promote nonnative plant communities. *Biological Invasions* 21: 1055-1073.
- Chase, J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136: 489-498.
- Chase, J.M., Myers, J.A. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2351-2363.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.

- Cleland, E.E., Esch, E., McKinney, J. 2015. Priority effects vary with species identity and origin in an experiment varying the timing of seed arrival. *Oikos* 124: 33-40.
- Cleland, E.E., Larios, L., Suding, K.N. 2013. Strengthening invasion filters to reassemble native plant communities: soil resources and phenological overlap. *Restoration Ecology* 21: 390-398.
- Clements, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24: 252-284.
- Collins, P.W., Latta, B.C., Roemer, G.W. 2009. Does the order of invasive species removal matter? The case of the eagle and the pig. *PLoS ONE* 4: 9.
- Connell, J.H. 1983. Interpreting the results of field experiments: effects of indirect interactions. *Oikos* 41: 290-291.
- Corbin, J.D., D'Antonio, C.M. 2004. Effects of exotic species on soil nitrogen cycling: Implications for restoration. *Weed Technology* 18: 1464-1467.
- Corbin, J.D., D'Antonio, C.M. 2012. Gone but not forgotten? Invasive plants' legacies on community and ecosystem properties. *Invasive Plant Science and Management* 5: 117-124.
- Corbin, J.D., D'Antonio, C.M. 2010. Not novel, just better: competition between native and non-native plants in California grasslands that share species traits. *Plant Ecology* 209: 71-81.
- Crawley, M.J. 2012. *The R Book*. John Wiley & Sons.
- Cuevas, Y.A., Zalba, S.M. 2010. Recovery of Native Grasslands after Removing Invasive Pines. *Restoration Ecology* 18: 711-719.
- Cushman, J.H., Lortie, C.J., Christian, C.E. 2011. Native herbivores and plant facilitation mediate the performance and distribution of an invasive exotic grass. *Journal of Ecology* 99: 524-531.
- Damascos, M., Bran, D., López, C., Ayesa, J., Umana, F. 2004. Invasiveness of *Rosa rubiginosa* in wild areas of Patagonia, Argentina. En IV Southern Connection Conference, Sudáfrica.
- Damascos, M.A., Gallopin, G.G. 1992. Ecología de un arbusto introducido (*Rosa rubiginosa* L.= *Rosa rubiginosa* L.): riesgo de invasión y efectos en las comunidades. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 395-407.
- Damascos, M.A., Ladio, A.H., Rovere, A.E., Ghermandi, L. 2005. Semillas de rosa mosqueta: dispersión y germinación en diferentes bosques nativos andino-patagónicos. *Patagonia Forestal* 11: 2-6.
- Damascos, M.A., Svriz, M. 2012. Especies nativas del bosque de *Austrocedrus chilensis* presentes en los matorrales secundarios de *Rosa rubiginosa* y *Cytisus scoparius* en los

- alrededores de Bariloche, Villa La Angostura y Triful, sur de Argentina. *Chloris Chilensis*.
- D'Antonio, C.M., Hughes, R.F., Vitousek, P.M. 2001. Factors influencing dynamics of two invasive C4 grasses in seasonally dry Hawaiian woodlands. *Ecology* 82: 89-104.
- D'Antonio, C.M., Ostertag, R., Cordell, S., Yelenik, S. 2017. Interactions among Invasive Plants: Lessons from Hawai'i. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 521-541.
- Davidson, A.M., Jennions, M., Nicotra, A.B. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* 14: 419-431.
- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- De Pietri, D.E. 1992. Alien shrubs in a national park: can they help in the recovery of natural degraded forest? *Biological Conservation* 62: 127-130.
- Dehlin, H., Peltzer, D.A., Allison, V.J., Yeates, G.W., Nilsson, M.-C., Wardle, D.A. 2008. Tree seedling performance and below-ground properties in stands of invasive and native tree species. *New Zealand Journal of Ecology* 31(1): 67-79.
- Delory, B.M., Weidlich, E.W., Kunz, M., Neitzel, J., Temperton, V.M. 2019. The exotic species *Senecio inaequidens* pays the price for arriving late in temperate European grassland communities. *Oecologia* 191: 657-671.
- DeMalach, N., Fukami, T. 2018. Priority effects between annual and perennial plants. *arXiv preprint arXiv:1812.03971*.
- Diaz, S., Hodgson, J., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H., Jalili, A., Montserrat-Marti, G. et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.
- Díaz, S., Settle, J., Brondizio, E., Ngo, H., Guèze, M., Agard, J., Arneeth, A. et al. 2019. The global assessment report on biodiversity and ecosystem services. *The United Nations' Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*.
- Diaz, S., Symstad, A.J., Chapin III, F.S., Wardle, D.A., Huenneke, L.F. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 140-146.
- Dickie, I.A., St John, M.G., Yeates, G.W., Morse, C.W., Bonner, K.I., Orwin, K., Peltzer, D.A. 2014. Belowground legacies of *Pinus contorta* invasion and removal result in multiple mechanisms of invasional meltdown. *AoB Plants* 6: plu056.

- Dickson, T.L., Hopwood, J.L., Wilsey, B.J. 2012. Do priority effects benefit invasive plants more than native plants? An experiment with six grassland species. *Biological Invasions* 14: 2617-2624.
- Drake, J.A. 1991. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *The American Naturalist* 137: 1-26.
- Dyer, A.R., Rice, K.J. 1997. Intraspecific and diffuse competition: the response of *Nassella pulchra* in a California grassland. *Ecological Applications* 7: 484-492.
- Ehrenfeld, J.G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 59-80.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago Press, London, UK.
- Ezcurra, C., Brion, C. 2005. *Plantas del Nahuel Huapi: Catálogo de la Flora Vasculas del Parque Nacional Nahuel Huapi*. Universidad Nacional del Comahue: San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Ferrero, V., Castro, S., Costa, J., Acuña, P., Navarro, L., Loureiro, J. 2013. Effect of invader removal: Pollinators stay but some native plants miss their new friend. *Biological Invasions* 15: 2347-2358.
- Flory, S.L., Bauer, J.T. 2014. Experimental evidence for indirect facilitation among invasive plants. *Journal of Ecology* 102: 12-18.
- Fogarty, G., Facelli, J.M. 1999. Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs. *Plant Ecology* 144: 27-35.
- Franzese, J., Raffaele, E. 2017. Fire as a driver of pine invasions in the Southern Hemisphere: a review. *Biological Invasions* 19: 2237-2246.
- Freckleton, R., Watkinson, A. 2001. Asymmetric competition between plant species. *Functional Ecology* 15: 615-623.
- Fridley, J.D. 2012. Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions. *Nature* 485: 359-362.
- Fukami, T. 2015. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 1-23.
- Funk, J.L. 2013. The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology* 1: doi:10.1093/conphys/cot026.
- Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N., Zavaleta, E.S. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 695-703.

- Funk, J.L., Vitousek, P.M. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446: 1079-1081.
- Galloway, A.D., Holmes, P.M., Gaertner, M., Esler, K.J. 2017. The impact of pine plantations on fynbos above-ground vegetation and soil seed bank composition. *South African Journal of Botany* 113: 300-307.
- Garrett, E.M., Gibson, D.J. 2020. Identifying sustainable grassland management approaches in response to the invasive legume *Lespedeza cuneata*: a functional group approach. *Sustainability* 12: 5951.
- Gelman, A., Hill, J. 2006. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press.
- Giorgis, M.A., Cingolani, A.M., Gurvich, D.E., Reynero, N., Rufini, S. 2005. Diferencias en la estructura de la vegetación del sotobosque entre una plantación de *Pinus taeda* L.(Pinaceae) y un matorral serrano (Cuesta Blanca, Córdoba). *Kurtziana* 31: 39-49.
- Gleason, H.A. 1927. Further views on the succession-concept. *Ecology* 8: 299-326.
- Golivets, M., Wallin, K.F. 2018. Neighbour tolerance, not suppression, provides competitive advantage to non-native plants. *Ecology Letters* 21: 745-759.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J. et al. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111-127.
- Grechka, D.A., Berezin, S.B., Emmott, S., Lyutsarev, V., Smith, M.J., Purves, D.W. 2016. Universal, easy access to geotemporal information: FetchClimate. *Ecography* 39: 904-911.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grman, E., Bassett, T., Brudvig, L.A. 2013. Confronting contingency in restoration: management and site history determine outcomes of assembling prairies, but site characteristics and landscape context have little effect. *Journal of Applied Ecology* 50: 1234-1243.
- Grman, E., Suding, K.N. 2010. Within-year soil legacies contribute to strong priority effects of exotics on native California grassland communities. *Restoration Ecology* 18: 664-670.
- Grove, S., Haubensak, K.A., Parker, I.M. 2012. Direct and indirect effects of allelopathy in the soil legacy of an exotic plant invasion. *Plant Ecology* 213: 1869-1882.
- Grove, S., Parker, I.M., Haubensak, K.A. 2015. Persistence of a soil legacy following removal of a nitrogen-fixing invader. *Biological Invasions* 17: 2621-2631.

- Groves, A.M., Bauer, J.T., Brudvig, L.A. 2020. Lasting signature of planting year weather on restored grasslands. *Scientific Reports* 10: 1-10.
- Groves, A.M., Brudvig, L.A. 2019. Interannual variation in precipitation and other planting conditions impacts seedling establishment in sown plant communities. *Restoration Ecology* 27: 128-137.
- Guido, A., Pillar, V.D. 2017. Invasive plant removal: assessing community impact and recovery from invasion. *Journal of Applied Ecology* 54: 1230-1237.
- Harms, R.S., Hiebert, R.D. 2006. Vegetation response following invasive tamarisk (*Tamarix* spp.) removal and implications for riparian restoration. *Restoration Ecology* 14: 461-472.
- He, Q., Bertness, M.D., Altieri, A.H. 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters* 16: 695-706.
- Henriksson, A., Wardle, D.A., Trygg, J., Diehl, S., Englund, G. 2016. Strong invaders are strong defenders—implications for the resistance of invaded communities. *Ecology Letters* 19: 487-494.
- Herold, J., Anderson, M.R., Bauer, J.T., Borowicz, V., Anderson, R.C. 2011. Comparison of the effect of early and late removal of second-year garlic mustard (*Alliaria petiolata*) on first-year plants and deciduous forest spring and summer dominant herbaceous groundlayer species in central Illinois, USA. *Ecological Restoration* 29: 225-233.
- Herrera, I., Goncalves, E., Pauchard, A., Bustamante, R.O. 2016. *Manual de plantas invasoras de Sudamérica*. IEB Chile, Instituto de Ecología y Biodiversidad, Chile.
- Hess, L.J., Austin, A.T. 2014. *Pinus ponderosa* alters nitrogen dynamics and diminishes the climate footprint in natural ecosystems of Patagonia. *Journal of Ecology* 102: 610-621.
- Hess, M.C., Mesléard, F., Buisson, E. 2019. Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecological Engineering* 127: 48-57.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W., Levine, J.M., Mayfield, M.M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 227-248.
- Hirsch, H., Zimmermann, H., Ritz, C.M., Wissemann, V., Wehrden, H. von, Renison, D., Wesche, K. et al. 2011. Tracking the origin of invasive *Rosa rubiginosa* populations in Argentina. *International Journal of Plant Sciences* 172: 530-540.
- Hoelzle, T.B., Jonas, J.L., Paschke, M.W. 2012. Twenty-five years of sagebrush steppe plant community development following seed addition. *Journal of Applied Ecology* 49: 911-918.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.

- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159.
- Hutchinson, G.E. 1957. Population studies—animal ecology and demography—concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Ignace, D.D., Chesson, P. 2014. Removing an invader: Evidence for forces reassembling a Chihuahuan Desert ecosystem. *Ecology* 95: 3203-3212.
- INBIAR. 2021. Sistema Nacional de Información sobre Especies Exóticas Invasoras. Disponible en: <http://www.inbiar.uns.edu.ar/>.
- Jauni, M., Gripenberg, S., Ramula, S. 2015. Non-native plant species benefit from disturbance: a meta-analysis. *Oikos* 124: 122-129.
- Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M., León, R.J. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* 5: 047-053.
- Kardol, P., Cornips, N.J., van Kempen, M.M., Bakx-Schotman, J.T., van der Putten, W.H. 2007. Microbe-mediated plant–soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological Monographs* 77: 147-162.
- Kardol, P., Souza, L., Classen, A.T. 2013. Resource availability mediates the importance of priority effects in plant community assembly and ecosystem function. *Oikos* 122: 84-94.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E. et al. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905-2935.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Kellner, K. 2015. *jagsUI: a wrapper around rjags to streamline JAGS analyses*.
- Kettenring, K.M., Adams, C.R. 2011. Lessons learned from invasive plant control experiments: a systematic review and meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 48: 970-979.
- Klironomos, J.N. 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417: 67-70.
- Konlechner, T.M., Hilton, M.J., Lord, J.M. 2015. Plant community response following the removal of the invasive *Lupinus arboreus* in a coastal dune system. *Restoration Ecology* 23: 607-614.
- Koutché, V. 1942. *Boletín Forestal: Estacion forestal de Puerto Achorena, Isla Victoria; su organización y trabajos*. Ministerio de Agricultura, Dirección de Parques Nacionales, Buenos Aires.

- Kraft, N.J., Ackerly, D.D. 2014. Assembly of plant communities. *Ecology and the Environment* 8: 67-88.
- Kruschke, J. 2014. *Doing Bayesian data analysis: A tutorial with R, JAGS, and Stan*. Academic Press.
- Kuebbing, S.E., Classen, A.T., Simberloff, D. 2014. Two co-occurring invasive woody shrubs alter soil properties and promote subdominant invasive species. *Journal of Applied Ecology* 51: 124-133.
- Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A. 2016. Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. *Nature Plants* 2: 16134.
- Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A. 2015. Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: Patterns, processes, and management implications. *Global Change Biology* 21: 926-934.
- Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A., Simberloff, D. 2013. Current mismatch between research and conservation efforts: the need to study co-occurring invasive plant species. *Biological Conservation* 160: 121-129.
- Kuebbing, S.E., Patterson, C.M., Classen, A.T., Simberloff, D. 2016. Co-occurring nonnative woody shrubs have additive and non-additive soil legacies. *Ecological Applications* 26: 1896-1906.
- Legendre, P., Legendre, L.F. 2012. *Numerical ecology*. Elsevier.
- Leibold, M.A., McPeck, M.A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87: 1399-1410.
- Leishman, M.R., Haslehurst, T., Ares, A., Baruch, Z. 2007. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community-and global-scale comparisons. *New Phytologist* 176: 635-643.
- Lembrechts, J.J., Pauchard, A., Lenoir, J., Nuñez, M.A., Geron, C., Ven, A., Bravo-Monasterio, P. et al. 2016. Disturbance is the key to plant invasions in cold environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 14061-14066.
- Lenda, M., Skórka, P., Knops, J., Żmihorski, M., Gaj, R., Moroń, D., Woyciechowski, M., Tryjanowski, P. 2019. Multispecies invasion reduces the negative impact of single alien plant species on native flora. *Diversity and Distributions* 25: 951-962.
- Levine, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288: 852-854.
- Levine, J.M., Adler, P.B., Yelenik, S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7: 975-989.

- Levine, J.M., Bascompte, J., Adler, P.B., Allesina, S. 2017. Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature* 546: 56-64.
- Levine, J.M., D'Antonio, C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87(1): 15-26.
- Lucero, J.E., Noble, T., Haas, S., Westphal, M., Butterfield, H.S., Lortie, C.J. 2019. The dark side of facilitation: native shrubs facilitate exotic annuals more strongly than native annuals. *NeoBiota* 44: 75.
- MacDougall, A.S., Gilbert, B., Levine, J.M. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609-615.
- Madritch, M.D., Lindroth, R.L. 2009. Removal of invasive shrubs reduces exotic earthworm populations. *Biological Invasions* 11: 663-671.
- Magnoli, S.M., Kleinhesselink, A.R., Cushman, J.H. 2013. Responses to invasion and invader removal differ between native and exotic plant groups in a coastal dune. *Oecologia* 173: 1521-1530.
- Maron, J.L., Connors, P.G. 1996. A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia* 105: 302-312.
- Maron, J.L., Marler, M. 2008. Field-based competitive impacts between invaders and natives at varying resource supply. *Journal of Ecology* 96: 1187-1197.
- Maron, J.L., Vilà, M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95: 361-373.
- Marushia, R.G., Cadotte, M.W., Holt, J.S. 2010. Phenology as a basis for management of exotic annual plants in desert invasions. *Journal of Applied Ecology* 47: 1290-1299.
- Mason, T., French, K., Jolley, D. 2013. Arrival order among native plant functional groups does not affect invasibility of constructed dune communities. *Oecologia* 173: 557-568.
- McAlpine, K.G., Howell, C.J., Wotton, D.M. 2016. Effects of tree control method, seed addition, and introduced mammal exclusion on seedling establishment in an invasive *Pinus contorta* forest. *New Zealand Journal of Ecology* 40: 302-309.
- Mitchell, C.E., Agrawal, A.A., Bever, J.D., Gilbert, G.S., Hufbauer, R.A., Klironomos, J.N., Maron, J.L. et al. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740.
- 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: 1833-1839.

- Mwangi, P.N., Schmitz, M., Scherber, C., Roscher, C., Schumacher, J., Scherer-Lorenzen, M., Weisser, W.W., Schmid, B. 2007. Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities. *Journal of Ecology* 95: 65-78.
- Northfield, T.D., Laurance, S.G., Mayfield, M.M., Paine, D.R., Snyder, W.E., Stouffer, D.B., Wright, J.T., Lach, L. 2018. Native turncoats and indirect facilitation of species invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20171936.
- Núñez, M.A., Chiuffo, M.C., Torres, A., Paul, T., Dimarco, R.D., Raal, P., Policelli, N. et al. 2017. Ecology and management of invasive Pinaceae around the world: progress and challenges. *Biological Invasions* 19: 3099-3120.
- Núñez, M.A., Dickie, I.A. 2014. Invasive belowground mutualists of woody plants. *Biological Invasions* 16: 645-661.
- Núñez, M.A., Raffaele, E. 2007. Afforestation causes changes in post-fire regeneration in native shrubland communities of northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 18: 827-834.
- Núñez, M.A., Relva, M.A., Simberloff, D. 2008. Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina. *Austral Ecology* 33: 317-323.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'hara, R., Simpson, G. et al. 2013. *Community ecology package*.
- Oliva, G., González, L., Rial, P., Livraghi, E. 2001. El ambiente en la Patagonia Austral. En *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral*, pp. 17-80. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA Santa Cruz.
- Ovaskainen, O., Abrego, N. 2020. *Joint Species Distribution Modelling: With Applications in R*. Cambridge University Press.
- Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Guillaume Blanchet, F., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T., Abrego, N. 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters* 20: 561-576.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J.R., Oakley, L.J., Biganzoli, F., Tognetti, P.M., Barberis, I.M., Maturo, H.M. et al. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28(1): 40-63.
- Paritsis, J., Landesmann, J.B., Kitzberger, T., Tiribelli, F., Sasal, Y., Quintero, C., Dimarco, R.D. et al. 2018. Pine plantations and invasion alter fuel structure and potential fire behavior in a Patagonian forest-steppe ecotone. *Forests* 9: 117.
- Parker, J.D., Burkepile, D.E., Hay, M.E. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science* 311: 1459-1461.

- Paruelo, J.M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O.E., Golluscio, R.A. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 085-101.
- Pauchard, A., Alaback, P.B. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management* 223: 327-335.
- Pawson, S.M., Ecroyd, C.E., Seaton, R., Shaw, W.B., Brockerhoff, E.G. 2010. New Zealand's exotic plantation forests as habitats for threatened indigenous species. *New Zealand Journal of Ecology* 34: 342-355.
- de Paz, M., Gobbi, M.E., Raffaele, E., Buamscha, M.G. 2017. Litter decomposition of woody species in shrublands of NW Patagonia: how much do functional groups and microsite conditions influence decomposition? *Plant Ecology* 218: 699-710.
- Pearson, D.E., Ortega, I.K., Özkan, E., Hierro, J.L. 2018. Community assembly theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 33: 313-325.
- Pearson, D.E., Ortega, Y.K., Runyon, J.B., Butler, J.L. 2016. Secondary invasion: the bane of weed management. *Biological Conservation* 197: 8-17.
- 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: 1296-1305.
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B.E., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B. et al. 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31: 444-457.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R.C. 2007. Linear and nonlinear mixed effects models. *R package version 3*: 1-89.
- Poch, T.J., Simonetti, J.A. 2013. Insectivory in *Pinus radiata* plantations with different degree of structural complexity. *Forest Ecology and Management* 304: 132-136.
- Prasad, A., Ratnam, J., Sankaran, M. 2018. Rainfall and removal method influence eradication success for *Lantana camara*. *Biological Invasions* 20: 3399-3407.
- Prior, K.M., Adams, D.C., Klepzig, K.D., Hulcr, J. 2018. When does invasive species removal lead to ecological recovery? Implications for management success. *Biological Invasions* 20: 267-283.
- Puntieri, J.G., Gómez, I.A. 1988. Análisis del crecimiento vegetativo del amancay (*Alstroemeria aurantiaca* D Don) en dos poblaciones naturales. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 177-185.

- van der Putten, W.H., Bradford, M.A., Pernilla Brinkman, E., van de Voorde, T.F., Veen, G. 2016. Where, when and how plant–soil feedback matters in a changing world. *Functional Ecology* 30: 1109-1121.
- Qian, H., Jin, Y. 2015. An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology* 9: 233-239.
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.6.3.
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.4.3.
- Raffaele, E., Gobbi, M. 1996. Seed bank composition and variability in *Austrocedrus chilensis* forest sites in Patagonia, Argentina. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 22: 59-72.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Modrzyński, J., Mrozinski, P., Hobbie, S.E., Eissenstat, D.M., Chorover, J. et al. 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* 8: 811-818.
- Reinhart, K.O., Callaway, R.M. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170: 445-457.
- Reynolds, P.L., Glanz, J., Yang, S., Hann, C., Couture, J., Grosholz, E. 2017. Ghost of invasion past: legacy effects on community disassembly following eradication of an invasive ecosystem engineer. *Ecosphere* 8: e01711.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J., Pigliucci, M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9: 981-993.
- Sample, M., Aslan, C.E., Policelli, N., Sanford, R.L., Nielsen, E., Nuñez, M.A. 2019. Increase in nonnative understorey vegetation cover after nonnative conifer removal and passive restoration. *Austral Ecology* 44: 1384-1397.
- Sanches, M.C., Válio, I. 2002. Seedling growth of climbing species from a southeast Brazilian tropical forest. *Plant Ecology* 159: 51-59.
- Sapsford, S.J., Brandt, A.J., Davis, K.T., Peralta, G., Dickie, I.A., Gibson, R.D., Green, J.L. et al. 2020. Towards a framework for understanding the context dependence of impacts of non-native tree species. *Functional Ecology* 34: 944-955.
- Seabloom, E.W., Harpole, W.S., Reichman, O., Tilman, D. 2003. Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 13384-13389.
- Shea, K., Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 170-176.

- Sheppard, C.S., Carboni, M., Essl, F., Seebens, H., DivGrass Consortium, Thuiller, W. 2018. It takes one to know one: Similarity to resident alien species increases establishment success of new invaders. *Diversity and Distributions* 24: 680-691.
- Simberloff, D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9: 912-919.
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F. et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 58-66.
- Simberloff, D., Relva, M.A., Nuñez, M. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions* 4: 35-53.
- Simberloff, D., Relva, M.A., Nuñez, M.A. 2003. Introduced species and management of a *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Environmental Management* 31: 0263-0275.
- Simberloff, D., Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological invasions* 1: 21-32.
- Sorte, C.J., Ibáñez, I., Blumenthal, D.M., Molinari, N.A., Miller, L.P., Grosholz, E.D., Diez, J.M. et al. 2013. Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance. *Ecology Letters* 16: 261-270.
- Stan Development Team. 2020. *RStan: the R interface to Stan*. R package version 2.19.3.
- Stohlgren, T.J., Barnett, D.T., Jarnevich, C.S., Flather, C., Kartesz, J. 2008. The myth of plant species saturation. *Ecology Letters* 11: 313-322.
- Stohlgren, T.J., Barnett, D.T., Kartesz, J.T. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 11-14.
- Stone, C.P., Cuddihy, L.W., Tunison, J.T. 1992. Responses of Hawaiian ecosystems to removal of feral pigs and goats. En *Alien plant invasions in native ecosystems of Hawaii*, pp. 666-704. Cooperative National Park Resources Studies Unit, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- Stuble, K.L., Fick, S.E., Young, T.P. 2017. Every restoration is unique: testing year effects and site effects as drivers of initial restoration trajectories. *Journal of Applied Ecology* 54: 1051-1057.
- Stuble, K.L., Souza, L. 2016. Priority effects: natives, but not exotics, pay to arrive late. *Journal of Ecology* 104: 987-993.
- Suarez, M.L., Kitzberger, T. 2010. Differential effects of climate variability on forest dynamics along a precipitation gradient in northern Patagonia. *Journal of Ecology* 98: 1023-1034.

- Suding, K., Higgs, E., Palmer, M., Callicott, J.B., Anderson, C.B., Baker, M., Gutrich, J.J. et al. 2015. Committing to ecological restoration. *Science* 348: 638-640.
- Suding, K.N., Stanley Harpole, W., Fukami, T., Kulmatiski, A., MacDougall, A.S., Stein, C., van der Putten, W.H. 2013. Consequences of plant–soil feedbacks in invasion. *Journal of Ecology* 101: 298-308.
- Svriz, M., Damascos, M.A., Zimmermann, H., Hensen, I. 2013. The exotic shrub *Rosa rubiginosa* as a nurse plant. Implications for the restoration of disturbed temperate forests in Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 289: 234-242.
- Tecco, P.A., Díaz, S., Cabido, M., Urcelay, C. 2010. Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *Journal of Ecology* 98: 17-27.
- Tecco, P.A., Urcelay, C., Diaz, S., Cabido, M., PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. 2013. Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem. *Austral Ecology* 38: 443-451.
- Temperton, V.M., Baasch, A., von Gillhaussen, P., Kirmer, A. 2016. Assembly theory for restoring ecosystem structure and functioning: timing is everything? En *Foundations of Restoration Ecology*, pp. 245-270. Springer.
- Thompson, P.L., Guzman, L.M., De Meester, L., Horváth, Z., Ptacnik, R., Vanschoenwinkel, B., Viana, D.S., Chase, J. 2020. A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology Letters* 23: 832170.
- Tikhonov, G., Opedal, Ø.H., Abrego, N., Lehikoinen, A., de Jonge, M.M., Oksanen, J., Ovaskainen, O. 2020. Joint species distribution modelling with the R-package Hmsc. *Methods in Ecology and Evolution* 11(3): 442-447.
- Urretavizcaya, M.F., Defossé, G.E. 2004. Soil seed bank of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizarri related to different degrees of fire disturbance in two sites of southern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 187: 361-372.
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E., Kreft, H. et al. 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525: 100.
- Van Kleunen, M., Weber, E., Fischer, M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13: 235-245.
- Vannette, R.L., Fukami, T. 2014. Historical contingency in species interactions: towards niche-based predictions. *Ecology Letters* 17: 115-124.
- Varela, S.A., Gobbi, M.E., Laos, F. 2006. Banco de semillas de un bosque quemado de *Nothofagus pumilio*: efecto de la aplicación de compost de biosólidos. *Ecología Austral* 16: 63-78.

- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J. et al. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702-708.
- Von Holle, B., Joseph, K.A., Largay, E.F., Lohnes, R.G. 2006. Facilitations between the introduced nitrogen-fixing tree, *Robinia pseudoacacia*, and nonnative plant species in the glacial outwash upland ecosystem of Cape Cod, MA. *Biodiversity and Conservation* 15: 2197-2215.
- Wainwright, C.E., Cleland, E.E. 2013. Exotic species display greater germination plasticity and higher germination rates than native species across multiple cues. *Biological Invasions* 15: 2253-2264.
- Wainwright, C.E., Wolkovich, E.M., Cleland, E.E. 2012. Seasonal priority effects: implications for invasion and restoration in a semi-arid system. *Journal of Applied Ecology* 49: 234-241.
- Wardle, D.A., Peltzer, D.A. 2017. Impacts of invasive biota in forest ecosystems in an aboveground–belowground context. *Biological Invasions* 19: 3301-3316.
- Weidlich, E., Nelson, C.R., Maron, J.L., Callaway, R.M., Delory, B.M., Temperton, V.M. 2020. Priority effects and ecological restoration. *PrePrint*.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution* 5: 360-364.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Williams, P. 1981. Aspects of the ecology of broom (*Cytisus scoparius*) in Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 19: 31-43.
- Wilsey, B.J., Barber, K., Martin, L.M. 2015. Exotic grassland species have stronger priority effects than natives regardless of whether they are cultivated or wild genotypes. *New Phytologist* 205: 928-937.
- Wilsey, B.J., Daneshgar, P.P., Polley, H.W. 2011. Biodiversity, phenology and temporal niche differences between native-and novel exotic-dominated grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 265-276.
- Wisz, M., Pottier, J., Kissling, W., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C., Dormann, C. et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88: 15-30.

- Wolkovich, E.M., Cleland, E.E. 2011. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 287-294.
- Wootton, J.T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 443-466.
- Wundrow, E.J., Carrillo, J., Gabler, C.A., Horn, K.C., Siemann, E. 2012. Facilitation and competition among invasive plants: a field experiment with alligatorweed and water hyacinth. *PLOS ONE* 7 (10): 1-8.
- Yannelli, F.A., MacLaren, C., Kollmann, J. 2020. Moving away from limiting similarity during restoration: Timing of arrival and native biomass are better proxies of invasion suppression in grassland communities. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 238.
- Young, T.P., Stuble, K.L., Balachowski, J.A., Werner, C.M. 2017. Using priority effects to manipulate competitive relationships in restoration. *Restoration Ecology* 25: S114-S123.
- Young, T.P., Zefferman, E.P., Vaughn, K.J., Fick, S. 2015. Initial success of native grasses is contingent on multiple interactions among exotic grass competition, temporal priority, rainfall and site effects. *AoB Plants* 7: 1-9.
- Zarnetske, P.L., Gouhier, T.C., Hacker, S.D., Seabloom, E.W., Bokil, V.A. 2013. Indirect effects and facilitation among native and non-native species promote invasion success along an environmental stress gradient. *Journal of Ecology* 101: 905-915.
- Zavaleta, E., Pasari, J., Moore, J., Hernandez, D., Suttle, K.B., Wilmers, C.C. 2009. Ecosystem responses to community disassembly. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162: 311-333.
- Zavaleta, E.S., Hobbs, R.J., Mooney, H.A. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 454-459.
- Zefferman, E., Stevens, J.T., Charles, G.K., Dunbar-Irwin, M., Emam, T., Fick, S., Morales, L.V. et al. 2015. Plant communities in harsh sites are less invaded: a summary of observations and proposed explanations. *AoB Plants* 7: .
- Zenni, R.D., da Cunha, W.L., Musso, C., de Souza, J.V., Nardoto, G.B., Miranda, H.S. 2020. Synergistic impacts of co-occurring invasive grasses cause persistent effects in the soil-plant system after selective removal. *Functional Ecology*.
- Zimmermann, H., Ritz, C.M., Hirsch, H., Renison, D., Wesche, K., Hensen, I. 2010. Highly reduced genetic diversity of *Rosa rubiginosa* L. populations in the invasive range. *International Journal of Plant Sciences* 171: 435-446.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O., Belgrano, M.J. 2008. *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. Missouri Botanical Garden, St Louis, MI, USA.

- Adler, P.B., HilleRisLambers, J., Levine, J.M. 2007. A niche for neutrality. *Ecology letters* 10: 95-104.
- Allen, E.B., Cox, R.D., Tennant, T., Kee, S.N., Deutschman, D.H. 2005. Landscape restoration in southern California forblands: response of abandoned farmland to invasive annual grass control. *Israel Journal of Plant Sciences* 53: 237-245.
- APN. 1988. *Proyecto de manejo silvicultural para la erradicación gradual de especies forestales exóticas en Isla Victoria*. Acuerdo entre la Administración de Parques Nacionales y la provincia de Río Negro.
- APN. 2020. Sistema de Información de Biodiversidad. Administración de Parques Nacionales. Disponible en: sib.gob.ar [Accedido 1 de septiembre de 2020].
- Araujo, P.I., Austin, A.T. 2015. A shady business: pine afforestation alters the primary controls on litter decomposition along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 103: 1408-1420.
- Aschehoug, E.T., Callaway, R.M. 2015. Diversity increases indirect interactions, attenuates the intensity of competition, and promotes coexistence. *The American Naturalist* 186: 452-459.
- Barrios-Garcia, M.N., Simberloff, D. 2013. Linking the pattern to the mechanism: How an introduced mammal facilitates plant invasions. *Austral Ecology* 38: 884-890.
- Baselga, A., Orme, C.D.L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 808-812.
- Bergstrom, D.M., Lucieer, A., Kiefer, K., Wasley, J., Belbin, L., Pedersen, T.K., Chown, S.L. 2009. Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island. *Journal of Applied Ecology* 46: 73-81.
- Bertness, M.D., Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191-193.
- Bossard, C.C., Rejmanek, M. 1994. Herbivory, growth, seed production, and resprouting of an exotic invasive shrub *Cytisus scoparius*. *Biological Conservation* 67: 193-200.
- Brockerhoff, E.G., Ecroyd, C.E., Leckie, A.C., Kimberley, M.O. 2003. Diversity and succession of adventive and indigenous vascular understorey plants in *Pinus radiata* plantation forests in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 185: 307-326.
- Buckley, Y.M., Catford, J. 2016. Does the biogeographic origin of species matter? Ecological effects of native and non-native species and the use of origin to guide management. *Journal of Ecology* 104: 4-17.

- Buckley, Y.M., Han, Y. 2014. Managing the side effects of invasion control. *Science* 344: 975-976.
- Cabrera, A.L., Willink, A. 1973. *Biogeografía de América latina*. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington DC.
- Cadotte, M.W., Davies, T.J. 2016. *Phylogenies in ecology: a guide to concepts and methods*. Princeton University Press.
- Cadotte, M.W., Tucker, C.M. 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution* 32: 429-437.
- Callaway, R.M., Aschehoug, E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.
- Carter, D.R., Slesak, R.A., Harrington, T.B., Peter, D.H., D'Amato, A.W. 2019. Scotch broom (*Cytisus scoparius*) modifies microenvironment to promote nonnative plant communities. *Biological Invasions* 21: 1055-1073.
- Chase, J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136: 489-498.
- Chase, J.M., Myers, J.A. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2351-2363.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- Cleland, E.E., Larios, L., Suding, K.N. 2013. Strengthening invasion filters to reassemble native plant communities: soil resources and phenological overlap. *Restoration Ecology* 21: 390-398.
- Clements, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24: 252-284.
- Collins, P.W., Latta, B.C., Roemer, G.W. 2009. Does the order of invasive species removal matter? The case of the eagle and the pig. *PLoS ONE* 4: 9.
- Connell, J.H. 1983. Interpreting the results of field experiments: effects of indirect interactions. *Oikos* 41: 290-291.
- Corbin, J.D., D'Antonio, C.M. 2004. Effects of exotic species on soil nitrogen cycling: Implications for restoration. *Weed Technology* 18: 1464-1467.
- Corbin, J.D., D'Antonio, C.M. 2012. Gone but not forgotten? Invasive plants' legacies on community and ecosystem properties. *Invasive Plant Science and Management* 5: 117-124.

- Corbin, J.D., D'Antonio, C.M. 2010. Not novel, just better: competition between native and non-native plants in California grasslands that share species traits. *Plant Ecology* 209: 71-81.
- Crawley, M.J. 2012. *The R Book*. John Wiley & Sons.
- Cuevas, Y.A., Zalba, S.M. 2010. Recovery of Native Grasslands after Removing Invasive Pines. *Restoration Ecology* 18: 711-719.
- Cushman, J.H., Lortie, C.J., Christian, C.E. 2011. Native herbivores and plant facilitation mediate the performance and distribution of an invasive exotic grass. *Journal of Ecology* 99: 524-531.
- Damascos, M., Bran, D., López, C., Ayesa, J., Umana, F. 2004. Invasiveness of *Rosa rubiginosa* in wild areas of Patagonia, Argentine. En IV Southern Connection Conference, Sudáfrica.
- Damascos, M.A., Gallopin, G.G. 1992. Ecología de un arbusto introducido (*Rosa rubiginosa* L.= *Rosa rubiginosa* L.): riesgo de invasión y efectos en las comunidades. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 395-407.
- Damascos, M.A., Ladio, A.H., Rovere, A.E., Ghermandi, L. 2005. Semillas de rosa mosqueta: dispersión y germinación en diferentes bosques nativos andino-patagónicos. *Patagonia Forestal* 11: 2-6.
- Damascos, M.A., Svriz, M. 2012. Especies nativas del bosque de *Austrocedrus chilensis* presentes en los matorrales secundarios de *Rosa rubiginosa* y *Cytisus scoparius* en los alrededores de Bariloche, Villa La Angostura y Truful, sur de Argentina. *Chloris Chilensis*.
- D'Antonio, C.M., Hughes, R.F., Vitousek, P.M. 2001. Factors influencing dynamics of two invasive C4 grasses in seasonally dry Hawaiian woodlands. *Ecology* 82: 89-104.
- D'Antonio, C.M., Ostertag, R., Cordell, S., Yelenik, S. 2017. Interactions among Invasive Plants: Lessons from Hawai'i. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 521-541.
- Davidson, A.M., Jennions, M., Nicotra, A.B. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* 14: 419-431.
- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- De Pietri, D.E. 1992. Alien shrubs in a national park: can they help in the recovery of natural degraded forest? *Biological Conservation* 62: 127-130.
- Dehlin, H., Peltzer, D.A., Allison, V.J., Yeates, G.W., Nilsson, M.-C., Wardle, D.A. 2008. Tree seedling performance and below-ground properties in stands of invasive and native tree species. *New Zealand Journal of Ecology* 31(1): 67-79.

- Delory, B.M., Weidlich, E.W., Kunz, M., Neitzel, J., Temperton, V.M. 2019. The exotic species *Senecio inaequidens* pays the price for arriving late in temperate European grassland communities. *Oecologia* 191: 657-671.
- DeMalach, N., Fukami, T. 2018. Priority effects between annual and perennial plants. *arXiv preprint arXiv:1812.03971*.
- Diaz, S., Hodgson, J., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H., Jalili, A., Montserrat-Marti, G. et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.
- Díaz, S., Settle, J., Brondizio, E., Ngo, H., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A. et al. 2019. The global assessment report on biodiversity and ecosystem services. *The United Nations' Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*.
- Diaz, S., Symstad, A.J., Chapin III, F.S., Wardle, D.A., Huenneke, L.F. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 140-146.
- Dickie, I.A., St John, M.G., Yeates, G.W., Morse, C.W., Bonner, K.I., Orwin, K., Peltzer, D.A. 2014. Belowground legacies of *Pinus contorta* invasion and removal result in multiple mechanisms of invasional meltdown. *AoB Plants* 6: plu056.
- Dickson, T.L., Hopwood, J.L., Wilsey, B.J. 2012. Do priority effects benefit invasive plants more than native plants? An experiment with six grassland species. *Biological Invasions* 14: 2617-2624.
- Drake, J.A. 1991. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *The American Naturalist* 137: 1-26.
- Dyer, A.R., Rice, K.J. 1997. Intraspecific and diffuse competition: the response of *Nassella pulchra* in a California grassland. *Ecological Applications* 7: 484-492.
- Ehrenfeld, J.G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 59-80.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago Press, London, UK.
- Ezcurra, C., Brion, C. 2005. *Plantas del Nahuel Huapi: Catálogo de la Flora Vasculas del Parque Nacional Nahuel Huapi*. Universidad Nacional del Comahue: San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Ferrero, V., Castro, S., Costa, J., Acuña, P., Navarro, L., Loureiro, J. 2013. Effect of invader removal: Pollinators stay but some native plants miss their new friend. *Biological Invasions* 15: 2347-2358.
- Flory, S.L., Bauer, J.T. 2014. Experimental evidence for indirect facilitation among invasive plants. *Journal of Ecology* 102: 12-18.

- Fogarty, G., Facelli, J.M. 1999. Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs. *Plant Ecology* 144: 27-35.
- Franzese, J., Raffaele, E. 2017. Fire as a driver of pine invasions in the Southern Hemisphere: a review. *Biological Invasions* 19: 2237-2246.
- 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: 1015-1027.
- Freckleton, R., Watkinson, A. 2001. Asymmetric competition between plant species. *Functional Ecology* 15: 615-623.
- Fridley, J.D. 2012. Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions. *Nature* 485: 359-362.
- Fukami, T. 2015. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 1-23.
- Funk, J.L. 2013. The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology* 1: doi:10.1093/conphys/cot026.
- Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N., Zavaleta, E.S. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 695-703.
- Funk, J.L., Vitousek, P.M. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446: 1079-1081.
- Galloway, A.D., Holmes, P.M., Gaertner, M., Esler, K.J. 2017. The impact of pine plantations on fynbos above-ground vegetation and soil seed bank composition. *South African Journal of Botany* 113: 300-307.
- Garrett, E.M., Gibson, D.J. 2020. Identifying sustainable grassland management approaches in response to the invasive legume *Lespedeza cuneata*: a functional group approach. *Sustainability* 12: 5951.
- Gelman, A., Hill, J. 2006. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press.
- von Gillhausen, P., Rascher, U., Jablonowski, N.D., Plücker, C., Beierkuhnlein, C., Temperton, V.M. 2014. Priority effects of time of arrival of plant functional groups override sowing interval or density effects: a grassland experiment. *PLOS ONE* 9: e86906.
- Gleason, H.A. 1927. Further views on the succession-concept. *Ecology* 8: 299-326.
- Golivets, M., Wallin, K.F. 2018. Neighbour tolerance, not suppression, provides competitive advantage to non-native plants. *Ecology Letters* 21: 745-759.

- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J. et al. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111-127.
- Grechka, D.A., Berezin, S.B., Emmott, S., Lyutsarev, V., Smith, M.J., Purves, D.W. 2016. Universal, easy access to geotemporal information: FetchClimate. *Ecography* 39: 904-911.
- Grime, J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grman, E., Bassett, T., Brudvig, L.A. 2013. Confronting contingency in restoration: management and site history determine outcomes of assembling prairies, but site characteristics and landscape context have little effect. *Journal of Applied Ecology* 50: 1234-1243.
- Grman, E., Suding, K.N. 2010. Within-year soil legacies contribute to strong priority effects of exotics on native California grassland communities. *Restoration Ecology* 18: 664-670.
- Grove, S., Haubensak, K.A., Parker, I.M. 2012. Direct and indirect effects of allelopathy in the soil legacy of an exotic plant invasion. *Plant Ecology* 213: 1869-1882.
- Grove, S., Parker, I.M., Haubensak, K.A. 2015. Persistence of a soil legacy following removal of a nitrogen-fixing invader. *Biological Invasions* 17: 2621-2631.
- Groves, A.M., Bauer, J.T., Brudvig, L.A. 2020. Lasting signature of planting year weather on restored grasslands. *Scientific Reports* 10: 1-10.
- Groves, A.M., Brudvig, L.A. 2019. Interannual variation in precipitation and other planting conditions impacts seedling establishment in sown plant communities. *Restoration Ecology* 27: 128-137.
- Guido, A., Pillar, V.D. 2017. Invasive plant removal: assessing community impact and recovery from invasion. *Journal of Applied Ecology* 54: 1230-1237.
- Harms, R.S., Hiebert, R.D. 2006. Vegetation response following invasive tamarisk (*Tamarix* spp.) removal and implications for riparian restoration. *Restoration Ecology* 14: 461-472.
- He, Q., Bertness, M.D., Altieri, A.H. 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters* 16: 695-706.
- Henriksson, A., Wardle, D.A., Trygg, J., Diehl, S., Englund, G. 2016. Strong invaders are strong defenders—implications for the resistance of invaded communities. *Ecology Letters* 19: 487-494.

- Herold, J., Anderson, M.R., Bauer, J.T., Borowicz, V., Anderson, R.C. 2011. Comparison of the effect of early and late removal of second-year garlic mustard (*Alliaria petiolata*) on first-year plants and deciduous forest spring and summer dominant herbaceous groundlayer species in central Illinois, USA. *Ecological Restoration* 29: 225-233.
- Herrera, I., Goncalves, E., Pauchard, A., Bustamante, R.O. 2016. *Manual de plantas invasoras de Sudamérica*. IEB Chile, Instituto de Ecología y Biodiversidad.
- Hess, L.J., Austin, A.T. 2014. *Pinus ponderosa* alters nitrogen dynamics and diminishes the climate footprint in natural ecosystems of Patagonia. *Journal of Ecology* 102: 610-621.
- Hess, M.C., Mesléard, F., Buisson, E. 2019. Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecological Engineering* 127: 48-57.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W., Levine, J.M., Mayfield, M.M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 227-248.
- Hirsch, H., Zimmermann, H., Ritz, C.M., Wissemann, V., Wehrden, H. von, Renison, D., Wesche, K. et al. 2011. Tracking the origin of invasive *Rosa rubiginosa* populations in Argentina. *International Journal of Plant Sciences* 172: 530-540.
- Hoelzle, T.B., Jonas, J.L., Paschke, M.W. 2012. Twenty-five years of sagebrush steppe plant community development following seed addition. *Journal of Applied Ecology* 49: 911-918.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Hura, T., Szewczyk-Taranek, B., Hura, K., Nowak, K., Pawłowska, B. 2017. Physiological responses of *Rosa rubiginosa* to saline environment. *Water, Air, & Soil Pollution* 228: 81.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159.
- Hutchinson, G.E. 1957. Population studies—animal ecology and demography—concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Ignace, D.D., Chesson, P. 2014. Removing an invader: Evidence for forces reassembling a Chihuahuan Desert ecosystem. *Ecology* 95: 3203-3212.
- Jauni, M., Gripenberg, S., Ramula, S. 2015. Non-native plant species benefit from disturbance: a meta-analysis. *Oikos* 124: 122-129.
- Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M., León, R.J. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* 5: 047-053.

- Kardol, P., Cornips, N.J., van Kempen, M.M., Bakx-Schotman, J.T., van der Putten, W.H. 2007. Microbe-mediated plant–soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological Monographs* 77: 147-162.
- Kardol, P., Souza, L., Classen, A.T. 2013. Resource availability mediates the importance of priority effects in plant community assembly and ecosystem function. *Oikos* 122: 84-94.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E. et al. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905-2935.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Kellner, K. 2015. *jagsUI: a wrapper around rjags to streamline JAGS analyses*.
- Kettenring, K.M., Adams, C.R. 2011. Lessons learned from invasive plant control experiments: a systematic review and meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 48: 970-979.
- Klironomos, J.N. 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417: 67-70.
- Konlechner, T.M., Hilton, M.J., Lord, J.M. 2015. Plant community response following the removal of the invasive *Lupinus arboreus* in a coastal dune system. *Restoration Ecology* 23: 607-614.
- Koutché, V. 1942. *Estacion forestal de Puerto Achorena, Isla Victoria; su organización y trabajos. Boletín forestal correspondiente al año 1941*. Ministerio de Agricultura, Dirección de Parques Nacionales, Buenos Aires.
- Kraft, N.J., Ackerly, D.D. 2014. Assembly of plant communities. *Ecology and the Environment* 8: 67-88.
- Kruschke, J. 2014. *Doing Bayesian data analysis: A tutorial with R, JAGS, and Stan*. Academic Press.
- Kuebbing, S.E., Bradford, M.A. 2019. The potential for mass ratio and trait divergence effects to explain idiosyncratic impacts of non-native invasive plants on carbon mineralization of decomposing leaf litter. *Functional Ecology* 33: 1156-1171.
- Kuebbing, S.E., Classen, A.T., Simberloff, D. 2014. Two co-occurring invasive woody shrubs alter soil properties and promote subdominant invasive species. *Journal of Applied Ecology* 51: 124-133.
- Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A. 2016. Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. *Nature Plants* 2: 16134.

- Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A. 2015. Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: Patterns, processes, and management implications. *Global Change Biology* 21: 926-934.
- Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A., Simberloff, D. 2013. Current mismatch between research and conservation efforts: the need to study co-occurring invasive plant species. *Biological Conservation* 160: 121-129.
- Kuebbing, S.E., Patterson, C.M., Classen, A.T., Simberloff, D. 2016. Co-occurring nonnative woody shrubs have additive and non-additive soil legacies. *Ecological Applications* 26: 1896-1906.
- Legendre, P., Legendre, L.F. 2012. *Numerical ecology*. Elsevier.
- Leibold, M.A., McPeck, M.A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87: 1399-1410.
- Leishman, M.R., Haslehurst, T., Ares, A., Baruch, Z. 2007. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *New Phytologist* 176: 635-643.
- Lembrechts, J.J., Pauchard, A., Lenoir, J., Nuñez, M.A., Geron, C., Ven, A., Bravo-Monasterio, P. et al. 2016. Disturbance is the key to plant invasions in cold environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 14061-14066.
- Lenda, M., Skórka, P., Knops, J., Żmihorski, M., Gaj, R., Moroń, D., Woyciechowski, M., Tryjanowski, P. 2019. Multispecies invasion reduces the negative impact of single alien plant species on native flora. *Diversity and Distributions* 25: 951-962.
- Levine, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288: 852-854.
- Levine, J.M., Adler, P.B., Yelenik, S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7: 975-989.
- Levine, J.M., Bascompte, J., Adler, P.B., Allesina, S. 2017. Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature* 546: 56-64.
- Levine, J.M., D'Antonio, C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87(1): 15-26.
- Lucero, J.E., Noble, T., Haas, S., Westphal, M., Butterfield, H.S., Lortie, C.J. 2019. The dark side of facilitation: native shrubs facilitate exotic annuals more strongly than native annuals. *NeoBiota* 44: 75.
- MacDougall, A.S., Gilbert, B., Levine, J.M. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609-615.

- Madritch, M.D., Lindroth, R.L. 2009. Removal of invasive shrubs reduces exotic earthworm populations. *Biological Invasions* 11: 663-671.
- Magnoli, S.M., Kleinhesselink, A.R., Cushman, J.H. 2013. Responses to invasion and invader removal differ between native and exotic plant groups in a coastal dune. *Oecologia* 173: 1521-1530.
- Maron, J.L., Connors, P.G. 1996. A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia* 105: 302-312.
- Marushia, R.G., Cadotte, M.W., Holt, J.S. 2010. Phenology as a basis for management of exotic annual plants in desert invasions. *Journal of Applied Ecology* 47: 1290-1299.
- Mason, T., French, K., Jolley, D. 2013. Arrival order among native plant functional groups does not affect invasibility of constructed dune communities. *Oecologia* 173: 557-568.
- McAlpine, K.G., Howell, C.J., Wotton, D.M. 2016. Effects of tree control method, seed addition, and introduced mammal exclusion on seedling establishment in an invasive *Pinus contorta* forest. *New Zealand Journal of Ecology* 40: 302-309.
- Mitchell, C.E., Agrawal, A.A., Bever, J.D., Gilbert, G.S., Hufbauer, R.A., Klironomos, J.N., Maron, J.L. et al. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740.
- 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: 1833-1839.
- Mwangi, P.N., Schmitz, M., Scherber, C., Roscher, C., Schumacher, J., Scherer-Lorenzen, M., Weisser, W.W., Schmid, B. 2007. Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities. *Journal of Ecology* 95: 65-78.
- Northfield, T.D., Laurance, S.G., Mayfield, M.M., Paine, D.R., Snyder, W.E., Stouffer, D.B., Wright, J.T., Lach, L. 2018. Native turncoats and indirect facilitation of species invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20171936.
- Núñez, M.A., Chiuffo, M.C., Torres, A., Paul, T., Dimarco, R.D., Raal, P., Policelli, N. et al. 2017. Ecology and management of invasive Pinaceae around the world: progress and challenges. *Biological Invasions* 19: 3099-3120.
- Núñez, M.A., Dickie, I.A. 2014. Invasive belowground mutualists of woody plants. *Biological Invasions* 16: 645-661.
- Núñez, M.A., Raffaele, E. 2007. Afforestation causes changes in post-fire regeneration in native shrubland communities of northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 18: 827-834.

- Nuñez, M.A., Relva, M.A., Simberloff, D. 2008. Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina. *Austral Ecology* 33: 317-323.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'hara, R., Simpson, G. et al. 2013. *Community ecology package*.
- Oliva, G., González, L., Rial, P., Livraghi, E. 2001. El ambiente en la Patagonia Austral. En *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral*, pp. 17-80. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA Santa Cruz.
- Ovaskainen, O., Abrego, N. 2020. *Joint Species Distribution Modelling: With Applications in R*. Cambridge University Press.
- Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Guillaume Blanchet, F., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T., Abrego, N. 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters* 20: 561-576.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J.R., Oakley, L.J., Biganzoli, F., Tognetti, P.M., Barberis, I.M., Maturo, H.M. et al. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28(1): 40-63.
- Paritsis, J., Landesmann, J.B., Kitzberger, T., Tiribelli, F., Sasal, Y., Quintero, C., Dimarco, R.D. et al. 2018. Pine plantations and invasion alter fuel structure and potential fire behavior in a Patagonian forest-steppe ecotone. *Forests* 9: 117.
- Parker, I.M. 2000. Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: a matrix model approach. *Ecological Applications* 10: 726-743.
- Paruelo, J.M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O.E., Golluscio, R.A. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 085-101.
- Pauchard, A., Alaback, P.B. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management* 223: 327-335.
- Pawson, S.M., Ecroyd, C.E., Seaton, R., Shaw, W.B., Brockerhoff, E.G. 2010. New Zealand's exotic plantation forests as habitats for threatened indigenous species. *New Zealand Journal of Ecology* 34: 342-355.
- de Paz, M., Gobbi, M.E., Raffaele, E., Buamscha, M.G. 2017. Litter decomposition of woody species in shrublands of NW Patagonia: how much do functional groups and microsite conditions influence decomposition? *Plant Ecology* 218: 699-710.
- Pearson, D.E., Ortega, I.K., Özkan, E., Hierro, J.L. 2018. Community assembly theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 33: 313-325.

- Pearson, D.E., Ortega, Y.K., Runyon, J.B., Butler, J.L. 2016. Secondary invasion: the bane of weed management. *Biological Conservation* 197: 8-17.
- 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: 1296-1305.
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B.E., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B. et al. 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31: 444-457.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R.C. 2007. Linear and nonlinear mixed effects models. *R package version 3*: 1-89.
- Poch, T.J., Simonetti, J.A. 2013. Insectivory in *Pinus radiata* plantations with different degree of structural complexity. *Forest Ecology and Management* 304: 132-136.
- Prasad, A., Ratnam, J., Sankaran, M. 2018. Rainfall and removal method influence eradication success for *Lantana camara*. *Biological Invasions* 20: 3399-3407.
- Prior, K.M., Adams, D.C., Klepzig, K.D., Hulcr, J. 2018. When does invasive species removal lead to ecological recovery? Implications for management success. *Biological Invasions* 20: 267-283.
- Puntieri, J.G., Gómez, I.A. 1988. Análisis del crecimiento vegetativo del amancay (*Alstroemeria aurantiaca* D Don) en dos poblaciones naturales. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 177-185.
- van der Putten, W.H., Bradford, M.A., Pernilla Brinkman, E., van de Voorde, T.F., Veen, G. 2016. Where, when and how plant–soil feedback matters in a changing world. *Functional Ecology* 30: 1109-1121.
- Qian, H., Jin, Y. 2015. An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology* 9: 233-239.
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3. 6. 3.
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3. 4. 3.
- Raffaele, E., Gobbi, M. 1996. Seed bank composition and variability in *Austrocedrus chilensis* forest sites in Patagonia, Argentina. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 22: 59-72.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Modrzyński, J., Mrozinski, P., Hobbie, S.E., Eissenstat, D.M., Chorover, J. et al. 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology letters* 8: 811-818.

- Reinhart, K.O., Callaway, R.M. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170: 445-457.
- Reynolds, P.L., Glanz, J., Yang, S., Hann, C., Couture, J., Grosholz, E. 2017. Ghost of invasion past: legacy effects on community disassembly following eradication of an invasive ecosystem engineer. *Ecosphere* 8: e01711.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J., Pigliucci, M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9: 981-993.
- Sample, M., Aslan, C.E., Policelli, N., Sanford, R.L., Nielsen, E., Nuñez, M.A. 2019. Increase in nonnative understorey vegetation cover after nonnative conifer removal and passive restoration. *Austral Ecology* 44: 1384-1397.
- Sanches, M.C., Válio, I. 2002. Seedling growth of climbing species from a southeast Brazilian tropical forest. *Plant Ecology* 159: 51-59.
- Sapsford, S.J., Brandt, A.J., Davis, K.T., Peralta, G., Dickie, I.A., Gibson, R.D., Green, J.L. et al. 2020. Towards a framework for understanding the context dependence of impacts of non-native tree species. *Functional Ecology* 34: 944-955.
- Seabloom, E.W., Harpole, W.S., Reichman, O., Tilman, D. 2003. Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 13384-13389.
- Shea, K., Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 170-176.
- Sheppard, A.W., Hodge, P., Paynter, Q., Rees, M. 2002. Factors affecting invasion and persistence of broom *Cytisus scoparius* in Australia. *Journal of Applied Ecology* 721-734.
- Sheppard, C.S., Carboni, M., Essl, F., Seebens, H., DivGrass Consortium, Thuiller, W. 2018. It takes one to know one: Similarity to resident alien species increases establishment success of new invaders. *Diversity and Distributions* 24: 680-691.
- Simberloff, D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9: 912-919.
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F. et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 58-66.
- Simberloff, D., Relva, M.A., Nuñez, M. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions* 4: 35-53.
- Simberloff, D., Relva, M.A., Nuñez, M.A. 2003. Introduced species and management of a *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Environmental Management* 31: 0263-0275.

- Simberloff, D., Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Sorte, C.J., Ibáñez, I., Blumenthal, D.M., Molinari, N.A., Miller, L.P., Grosholz, E.D., Diez, J.M. et al. 2013. Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance. *Ecology Letters* 16: 261-270.
- Stan Development Team. 2020. *RStan: the R interface to Stan*. R package version 2.19.3.
- Stohlgren, T.J., Barnett, D.T., Jarnevich, C.S., Flather, C., Kartesz, J. 2008. The myth of plant species saturation. *Ecology Letters* 11: 313-322.
- Stohlgren, T.J., Barnett, D.T., Kartesz, J.T. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 11-14.
- Stone, C.P., Cuddihy, L.W., Tunison, J.T. 1992. Responses of Hawaiian ecosystems to removal of feral pigs and goats. En *Alien plant invasions in native ecosystems of Hawaii*, pp. 666-704. Cooperative National Park Resources Studies Unit, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- Stuble, K.L., Fick, S.E., Young, T.P. 2017. Every restoration is unique: testing year effects and site effects as drivers of initial restoration trajectories. *Journal of Applied Ecology* 54: 1051-1057.
- Stuble, K.L., Souza, L. 2016. Priority effects: natives, but not exotics, pay to arrive late. *Journal of Ecology* 104: 987-993.
- Suarez, M.L., Kitzberger, T. 2010. Differential effects of climate variability on forest dynamics along a precipitation gradient in northern Patagonia. *Journal of Ecology* 98: 1023-1034.
- Suding, K., Higgs, E., Palmer, M., Callicott, J.B., Anderson, C.B., Baker, M., Gutrich, J.J. et al. 2015. Committing to ecological restoration. *Science* 348: 638-640.
- Suding, K.N., Stanley Harpole, W., Fukami, T., Kulmatiski, A., MacDougall, A.S., Stein, C., van der Putten, W.H. 2013. Consequences of plant–soil feedbacks in invasion. *Journal of Ecology* 101: 298-308.
- Svriz, M., Damascos, M.A., Zimmermann, H., Hensen, I. 2013. The exotic shrub *Rosa rubiginosa* as a nurse plant. Implications for the restoration of disturbed temperate forests in Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 289: 234-242.
- Temperton, V.M., Baasch, A., von Gillhausen, P., Kirmer, A. 2016. Assembly theory for restoring ecosystem structure and functioning: timing is everything? En *Foundations of Restoration Ecology*, pp. 245-270. Springer.
- Thompson, P.L., Guzman, L.M., De Meester, L., Horváth, Z., Ptacnik, R., Vanschoenwinkel, B., Viana, D.S., Chase, J. 2020. A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology Letters* 23: 832170.

- Tikhonov, G., Opedal, Ø.H., Abrego, N., Lehtikoinen, A., de Jonge, M.M., Oksanen, J., Ovaskainen, O. 2020. Joint species distribution modelling with the R-package Hmsc. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Torres, A., Alarcón, P., Rodríguez-Cabal, M., Nuñez, M. 2018. Secondary invasions hinder the recovery of native communities after the removal of nonnative pines along a precipitation gradient in Patagonia. *Forests* 9: 394.
- Urretavizcaya, M.F., Defossé, G.E. 2004. Soil seed bank of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizarri related to different degrees of fire disturbance in two sites of southern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 187: 361-372.
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E., Kreft, H. et al. 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525: 100.
- Van Kleunen, M., Weber, E., Fischer, M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13: 235-245.
- Vannette, R.L., Fukami, T. 2014. Historical contingency in species interactions: towards niche-based predictions. *Ecology Letters* 17: 115-124.
- Varela, S.A., Gobbi, M.E., Laos, F. 2006. Banco de semillas de un bosque quemado de *Nothofagus pumilio*: efecto de la aplicación de compost de biosólidos. *Ecología Austral* 16: 63-78.
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J. et al. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702-708.
- Von Holle, B., Joseph, K.A., Largay, E.F., Lohnes, R.G. 2006. Facilitations between the introduced nitrogen-fixing tree, *Robinia pseudoacacia*, and nonnative plant species in the glacial outwash upland ecosystem of Cape Cod, MA. *Biodiversity and Conservation* 15: 2197-2215.
- Wainwright, C.E., Cleland, E.E. 2013. Exotic species display greater germination plasticity and higher germination rates than native species across multiple cues. *Biological Invasions* 15: 2253-2264.
- Wainwright, C.E., Wolkovich, E.M., Cleland, E.E. 2012. Seasonal priority effects: implications for invasion and restoration in a semi-arid system. *Journal of Applied Ecology* 49: 234-241.
- Wardle, D.A., Peltzer, D.A. 2017. Impacts of invasive biota in forest ecosystems in an aboveground–belowground context. *Biological Invasions* 19: 3301-3316.
- Weidlich, E., Nelson, C.R., Maron, J.L., Callaway, R.M., Delory, B.M., Temperton, V.M. 2020. Priority effects and ecological restoration. *PrePrint*.

- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution* 5: 360-364.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Williams, P. 1981. Aspects of the ecology of broom (*Cytisus scoparius*) in Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 19: 31-43.
- Wilsey, B.J., Barber, K., Martin, L.M. 2015. Exotic grassland species have stronger priority effects than natives regardless of whether they are cultivated or wild genotypes. *New Phytologist* 205: 928-937.
- Wilsey, B.J., Daneshgar, P.P., Polley, H.W. 2011. Biodiversity, phenology and temporal niche differences between native-and novel exotic-dominated grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 265-276.
- Wisz, M., Pottier, J., Kissling, W., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C., Dormann, C. et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88: 15-30.
- Wolkovich, E.M., Cleland, E.E. 2011. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 287-294.
- Wootton, J.T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 443-466.
- Wundrow, E.J., Carrillo, J., Gabler, C.A., Horn, K.C., Siemann, E. 2012. Facilitation and competition among invasive plants: a field experiment with alligatorweed and water hyacinth. *PLOS ONE* 7 (10): 1-8.
- Yannelli, F.A., MacLaren, C., Kollmann, J. 2020. Moving away from limiting similarity during restoration: Timing of arrival and native biomass are better proxies of invasion suppression in grassland communities. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 238.
- Young, T.P., Stuble, K.L., Balachowski, J.A., Werner, C.M. 2017. Using priority effects to manipulate competitive relationships in restoration. *Restoration Ecology* 25: S114-S123.
- Young, T.P., Zefferman, E.P., Vaughn, K.J., Fick, S. 2015. Initial success of native grasses is contingent on multiple interactions among exotic grass competition, temporal priority, rainfall and site effects. *AoB Plants* 7: 1-9.

- Zarnetske, P.L., Gouhier, T.C., Hacker, S.D., Seabloom, E.W., Bokil, V.A. 2013. Indirect effects and facilitation among native and non-native species promote invasion success along an environmental stress gradient. *Journal of Ecology* 101: 905-915.
- Zavaleta, E., Pasari, J., Moore, J., Hernandez, D., Suttle, K.B., Wilmers, C.C. 2009. Ecosystem responses to community disassembly. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162: 311-333.
- Zavaleta, E.S., Hobbs, R.J., Mooney, H.A. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 454-459.
- Zefferman, E., Stevens, J.T., Charles, G.K., Dunbar-Irwin, M., Emam, T., Fick, S., Morales, L.V. et al. 2015. Plant communities in harsh sites are less invaded: a summary of observations and proposed explanations. *AoB Plants* 7: .
- Zenni, R.D., da Cunha, W.L., Musso, C., de Souza, J.V., Nardoto, G.B., Miranda, H.S. 2020. Synergistic impacts of co-occurring invasive grasses cause persistent effects in the soil-plant system after selective removal. *Functional Ecology*.
- Zimmermann, H., Ritz, C.M., Hirsch, H., Renison, D., Wesche, K., Hensen, I. 2010. Highly reduced genetic diversity of *Rosa rubiginosa* L. populations in the invasive range. *International Journal of Plant Sciences* 171: 435-446.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O., Belgrano, M.J. 2008. *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. Missouri Botanical Garden, St Louis, MI, USA.

APÉNDICES

Apéndices Capítulo 2

Apéndice 2. 1. Ubicación de los sitios.

Coordenadas, precipitación media anual (mm) y años transcurridos desde la remoción de los pinos (edad de la tala).

Sitio	Latitud (S)	Longitud (O)	Altitud (m)	Precipitación media (mm/año)	Edad tala (año)
AA 1	39°18'49.48"	70°59'49.03"	1577	648	3
AA 2	39°18'33.43"	70°58'36.52"	1437	619	2
AMU 1	41°13'26.70"	71°24'29.70"	937	973	2
AMU 2	41°13'21.87"	71°24'32.31"	935	995	6
AMU 3	41°13'27.35"	71°24'33.58"	965	983	4
CF	41°34'56.16"	71°31'9.71"	571	1265	3
CON 1	41° 8'37.00"	71°15'12.90"	863	863	4.5
CON 2	41° 8'54.30"	71°14'54.20"	875	876	3
MC	41°12'43.70"	71°13'35.00"	961	805	8
PM	40°58'39.43"	71°31'29.96"	808	1181	5
QQ2	40° 9'5.48"	71°35'30.22"	772	1274	5
QQ3	40° 9'33.05"	71°33'11.22"	663	1262	3.5
SJ 1	40°29'43.70"	71°12'21.70"	863	846	4
SJ 2	40°29'33.28"	71°11'13.40"	874	824	7.5
SJ 3	40°29'44.00"	71°10'57.90"	855	827	6
VM	41°21'8.00"	71°31'6.81"	875	1216	ns

Apéndice 2. 2. Lista de especies.

Nombre, origen y forma de vida de las especies registradas a escala regional.

Especie	Origen	Forma de vida
<i>Acaena ovalifolia</i>	nativa	hierba perenne
<i>Acaena pinnatifida</i>	nativa	hierba perenne
<i>Acaena splendens</i>	nativa	hierba perenne
<i>Acer pseudoplatanus o platanoides</i>	no-nativa	árbol perenne
<i>Adenocaulon chilense</i>	nativa	hierba perenne
<i>Adesmia boronioides</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Agrostis gigantea</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Alstroemeria aurea</i>	nativa	hierba perenne
<i>Amelichloa brevipes</i>	nativa	hierba perenne
<i>Anemone multifida</i>	nativa	hierba perenne
<i>Apera interrupta</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	no-nativa	hierba anual o bianual
<i>Aristotelia chilensis</i>	nativa	arbusto o árbol perenne
<i>Austrocedrus chilensis</i>	nativa	árbol perenne
<i>Avena sativa var. sativa</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Azara microphylla</i>	nativa	arbusto o arbolito perenne
<i>Azorella prolifera</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Baccharis melanopotamica</i>	nativa	subarbusto perenne
<i>Baccharis rhomboidalis</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Baccharis rufescens var. vetanicola</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Balbisia gracilis</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Berberis darwinii</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Berberis microphylla</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Berberis trigona</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Bromus catharticus</i>	nativa	hierba indefinido
<i>Bromus coloratus</i>	nativa	hierba perenne
<i>Bromus setifolius</i>	nativa	hierba perenne
<i>Bromus tectorum</i>	no-nativa	hierba anual

<i>Carduus thoermeri</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Cerastium arvense</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Chusquea culeou</i>	nativa	hierba subleñosa perenne
<i>Cirsium vulgare</i>	no-nativa	hierba anual o bianual
<i>Claytonia perfoliata</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Colletia hystrix</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Collomia biflora</i>	nativa	hierba anual
<i>Conium maculatum</i>	no-nativa	hierba anual o bianual
<i>Conyza boelckeii</i>	nativa	subarbusto perenne
<i>Conyza lechleri</i>	nativa	hierba anual
<i>Crataegus monogyna</i>	no-nativa	árbol perenne
<i>Crepis aff. capillaris</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Crepis aff. setosa</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Crinodendron patagua</i>	nativa	árbol perenne
<i>Cynoglossum creticum</i>	no-nativa	hierba bianual
<i>Cytisus scoparius</i>	no-nativa	arbusto perenne
<i>Dactylis glomerata</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	nativa	árbol perenne
<i>Diostea juncea</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Diplolepis diemii</i>	nativa	enredadera perenne
<i>Elymus magellanicus</i>	nativa	hierba perenne
<i>Embothrium coccineum</i>	nativa	arbusto o árbol perenne
<i>Ephedra chilensis</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Epilobium brachycarpum</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Erodium cicutarium</i>	no-nativa	hierba anual o bianual
<i>Euphorbia hieronymi</i>	nativa	hierba perenne
<i>Fabiana imbricata</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Festuca cabreræ</i>	nativa	hierba perenne
<i>Festuca magellanica</i>	nativa	hierba perenne
<i>Festuca pallescens</i>	nativa	hierba perenne
<i>Festuca purpuracens</i>	nativa	hierba perenne
<i>Festuca rubra</i>	no-nativa	hierba perenne

<i>Galium hypocarpium</i>	nativa	hierba perenne
<i>Galium richardianum</i>	nativa	hierba anual
<i>Gamochaeta americana</i>	nativa	hierba bianual o perenne
<i>Gamochaeta neuquensis</i>	nativa	hierba perenne
<i>Gaultheria mucronata</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Gavilea sp.</i>	nativa	hierba perenne
<i>Geranium magellanicum</i>	nativa	hierba perenne
<i>Heliotropium paronychioides</i>	nativa	hierba anual
<i>Holcus lanatus</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Hordeum comosum</i>	nativa	hierba perenne
<i>Hypochaeris aff. microcephala</i>	nativa	hierba perenne
<i>Hypochaeris patagonica</i>	nativa	hierba perenne
<i>Hypochaeris radicata</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Lactuca serriola</i>	no-nativa	hierba anual o bianual
<i>Lathyrus magellanicus</i>	nativa	hierba o enredadera perenne
<i>Loasa bergii</i>	nativa	hierba perenne
<i>Lomatia hirsuta</i>	nativa	árbol perenne
<i>Luma apiculata</i>	nativa	arbusto o árbol perenne
<i>Lupinus sp</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Maytenus boaria</i>	nativa	árbol perenne
<i>Maytenus disticha</i>	nativa	arbusto o subarbusto
<i>Medicago lupulina</i>	no-nativa	hierba anual o bianual
<i>Montiopsis aff. gayana</i>	nativa	hierba perenne
<i>Mutisia decurrens</i>	nativa	subarbusto perenne
<i>Mutisia spinosa</i>	nativa	subarbusto perenne
<i>Myoschilos oblongum</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Nassauvia aculeata</i>	nativa	hierba o arbusto perenne
<i>Nassauvia juniperina</i>	nativa	hierba perenne
<i>Nothofagus alpina</i>	nativa	árbol perenne
<i>Nothofagus antarctica</i>	nativa	árbol perenne
<i>Nothofagus dombeyi</i>	nativa	árbol perenne
<i>Nothofagus obliqua</i>	nativa	árbol perenne

<i>Ochetophila trinervis</i>	nativa	arbusto o árbol perenne
<i>Osmorhiza chilensis</i>	nativa	hierba perenne
<i>Oxalis corniculata</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Oxalis valdiviense</i>	nativa	hierba perenne
<i>Pappostipa speciosa</i>	nativa	hierba perenne
<i>Phacelia secunda</i>	nativa	hierba o subarbusto perenne
<i>Pinus contorta var. Murrayana</i>	no-nativa	árbol perenne
<i>Pinus ponderosa</i>	no-nativa	árbol perenne
<i>Pinus sp.</i>	no-nativa	árbol perenne
<i>Plantago lanceolata</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Poa compressa</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Potentilla vesca</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Prunella vulgaris</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Prunus avium</i>	no-nativa	árbol perenne
<i>Prunus sp.</i>	no-nativa	árbol perenne
<i>Pseudognaphalium viravira</i>	nativa	hierba perenne
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	no-nativa	árbol perenne
<i>Quinchamalium chilense</i>	nativa	hierba perenne
<i>Rhodophiala mendocina</i>	nativa	hierba perenne
<i>Ribes magellanicum</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Rosa rubiginosa</i>	no-nativa	arbusto perenne
<i>Rumex acetosella</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Schinus patagonicus</i>	nativa	arbusto o arbolito perenne
<i>Senecio argyreus</i>	nativa	subarbusto perenne
<i>Senecio bracteolatus</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Senecio sylvaticus</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Solanum valdiviense</i>	nativa	arbusto perenne
<i>Solidago chilensis</i>	nativa	hierba perenne
<i>Stellaria media</i>	no-nativa	hierba anual
<i>Taraxacum officinale</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Tragopogon dubius</i>	no-nativa	hierba anual o bianual
<i>Trifolium pratense</i>	no-nativa	hierba perenne

<i>Trifolium repens</i>	no-nativa	hierba perenne
<i>Trisetum spicatum</i>	nativa	hierba perenne
<i>Uncinia tenuis</i>	nativa	hierba perenne
<i>Verbascum thapsus</i>	no-nativa	hierba bianual
<i>Vicia nigricans</i>	nativa	hierba perenne
<i>Viola reichei</i>	nativa	hierba perenne

Apéndice 2. 3. Cobertura media por uso del suelo.

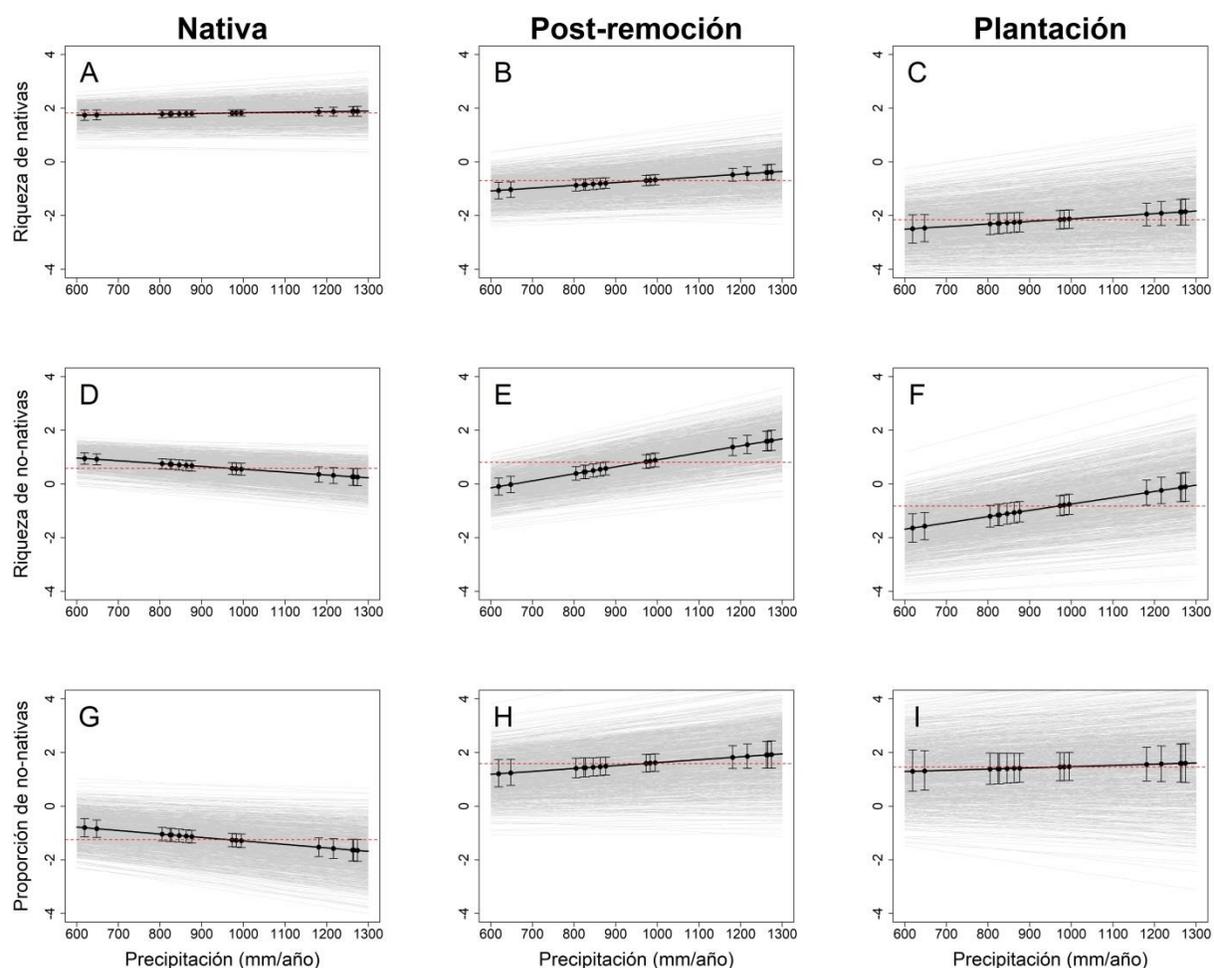
Cobertura media (%) total y de cada forma de vida (hierbas perennes, hierbas anuales, arbustos y árboles) para cada uso de suelo en cada sitio.

Sitio	Tipo de uso	Precipitación (mm/año)	Total	Hierbas perennes	Hierbas anuales	Arbustos	Árboles
AA2	Nativa	619	79.1	25.9	0.0	53.2	0.0
AA2	Plantación	619	1.3	0.3	0.0	0.0	1.0
AA2	Post-remoción	619	15.5	0.9	0.2	1.7	12.8
AA1	Nativa	648	70.4	0.0	0.0	10.8	59.7
AA1	Plantación	648	3.2	1.2	0.0	2.0	0.0
AA1	Post-remoción	648	0.5	0.5	0.0	0.0	0.0
MC	Nativa	805	117.4	30.5	15.6	25.5	45.8
MC	Plantación	805	0.3	0.0	0.0	0.0	0.3
MC	Post-remoción	805	31.8	20.8	9.1	1.7	0.3
SJ2	Nativa	824	65.3	10.4	3.6	28.5	22.8
SJ2	Plantación	824	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
SJ2	Post-remoción	824	59.4	28.8	0.3	0.0	30.4
SJ3	Nativa	827	33.5	5.5	3.1	20.7	4.3
SJ3	Plantación	827	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0
SJ3	Post-remoción	827	52.8	42.5	8.7	0.0	1.7
SJ1	Nativa	846	108.3	24.2	37.4	31.3	15.4
SJ1	Plantación	846	2.0	0.0	0.0	0.7	1.3
SJ1	Post-remoción	846	27.6	16.1	1.1	0.0	10.4
CON1	Nativa	863	67.3	10.8	10.0	5.8	40.7
CON1	Plantación	863	3.0	0.0	0.0	0.3	2.7
CON1	Post-remoción	863	62.3	10.3	48.1	0.5	3.5
CON2	Nativa	876	66.5	10.1	1.1	50.4	4.8

CON2	Plantación	876	2.2	1.4	0.0	0.0	0.9
CON2	Post-remoción	876	52.6	19.0	16.8	2.1	14.8
AMU1	Nativa	973	106.3	27.8	0.3	24.3	53.8
AMU1	Plantación	973	45.7	2.4	0.9	0.1	42.3
AMU1	Post-remoción	973	20.7	2.5	17.8	0.0	0.4
AMU3	Nativa	983	96.3	11.3	3.6	18.0	63.4
AMU3	Plantación	983	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
AMU3	Post-remoción	983	108.1	8.9	41.3	1.7	56.2
AMU2	Nativa	995	97.6	7.6	0.6	25.5	63.9
AMU2	Plantación	995	14.9	0.0	0.0	0.0	14.9
AMU2	Post-remoción	995	94.8	0.9	44.1	3.1	46.7
PM	Nativa	1181	20.6	0.0	0.0	6.0	14.4
PM	Plantación	1181	0.3	0.0	0.0	0.0	0.3
PM	Post-remoción	1181	68.2	32.3	17.7	18.2	0.0
VM	Nativa	1216	38.2	23.3	0.3	8.3	6.4
VM	Plantación	1216	9.0	0.1	0.0	0.0	9.0
VM	Post-remoción	1216	65.8	15.5	9.6	3.6	37.2
QQ3	Nativa	1262	111.3	76.8	0.0	0.0	34.5
QQ3	Plantación	1262	3.7	3.4	0.0	0.2	0.1
QQ3	Post-remoción	1262	88.3	17.5	1.1	2.1	67.6
CF	Nativa	1265	56.5	1.0	0.0	1.9	53.5
CF	Plantación	1265	21.5	2.6	0.4	11.7	6.8
CF	Post-remoción	1265	48.4	17.8	20.4	9.0	1.2
QQ2	Nativa	1274	59.5	54.6	0.0	0.0	4.9
QQ2	Plantación	1274	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
QQ2	Post-remoción	1274	99.0	47.3	47.3	3.8	0.6

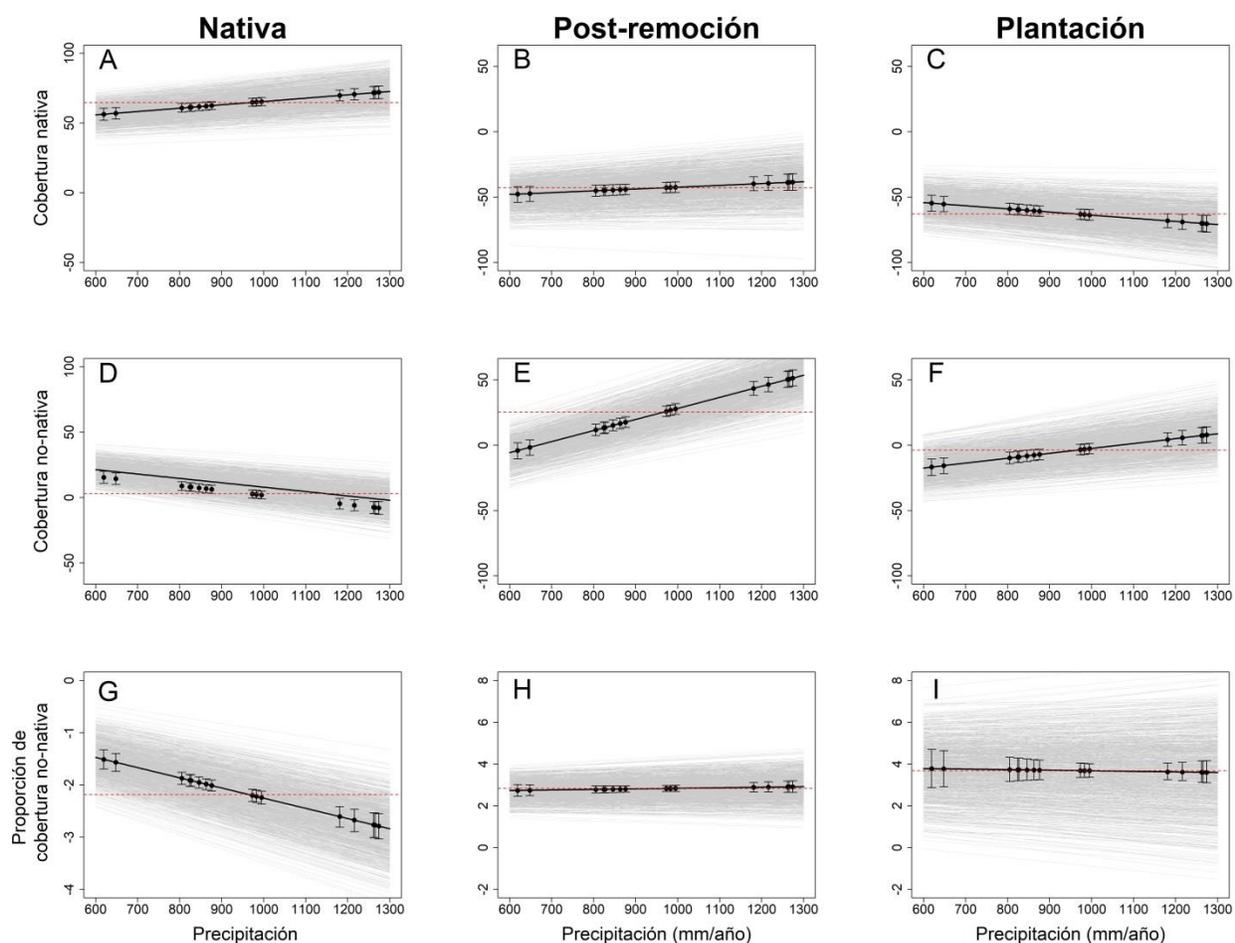
Apéndice 2. 4. Efecto de la precipitación y el uso del suelo sobre la riqueza de especies.

Tamaño del efecto de la riqueza de especies nativas (A-C) y no-nativa (D-F), y de la proporción de especies no-nativa (G-I) en comunidades nativas, post-remoción y plantaciones, para cada nivel de precipitación. Los puntos negros son los parámetros estimados para cada sitio con intervalos de credibilidad del 95% (95 IC). Las líneas negras representan el modelo lineal jerárquico de los parámetros estimados en función de la precipitación. La línea roja es el efecto promedio del tipo de uso del suelo a lo largo del gradiente de precipitación. El tamaño del efecto de las comunidades post-remoción y plantaciones es relativo a la comunidad nativa.



Apéndice 2. 5. Efecto de la precipitación y el uso del suelo sobre la cobertura de especies.

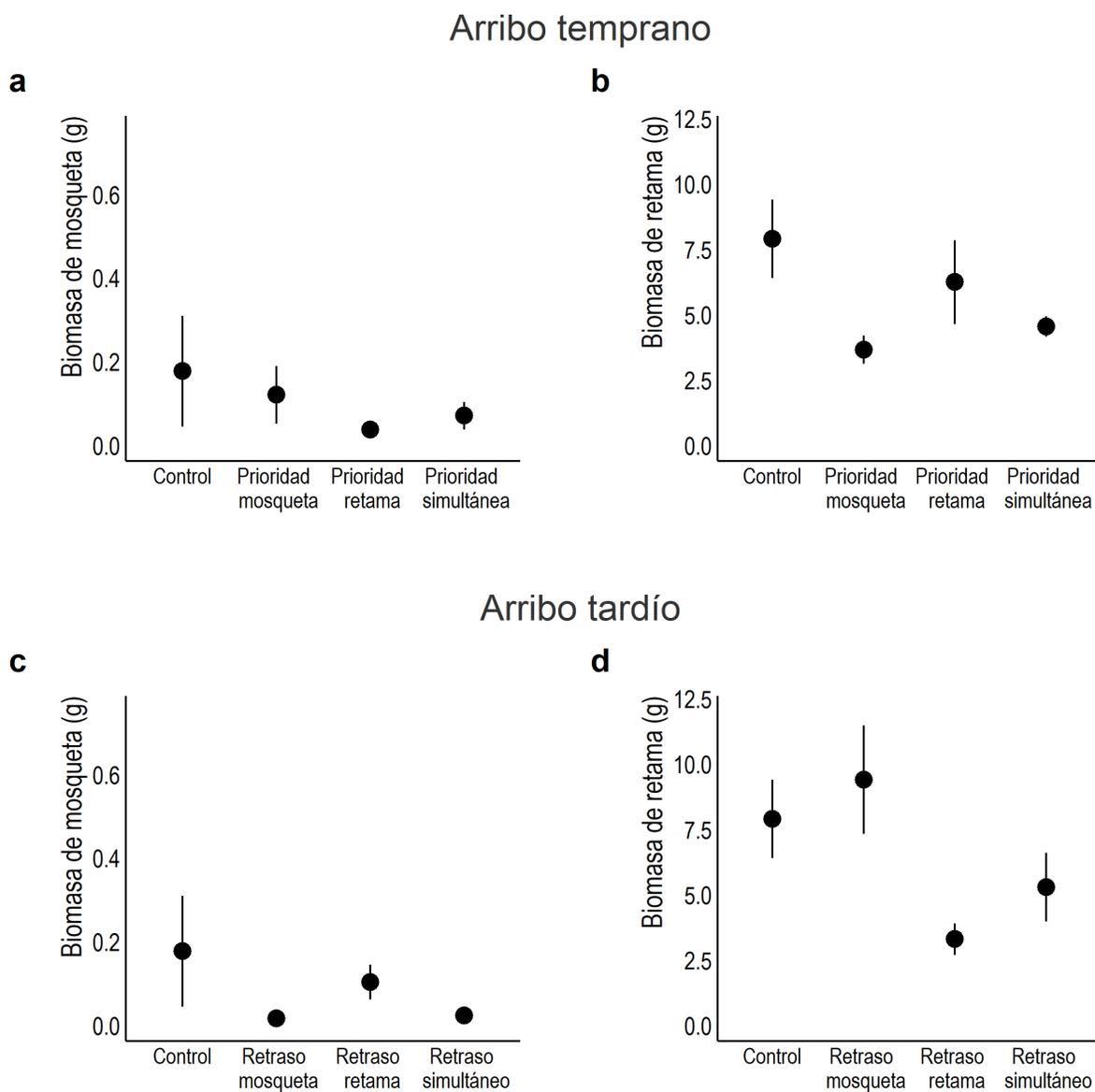
Tamaño del efecto de la cobertura de especies nativas (A-C) y no-nativa (D-F), y de la proporción de cobertura no-nativa (G-I) en comunidades nativas, post-remoción y plantaciones, para cada nivel de precipitación. Los puntos negros son los parámetros estimados para cada sitio con intervalos de credibilidad del 95% (95 IC). Las líneas negras representan el modelo lineal jerárquico de los parámetros estimados en función de la precipitación. La línea roja es el efecto promedio del tipo de uso del suelo. El tamaño del efecto de las comunidades post-remoción y plantaciones es relativo a la comunidad nativa.



Apéndices Capítulo 3

Apéndice 3. 1. Biomasa de especies focales

Biomasa media \pm S.E (g) de mosqueta (a, c) y retama (b, d) en los tratamientos de prioridad (a, b) y de retraso de las especies focales (c, d).



Apéndice 3. 2. Modelo para especies focales tempranas.

Resumen del modelo lineal generalizado para la biomasa de especies focales en función de los tratamientos de llegada temprana.

	Biomasa de mosqueta				Biomasa de retama			
	Est.	S.E.	t-valor	p-valor	Est.	S.E.	t-valor	p-valor
Control	-1.73	0.55	-3.13	0	2.07	0.17	11.89	0.00
Prioridad mosqueta	-0.39	0.78	-0.49	0.62	-0.77	0.25	-3.12	0.00**
Prioridad retama	-1.55	0.8	-1.93	0.06°	-0.23	0.25	-0.93	0.36
Prioridad simultáneo	-0.91	0.78	-1.17	0.25	-0.55	0.25	-2.24	0.03*

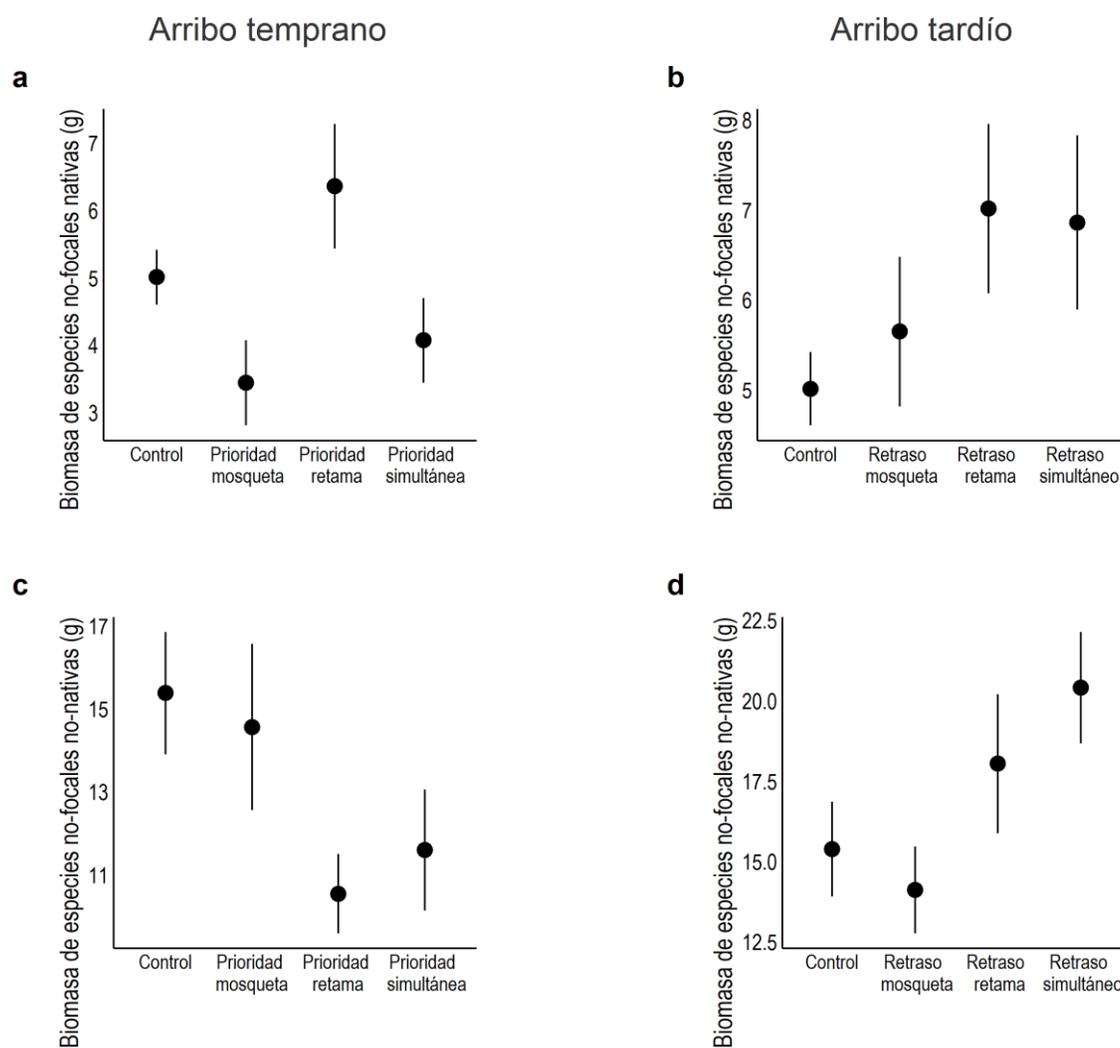
Apéndice 3. 3. Modelo para especies focales tardías.

Resumen del modelo lineal generalizado para la biomasa de especies focales en función de los tratamientos de llegada tardía.

	Biomasa de mosqueta				Biomasa de retama			
	Est.	S.E.	t-valor	p-valor	Est.	S.E.	t-valor	p-valor
Control	-1.73	0.54	-3.22	0	2.07	0.21	9.62	0
Retraso mosqueta	-2.31	0.78	-2.96	0.01*	0.17	0.31	0.56	0.58
Retraso retama	-0.53	0.76	-0.7	0.49	-0.87	0.3	-2.87	0.01**
Retraso simultáneo	-2	0.74	-2.7	0.01*	-0.4	0.3	-1.35	0.19

Apéndice 3. 4. Biomasa de especies no-focales.

Biomasa media \pm S.E (g) de las especies no-focales nativas (a, b) y no-nativas (c, d) en los tratamientos de prioridad de las especies focales (*i.e.* arribo tardío especies no-focales; a, c) y de retraso de las especies focales (*i.e.* arribo temprano de especies no-focales; c, d).



Apéndice 3. 5. Modelo para especies no-focales tardías.

Resumen del modelo lineal generalizado para la biomasa de especies no-focales en función de los tratamientos de llegada temprana de las especies focales (*i.e.* llegada tardía de especies no-focales).

	Biomasa nativa				Biomasa no-nativa			
	Est.	S.E.	t-valor	p-valor	Est.	S.E.	t-valor	p-valor
Control	1.61	0.14	11.17	0.00	2.73	0.11	23.96	0.00
Prioridad mosqueta	-0.38	0.2	-1.84	0.07°	-0.05	0.16	-0.34	0.74
Prioridad retama	0.24	0.21	1.14	0.26	-0.38	0.17	-2.28	0.03*
Prioridad simultáneo	-0.21	0.2	-1.02	0.32	-0.28	0.16	-1.75	0.09°

Apéndice 3. 6. Modelo para especies no-focales tempranas.

Resumen del modelo lineal generalizado para la biomasa de especies no-focales en función de los tratamientos de llegada tardía de las especies focales (*i.e.* llegada temprana de especies no-focales).

	Biomasa nativa				Biomasa no-nativa			
	Est.	S.E.	t-valor	p-valor	Est.	S.E.	t-valor	p-valor
Control	1.61	0.13	12.51	0.00	2.73	0.1	27.39	0.00
Retraso mosqueta	0.12	0.19	0.64	0.53	-0.09	0.14	-0.6	0.55
Retraso retama	0.34	0.18	1.85	0.07°	0.16	0.14	1.13	0.27
Retraso simultáneo	0.31	0.18	1.77	0.09°	0.28	0.14	2.05	0.05*

Apéndices Capítulo 4

Apéndice 4. 1. Modelo de Distribución Conjunta de Especies (JSDM)

Para evaluar la respuesta de la abundancia, medida como la cobertura aérea, de las especies no-focales a los tratamientos de remoción ajusté una regresión beta cero-inflada siguiendo una aproximación de ‘Modelado de Especies Conjuntas’ (*Joint Species Distribution Modeling, JSDM*).

$$p(y_{ji[m]} \vee \psi_{ji[m]}; \theta_{ji[m]}) \begin{cases} \text{si } y_{ji[m]} = 0 \\ (1 - \psi_{ji[m]}) * (y_{ji[m]} \vee \psi_{ji[m]}) \text{si } y_{ji[m]} \in (0,1) \end{cases}$$

La probabilidad de encontrar un valor de cobertura para la especie j en la parcela i ubicada en el sitio m ($p(y_{ji[m]})$) depende del parámetro $\psi_{ji[m]}$ en caso de que esté ausente. Si la especie está presente ($y_{ji[m]} \in (0,1)$), su abundancia depende de una probabilidad de presencia ($\psi_{ji[m]} = 1 - \theta_{ji[m]}$) y de una función de densidad de beta ($(y_{ji[m]} \vee \theta_{ji[m]})$). Esa función de densidad depende de una abundancia esperada ($\theta_{ji[m]}$) y un parámetro de dispersión ($\beta_{ji[m]}$).

La probabilidad de ausencia de las especies varió entre parcelas ubicadas en distintos sitios según:

$$y_{ji[m]} \sim \text{Bern}(\psi_{ji[m]})$$

$$\psi_{ji[m]} = 1 - \theta_{ji[m]}$$

$$\text{logit}(\theta_{ji[m]}) = \beta_{0j} + \beta_{1j} x_m$$

$$x_m = \text{edad de la tala}$$

donde la ausencia observada de la especie j en una parcela i ubicada en el sitio m ($y_{ji[m]}$) viene de una distribución de Bernoulli con una probabilidad esperada ($\mu_{ji[m]}$). La probabilidad alternativa, esto es presencia ($1 - \mu_{ji[m]}$), estuvo modulada por una probabilidad de referencia o intercepto (β_{oj}) y una variable a nivel de sitio: la edad de la tala (*i.e.* el tiempo transcurrido desde la remoción de los pinos, x_m). Dado que todos los sitios se encontraron en la zona central de la Isla Victoria y que compartieron condiciones ambientales y de nivel de disturbio similares, asumí que la edad de la tala fue la principal variable que varía entre los sitios.

Cuando la especie estuvo presente ($y_{ji} \in (0,1)$), su abundancia (cobertura) en la parcela dependió de los tratamientos de remoción según:

$$y_{ji} \sim \text{Beta}(a_{ji}, b_{ji})$$

$$a_{ji} = \mu_{ji} *$$

$$b_{ji} = -\mu_{ji} *$$

$$\text{logit}(\mu_{ji}) = \beta'_{oj} + \sum_{k=1}^K \beta'_{kj} x_k$$

$$x_k = \text{tratamientos de remoción}$$

donde la abundancia de la especie j en la parcela i viene de una distribución Beta con parámetros de forma a_{ji} y b_{ji} que están definidos por una media (μ_{ji}) y por un parámetro de dispersión (μ_{ji}^*). La media (μ_{ji}) depende de una abundancia de referencia de la especie (β'_{oj}) y de las respuestas de las especies a los tratamientos de remoción k a nivel de parcela ($\sum_{k=1}^K \beta'_{kj} x_k$). La abundancia de referencia estuvo definida por la abundancia de las especies en el control sin remoción. Para el

modelo del Capítulo 4, los tratamientos de remoción k fueron: remoción temprana de mosqueta, remoción tardía de mosqueta, remoción temprana de retama y remoción tardía de retama. Para el modelo del Capítulo 5, los tratamientos de remoción k fueron: remoción simultánea temprana, remoción simultánea tardía, remoción secuencial con remoción temprana de retama y remoción secuencial con remoción temprana de mosqueta.

Para generar una aproximación a nivel de comunidad de cómo las especies responden a las covariables ambientales, se ajustó un JSDM según:

$$\beta_j \sim MVN(\mu_j, V[\rho C + (1 - \rho)I])$$

que asume que los parámetros β_j , que describen cómo las j especies responden a las covariables (tratamientos), tienen una distribución normal multivariada con un valor esperado (μ_j) y una medida de variación alrededor de la media que es capturada por la matriz de varianza-covarianza (V). La matriz de varianza-covarianza está modulada por el efecto de la filogenia (ρC . $0 \leq \rho \leq 1$ mide la fuerza de la señal filogenética. Cuando $\rho = 0$ la varianza residual es independiente entre especies, es decir, las especies más cercanas filogenéticamente no responden a la historia de remoción de manera más parecida a lo que lo harían especies filogenéticamente distantes. Cuando ρ se acerca a $\rho = 1$, las respuestas de las especies están completamente estructuradas por su filogenia y las especies más cercanas en la filogenia tienen respuestas más parecidas a las esperadas por el azar.

Además, como espero que los rasgos de las especies afecten su respuesta a los tratamientos de remoción, el modelo asume que la respuesta media de las especies (μ_{jp} está modulada por rasgos especie-específicos según:

$$j_p = \delta_0 + \sum_{t=1}^T \delta_{tp} t_{jt}$$

donde la respuesta esperada de la especie j a la co-variable p (j_p) depende de una respuesta basal (δ_0) y de los efectos de los rasgos especie-específicos. δ_{tp} es el efecto del rasgo t sobre la respuesta a la covariable p y t_{jt} el valor del rasgo t para la especie j . Las covariables p incluyen tanto las covariables a escala de sitio (año de tala) como de parcela (tratamiento de remoción).

Apéndice 4. 2. Lista de especies con el peso seco de semilla (mg), Área Foliar Específica (SLA, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) y origen biogeográfico.

Especies	Peso seco semilla (mg)	SLA (mm^2/mg)	Origen biogeográfico
<i>Acaena ovalifolia</i>	0.89	0.3052	nativa
<i>Agrostis inconspicua</i>	0.0885	290.626	nativa
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.0687	202.658	no-nativa
<i>Aristotelia chilensis</i>	459.150	285.531	nativa
<i>Bromus catharticus</i>	45.012	215.612	nativa
<i>Bromus coloratus</i>	76.900	215.612	nativa
<i>Carex firmula</i>	16.327	151.571	nativa
<i>Carex macloviana</i>	11.892	151.571	nativa
<i>Cerastium fontanum</i>	0.1295	300.873	no-nativa
<i>Cirsium vulgare</i>	25.690	159.414	no-nativa
<i>Cynoglossum creticum</i>	222.333	176.624	no-nativa
<i>Cynosurus echinatus</i>	14.693	196.161	no-nativa
<i>Dactylis glomerata</i>	0.8402	267.659	no-nativa
<i>Festuca megalura</i>	0.4819	97.254	no-nativa
<i>Galium hypocarpium</i>	24.187	230.311	nativa
<i>Gamochaeta neuquensis</i>	0.02	236.550	nativa
<i>Geranium magellanicum</i>	40.480	230.619	nativa
<i>Holcus lanatus</i>	0.355	232.389	no-nativa
<i>Hypochoeris radicata</i>	11.933	413.022	no-nativa
<i>Larix decidua</i>	59.232	139.069	no-nativa
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0.4616	171.321	no-nativa
<i>Lomatia hirsuta</i>	79.667	81.000	nativa
<i>Medicago lupulina</i>	14.857	262.826	no-nativa

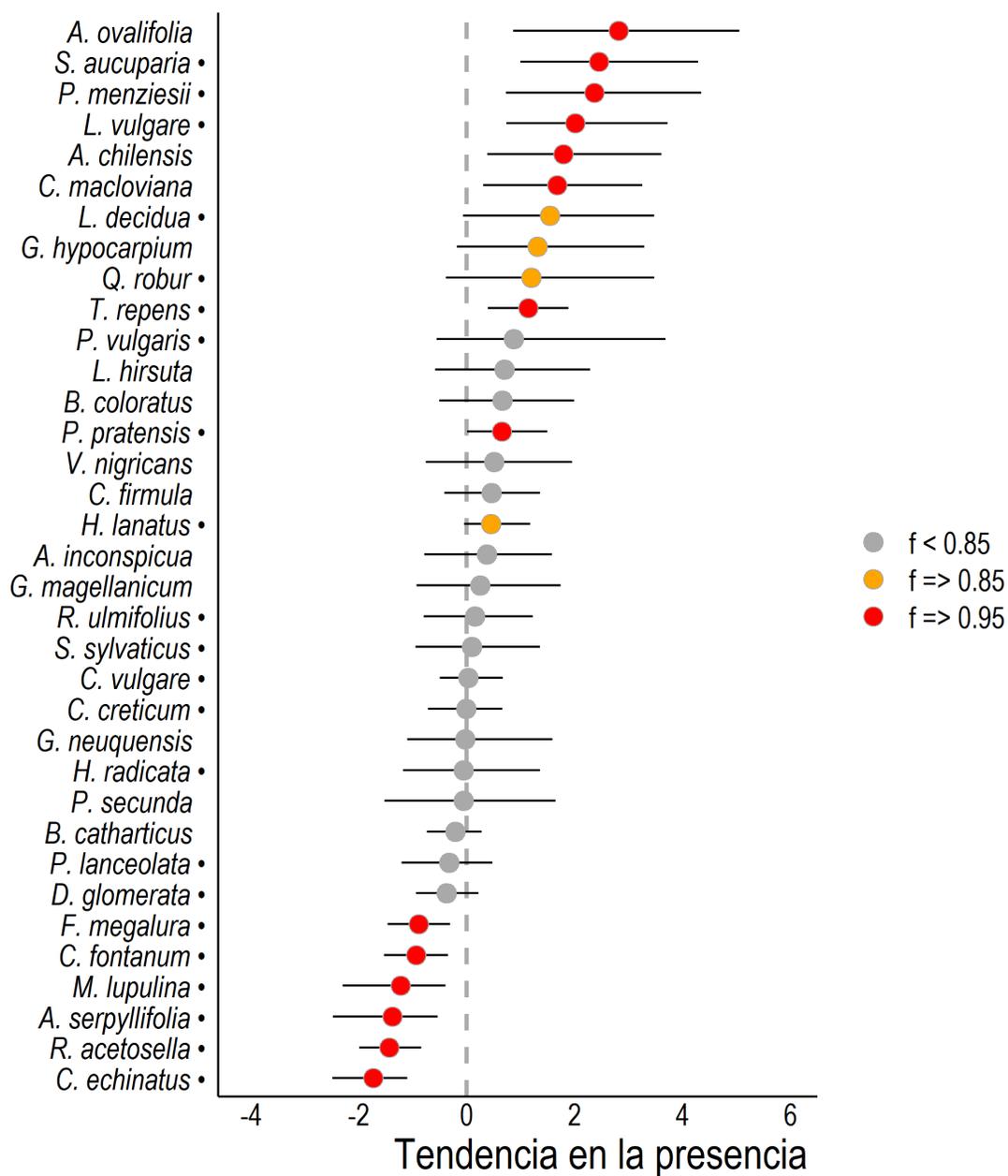
<i>Phacelia secunda</i>	13.550	355.857	nativa
<i>Plantago lanceolata</i>	15.119	180.946	no-nativa
<i>Poa pratensis</i>	0.3045	181.110	no-nativa
<i>Prunella vulgaris</i>	25.568	280.663	no-nativa
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	156.514	91.183	no-nativa
<i>Quercus robur</i>	28.928.913	106.252	no-nativa
<i>Rubus ulmifolius</i>	37.321	239.497	no-nativa
<i>Rumex acetosella</i>	0.5489	201.427	no-nativa
<i>Senecio sylvaticus</i>	0.2559	295.000	no-nativa
<i>Sorbus aucuparia</i>	513.117	133.113	no-nativa
<i>Trifolium repens</i>	0.5621	289.858	no-nativa
<i>Vicia nigricans</i>	646.475	260.923	nativa

Apéndice 4. 3. Efecto de la edad de la tala sobre la composición de especies.

La comunidad de plantas estuvo formada por 35 especies no-focales en todos los sitios, de las cuales solo 13 (37 %) eran especies nativas mientras que las 22 (63 %) restantes eran no-nativas. La edad de la tala afectó la probabilidad de presencia de las especies. El ~35% de las especies no-focales tuvieron una mayor presencia en talas más antiguas. En cambio, el ~17% de las especies mostraron menor presencia en talas más antiguas.

El gráfico muestra la probabilidad de presencia estimada de las especies subdominante según la edad de la tala. Los puntos indican los valores promedio de las posteriores del modelo y las líneas, los intervalos de credibilidad 0.95, en escala logística. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media. $f \geq 0.95$ indica efectos ‘significativos’, $0.85 > f \geq 0.95$ indica efectos marginales, y $f < 0.85$ indica ausencia de efecto. Especies con un punto final son no-nativas.

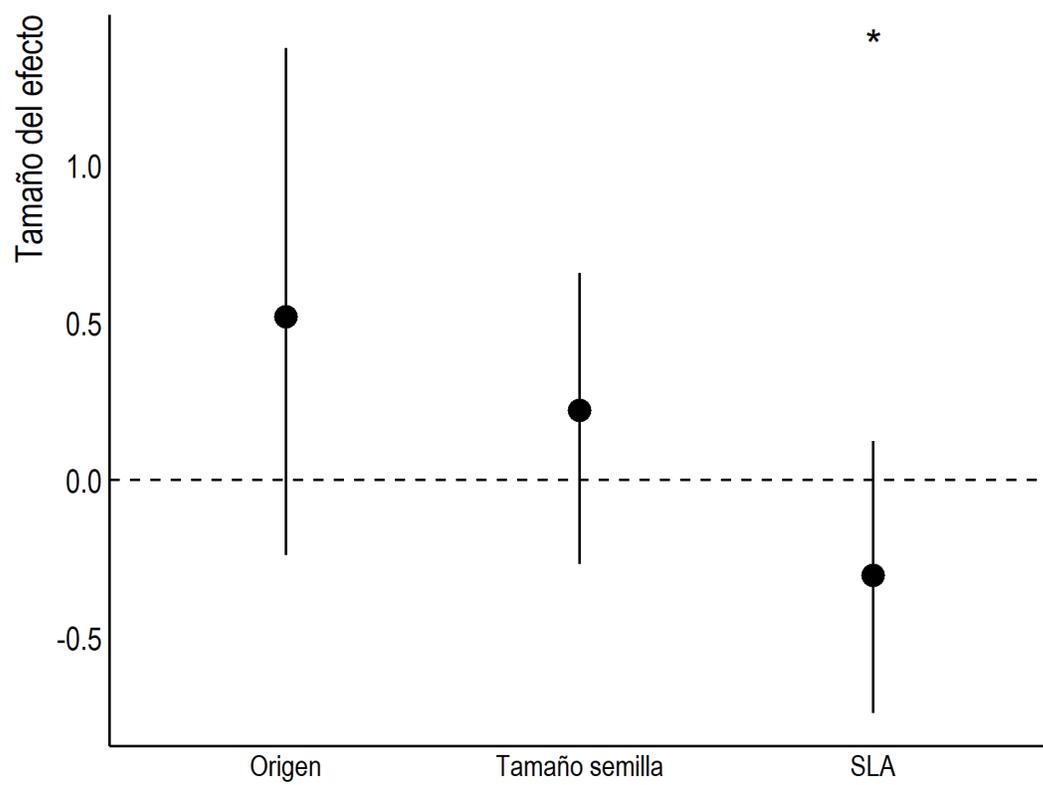
Edad de la tala



Apéndice 4. 4. Especies con mayor SLA ocurrieron con menos probabilidad en talas más antiguas.

En talas más antiguas fue más probable encontrar especies con menor área foliar específica mientras que en talas más jóvenes fue más probable encontrar especies con mayor área foliar específica. El origen de la especie y el tamaño de la semilla no tuvieron un efecto significativo sobre la probabilidad de ocurrencia de las especies en las distintas talas.

En el gráfico, los círculos indican los valores medios de las distribuciones posteriores de los parámetros que estiman el efecto de cada uno de los rasgos (origen biogeográfico, tamaño de la semilla y SLA) sobre la respuesta de las especies a la edad de la tala. Las líneas son los intervalos de credibilidad 0.95. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media. ** indica efectos ‘significativos’ con $f \geq 0.95$, * indica efectos marginales con $0.85 > f \geq 0.95$, y $f < 0.85$ indica ausencia de efecto.



Apéndice 4. 5. Biomasa estimada de las especies vecinas no-focales en el experimento de campo

Tratamiento	Especie	Media	IC inferior	IC superior
control	<i>Acaena ovalifolia</i>	0.423	0.177	0.798
control	<i>Agrostis inconspicua</i>	0.115	0.051	0.204
control	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.085	0.035	0.197
control	<i>Aristotelia chilensis</i>	0.099	0.035	0.235
control	<i>Bromus catharticus</i>	0.196	0.145	0.273
control	<i>Bromus coloratus</i>	0.141	0.07	0.28
control	<i>Carex firmula</i>	0.268	0.145	0.455
control	<i>Carex macloviana</i>	0.314	0.144	0.559
control	<i>Cerastium fontanum</i>	0.059	0.028	0.123
control	<i>Cirsium vulgare</i>	0.108	0.067	0.149
control	<i>Cynoglossum creticum</i>	0.062	0.04	0.102
control	<i>Cynosurus echinatus</i>	0.08	0.053	0.124
control	<i>Dactylis glomerata</i>	0.17	0.121	0.244
control	<i>Festuca megalura</i>	0.146	0.078	0.274
control	<i>Galium hypocarpium</i>	0.11	0.051	0.219
control	<i>Gamochaeta neuquensis</i>	0.153	0.048	0.517
control	<i>Geranium magellanicum</i>	0.112	0.047	0.214
control	<i>Holcus lanatus</i>	0.174	0.119	0.229
control	<i>Hypochaeris radicata</i>	0.036	0.013	0.096
control	<i>Larix decidua</i>	0.141	0.062	0.27
control	<i>Leucanthemum vulgare</i>	0.111	0.059	0.19
control	<i>Lomatia hirsuta</i>	0.284	0.135	0.56
control	<i>Medicago lupulina</i>	0.051	0.025	0.092
control	<i>Phacelia secunda</i>	0.078	0.033	0.212
control	<i>Plantago lanceolata</i>	0.091	0.052	0.157

control	<i>Poa pratensis</i>	0.117	0.068	0.177
control	<i>Prunella vulgaris</i>	0.055	0.028	0.121
control	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	0.332	0.181	0.62
control	<i>Quercus robur</i>	0.081	0.033	0.211
control	<i>Rubus ulmifolius</i>	0.083	0.048	0.169
control	<i>Rumex acetosella</i>	0.101	0.071	0.172
control	<i>Senecio sylvaticus</i>	0.067	0.028	0.128
control	<i>Sorbus aucuparia</i>	0.126	0.071	0.215
control	<i>Trifolium repens</i>	0.077	0.046	0.115
control	<i>Vicia nigricans</i>	0.095	0.042	0.234
retama temprana	<i>Acaena ovalifolia</i>	0.795	0.314	1.925
retama temprana	<i>Agrostis inconspicua</i>	0.636	0.249	1.692
retama temprana	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.928	0.447	1.972
retama temprana	<i>Aristotelia chilensis</i>	1.529	0.531	4.742
retama temprana	<i>Bromus catharticus</i>	1.287	0.77	2.069
retama temprana	<i>Bromus coloratus</i>	1.082	0.502	1.976
retama temprana	<i>Carex firmula</i>	0.916	0.461	1.696
retama temprana	<i>Carex macloviana</i>	0.971	0.429	2.017
retama temprana	<i>Cerastium fontanum</i>	1.232	0.678	2.424
retama temprana	<i>Cirsium vulgare</i>	1.524	0.917	2.367
retama temprana	<i>Cynoglossum creticum</i>	1.933	0.956	3.974
retama temprana	<i>Cynosurus echinatus</i>	1.43	0.896	2.194
retama temprana	<i>Dactylis glomerata</i>	1.883	1.246	2.958
retama temprana	<i>Festuca megalura</i>	1.166	0.582	2.244
retama temprana	<i>Galium hypocarpium</i>	0.805	0.393	1.59
retama temprana	<i>Gamochaeta neuquensis</i>	0.493	0.179	1.596
retama temprana	<i>Geranium magellanicum</i>	0.867	0.409	1.765
retama temprana	<i>Holcus lanatus</i>	1.738	1.079	2.764

retama temprana	<i>Hypochaeris radicata</i>	2.062	0.762	6.182
retama temprana	<i>Larix decidua</i>	1.3	0.383	2.912
retama temprana	<i>Leucanthemum vulgare</i>	1.179	0.733	2.183
retama temprana	<i>Lomatia hirsuta</i>	0.914	0.387	1.929
retama temprana	<i>Medicago lupulina</i>	1.509	0.851	2.672
retama temprana	<i>Phacelia secunda</i>	0.945	0.376	2.616
retama temprana	<i>Plantago lanceolata</i>	1.343	0.805	2.276
retama temprana	<i>Poa pratensis</i>	1.262	0.792	2.131
retama temprana	<i>Prunella vulgaris</i>	1.639	0.628	3.43
retama temprana	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	1.832	0.91	3.747
retama temprana	<i>Quercus robur</i>	3.053	0.728	15.203
retama temprana	<i>Rubus ulmifolius</i>	1.594	0.684	3.005
retama temprana	<i>Rumex acetosella</i>	1.259	0.75	2.083
retama temprana	<i>Senecio sylvaticus</i>	1.354	0.711	2.786
retama temprana	<i>Sorbus aucuparia</i>	1.956	0.963	4.559
retama temprana	<i>Trifolium repens</i>	1.666	0.717	3.368
retama temprana	<i>Vicia nigricans</i>	1.39	0.508	4.085
retama tardía	<i>Acaena ovalifolia</i>	0.761	0.309	1.667
retama tardía	<i>Agrostis inconspicua</i>	0.587	0.197	2.95
retama tardía	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.894	0.324	2.235
retama tardía	<i>Aristotelia chilensis</i>	0.935	0.354	2.371
retama tardía	<i>Bromus catharticus</i>	0.865	0.522	1.49
retama tardía	<i>Bromus coloratus</i>	0.774	0.361	1.45
retama tardía	<i>Carex firmula</i>	0.857	0.372	1.795
retama tardía	<i>Carex macloviana</i>	0.875	0.35	3.367
retama tardía	<i>Cerastium fontanum</i>	1.226	0.625	2.447
retama tardía	<i>Cirsium vulgare</i>	1.229	0.722	2.181
retama tardía	<i>Cynoglossum creticum</i>	1.602	0.761	3.802

retama tardía	<i>Cynosurus echinatus</i>	1.235	0.756	1.984
retama tardía	<i>Dactylis glomerata</i>	1.656	1.045	2.474
retama tardía	<i>Festuca megalura</i>	0.991	0.472	1.895
retama tardía	<i>Galium hypocarpium</i>	0.671	0.293	2.011
retama tardía	<i>Gamochaeta neuquensis</i>	0.547	0.139	1.907
retama tardía	<i>Geranium magellanicum</i>	0.749	0.317	2.416
retama tardía	<i>Holcus lanatus</i>	1.321	0.864	2.051
retama tardía	<i>Hypochaeris radicata</i>	1.638	0.596	5.397
retama tardía	<i>Larix decidua</i>	1.438	0.772	2.974
retama tardía	<i>Leucanthemum vulgare</i>	1.128	0.623	2.09
retama tardía	<i>Lomatia hirsuta</i>	0.763	0.347	1.761
retama tardía	<i>Medicago lupulina</i>	1.254	0.655	2.455
retama tardía	<i>Phacelia secunda</i>	0.762	0.265	2.753
retama tardía	<i>Plantago lanceolata</i>	1.617	0.875	2.81
retama tardía	<i>Poa pratensis</i>	1.035	0.571	1.837
retama tardía	<i>Prunella vulgaris</i>	1.892	0.775	10.067
retama tardía	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	2.368	1.101	6.296
retama tardía	<i>Quercus robur</i>	2.278	0.517	11.833
retama tardía	<i>Rubus ulmifolius</i>	1.33	0.455	3.05
retama tardía	<i>Rumex acetosella</i>	1.485	0.902	2.443
retama tardía	<i>Senecio sylvaticus</i>	1.176	0.462	2.747
retama tardía	<i>Sorbus aucuparia</i>	1.465	0.643	3.618
retama tardía	<i>Trifolium repens</i>	1.296	0.519	2.587
retama tardía	<i>Vicia nigricans</i>	0.984	0.342	2.644
mosqueta temprana	<i>Acaena ovalifolia</i>	0.811	0.319	1.948
mosqueta temprana	<i>Agrostis inconspicua</i>	0.438	0.151	1.339
mosqueta temprana	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.733	0.386	1.627
mosqueta temprana	<i>Aristotelia chilensis</i>	1.115	0.374	3.286

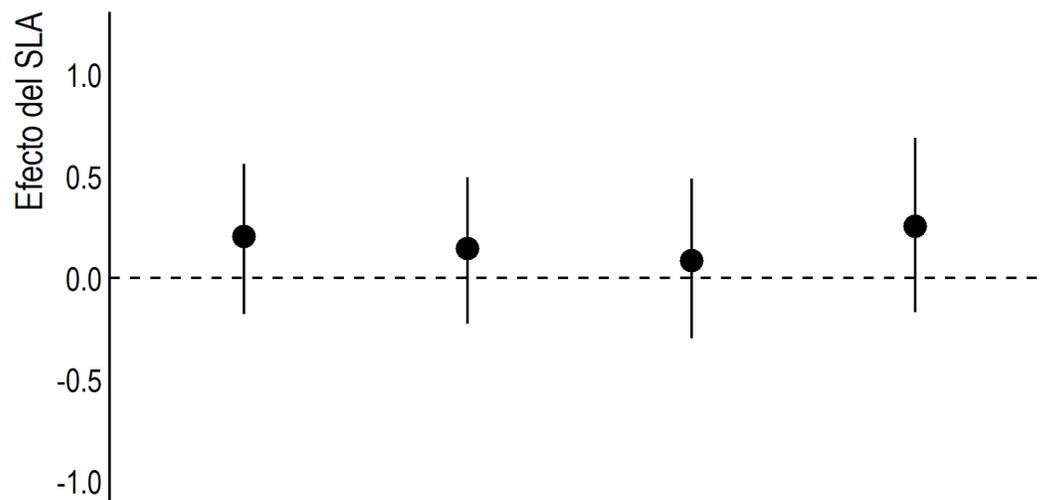
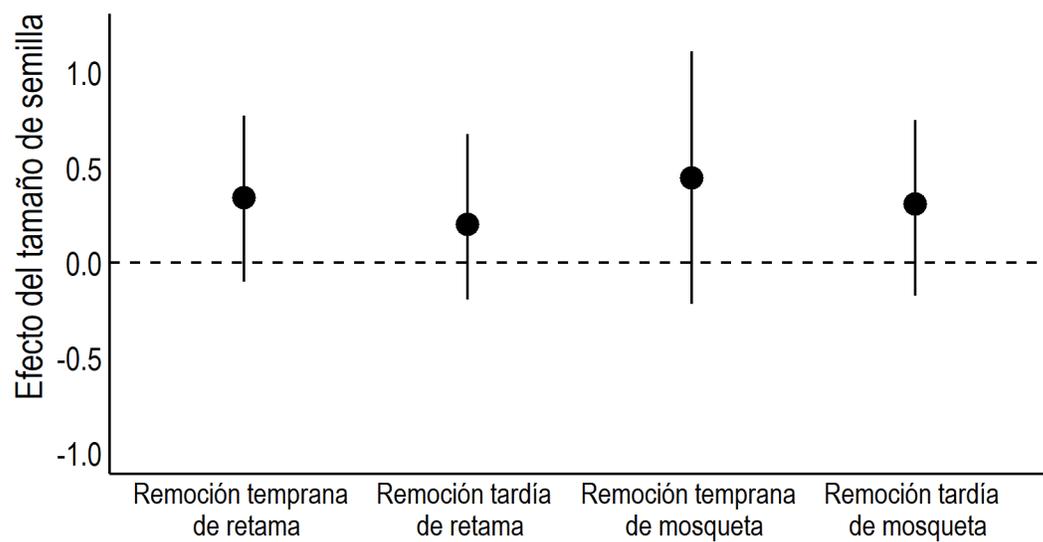
mosqueta temprana	<i>Bromus catharticus</i>	0.824	0.524	1.262
mosqueta temprana	<i>Bromus coloratus</i>	0.834	0.422	1.656
mosqueta temprana	<i>Carex firmula</i>	0.724	0.402	1.367
mosqueta temprana	<i>Carex macloviana</i>	0.771	0.407	1.498
mosqueta temprana	<i>Cerastium fontanum</i>	0.842	0.413	1.815
mosqueta temprana	<i>Cirsium vulgare</i>	1.35	0.709	2.324
mosqueta temprana	<i>Cynoglossum creticum</i>	1.909	0.67	5.11
mosqueta temprana	<i>Cynosurus echinatus</i>	1.276	0.753	2.096
mosqueta temprana	<i>Dactylis glomerata</i>	1.38	0.916	2.07
mosqueta temprana	<i>Festuca megalura</i>	1.006	0.521	1.997
mosqueta temprana	<i>Galium hypocarpium</i>	0.655	0.347	1.394
mosqueta temprana	<i>Gamochaeta neuquensis</i>	0.377	0.093	1.633
mosqueta temprana	<i>Geranium magellanicum</i>	0.748	0.372	1.395
mosqueta temprana	<i>Holcus lanatus</i>	1.116	0.749	1.696
mosqueta temprana	<i>Hypochaeris radicata</i>	1.488	0.5	4.332
mosqueta temprana	<i>Larix decidua</i>	1.509	0.64	3.609
mosqueta temprana	<i>Leucanthemum vulgare</i>	1.005	0.643	1.791
mosqueta temprana	<i>Lomatia hirsuta</i>	0.948	0.396	1.985
mosqueta temprana	<i>Medicago lupulina</i>	1.303	0.725	2.356
mosqueta temprana	<i>Phacelia secunda</i>	0.644	0.255	1.982
mosqueta temprana	<i>Plantago lanceolata</i>	1.19	0.715	2.146
mosqueta temprana	<i>Poa pratensis</i>	0.958	0.582	1.569
mosqueta temprana	<i>Prunella vulgaris</i>	1.401	0.732	2.979
mosqueta temprana	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	1.936	0.653	5.668
mosqueta temprana	<i>Quercus robur</i>	4.535	0.423	36.754
mosqueta temprana	<i>Rubus ulmifolius</i>	1.739	0.849	3.487
mosqueta temprana	<i>Rumex acetosella</i>	1.064	0.707	1.766
mosqueta temprana	<i>Senecio sylvaticus</i>	1.012	0.53	2.067

mosqueta temprana	<i>Sorbus aucuparia</i>	2.341	0.607	7.667
mosqueta temprana	<i>Trifolium repens</i>	1.134	0.683	1.968
mosqueta temprana	<i>Vicia nigricans</i>	1.2	0.37	3.491
mosqueta tardía	<i>Acaena ovalifolia</i>	0.909	0.327	2.11
mosqueta tardía	<i>Agrostis inconspicua</i>	1.006	0.355	3.177
mosqueta tardía	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.821	0.395	1.921
mosqueta tardía	<i>Aristotelia chilensis</i>	2.123	0.799	5.863
mosqueta tardía	<i>Bromus catharticus</i>	1.294	0.855	1.986
mosqueta tardía	<i>Bromus coloratus</i>	1.452	0.744	3.123
mosqueta tardía	<i>Carex firmula</i>	1.053	0.554	1.814
mosqueta tardía	<i>Carex macloviana</i>	1.164	0.577	2.286
mosqueta tardía	<i>Cerastium fontanum</i>	1.095	0.53	2.764
mosqueta tardía	<i>Cirsium vulgare</i>	1.196	0.67	2.147
mosqueta tardía	<i>Cynoglossum creticum</i>	1.433	0.682	3.031
mosqueta tardía	<i>Cynosurus echinatus</i>	1.135	0.72	1.917
mosqueta tardía	<i>Dactylis glomerata</i>	1.526	0.894	2.651
mosqueta tardía	<i>Festuca megalura</i>	0.856	0.392	1.8
mosqueta tardía	<i>Galium hypocarpium</i>	1.274	0.626	2.829
mosqueta tardía	<i>Gamochaeta neuquensis</i>	0.767	0.228	3.193
mosqueta tardía	<i>Geranium magellanicum</i>	1.391	0.673	3.046
mosqueta tardía	<i>Holcus lanatus</i>	1.022	0.684	1.573
mosqueta tardía	<i>Hypochaeris radicata</i>	2.034	0.626	7.555
mosqueta tardía	<i>Larix decidua</i>	1.227	0.507	2.755
mosqueta tardía	<i>Leucanthemum vulgare</i>	0.936	0.501	1.804
mosqueta tardía	<i>Lomatia hirsuta</i>	1.152	0.485	2.587
mosqueta tardía	<i>Medicago lupulina</i>	1.376	0.766	2.81
mosqueta tardía	<i>Phacelia secunda</i>	1.782	0.703	5.929
mosqueta tardía	<i>Plantago lanceolata</i>	1.096	0.655	1.903

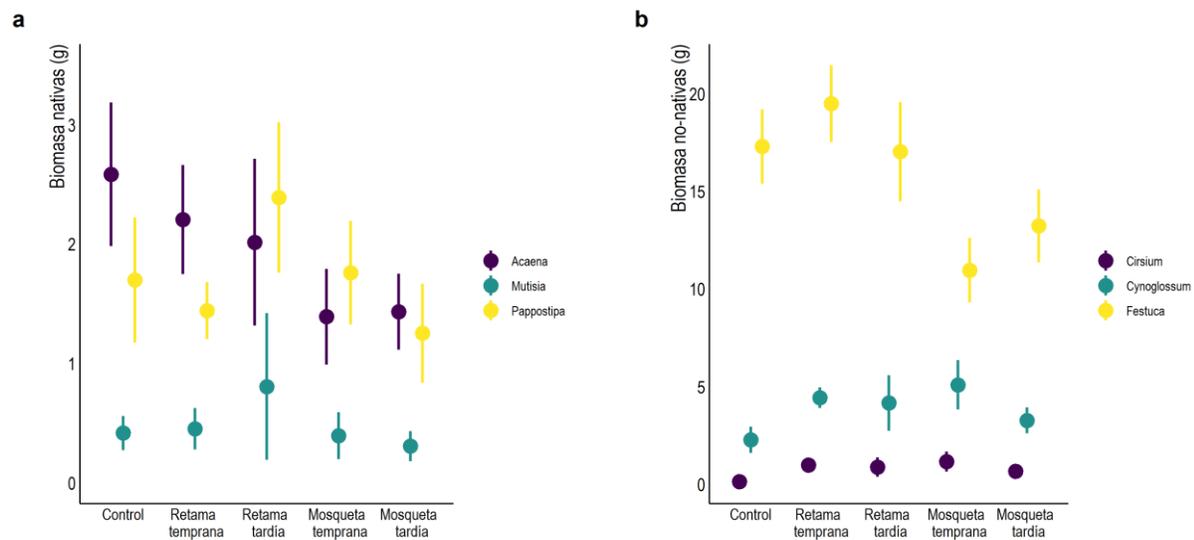
mosqueta tardía	<i>Poa pratensis</i>	0.908	0.565	1.507
mosqueta tardía	<i>Prunella vulgaris</i>	1.512	0.81	3.193
mosqueta tardía	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	1.351	0.479	3.545
mosqueta tardía	<i>Quercus robur</i>	2.381	0.393	14.243
mosqueta tardía	<i>Rubus ulmifolius</i>	1.437	0.789	3.056
mosqueta tardía	<i>Rumex acetosella</i>	0.999	0.672	1.624
mosqueta tardía	<i>Senecio sylvaticus</i>	1.196	0.579	2.948
mosqueta tardía	<i>Sorbus aucuparia</i>	1.503	0.51	4.183
mosqueta tardía	<i>Trifolium repens</i>	1.089	0.601	1.975
mosqueta tardía	<i>Vicia nigricans</i>	2.1	0.852	5.307

Apéndice 4. 6. El SLA y el tamaño de la semilla no afectan la respuesta de las especies no-focales a las remociones selectivas.

Los círculos indican los valores medios de las distribuciones posteriores de los parámetros que estiman el efecto del SLA (A) y del tamaño de la semilla (B) sobre la respuesta de las especies a las remociones selectivas. Las líneas son los intervalos de credibilidad 0.95. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media. ** indica efectos ‘significativos’ con $f \geq 0.95$, * indica efectos marginales con $0.85 > f \geq 0.95$, y $f < 0.85$ indica ausencia de efecto.

A**B**

Apéndice 4. 7. Biomasa promedio \pm S. E (g) de las especies vecinas no-focales en mesocosmos



Apéndices Capítulo 5

Apéndice 5. 1. Lista de especies con el peso seco de semillas (mg), Área Foliar Específica (SLA, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) y origen biogeográfico.

Especies	Peso seco semilla (mg)	SLA (mm^2/mg)	Origen biogeográfico
<i>Acaena ovalifolia</i>	0.89	0.3052	nativa
<i>Agrostis inconspicua</i>	0.0885	290.626	nativa
<i>Alstroemeria aurea</i>	177.000	378.000	nativa
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.0687	202.658	no-nativa
<i>Aristotelia chilensis</i>	459.150	285.531	nativa
<i>Bromus catharticus</i>	45.012	215.612	nativa
<i>Carex andina</i>	11.892	151.571	nativa
<i>Carex firmula</i>	16.327	151.571	nativa
<i>Carex macloviana</i>	11.892	151.571	nativa
<i>Cerastium fontanum</i>	0.1295	300.873	no-nativa
<i>Cirsium vulgare</i>	25.690	159.414	no-nativa
<i>Cynoglossum creticum</i>	222.333	176.624	no-nativa
<i>Cynosurus echinatus</i>	14.693	196.161	no-nativa
<i>Dactylis glomerata</i>	0.8402	267.659	no-nativa
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	21.240	76.000	nativa
<i>Deschampsia elongata</i>	0.2534	185.134	nativa
<i>Digitalis purpurea</i>	0.0842	272.000	no-nativa
<i>Festuca bromoides</i>	0.4017	207.895	no-nativa
<i>Festuca megalura</i>	0.4819	97.254	no-nativa
<i>Galium hypocarpium</i>	24.187	230.311	nativa
<i>Geranium magellanicum</i>	40.480	230.619	nativa

<i>Holcus lanatus</i>	0.355	232.389	no-nativa
<i>Larix decidua</i>	59.232	139.069	no-nativa
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0.4616	171.321	no-nativa
<i>Lomatia hirsuta</i>	79.667	81.000	nativa
<i>Luma apiculata</i>	185.050	66.465	nativa
<i>Medicago lupulina</i>	14.857	262.826	no-nativa
<i>Mutisia spinosa</i>	653.475	0.003	nativa
<i>Phacelia secunda</i>	13.550	355.857	nativa
<i>Plantago lanceolata</i>	15.119	180.946	no-nativa
<i>Poa pratensis</i>	0.3045	181.110	no-nativa
<i>Potentilla chiloensis</i>	59.734	178.431	nativa
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	156.514	91.183	no-nativa
<i>Quercus robur</i>	28.928.913	106.252	no-nativa
<i>Rubus ulmifolius</i>	37.321	239.497	no-nativa
<i>Rumex acetosella</i>	0.5489	201.427	no-nativa
<i>Sisymbrium officinale</i>	0.2785	371.378	no-nativa
<i>Sorbus aucuparia</i>	513.117	133.113	no-nativa
<i>Trifolium repens</i>	0.5621	289.858	no-nativa
<i>Veronica serpyllifolia</i>	0.0511	228.581	no-nativa
<i>Vicia nigricans</i>	646.475	260.923	nativa

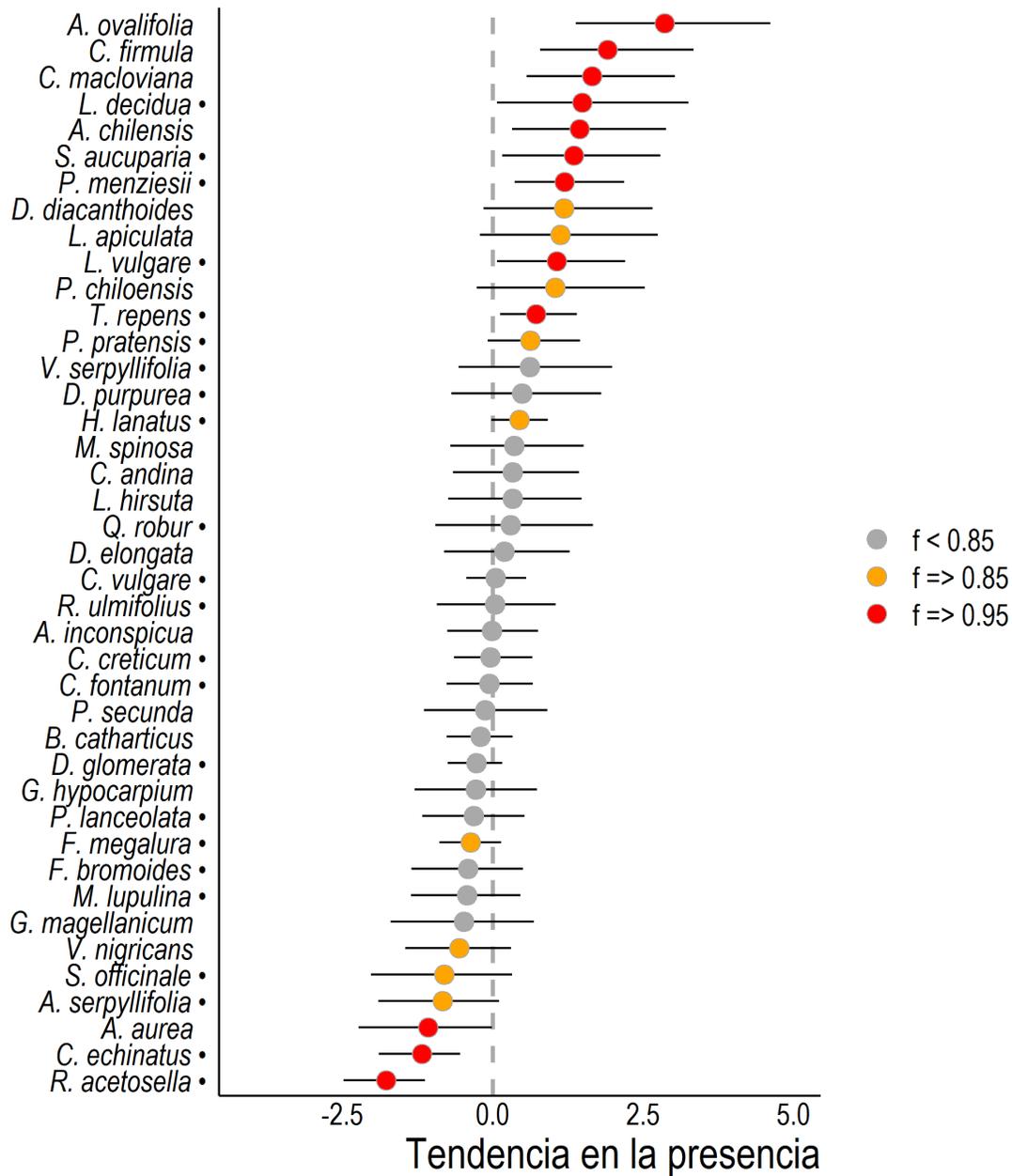
Apéndice 5. 2. Efecto de la edad de la tala sobre la composición de los sitios.

La comunidad de plantas estuvo formada por 41 especies no-focales en todos los sitios, de las cuales solo 18 (44 %) eran especies nativas mientras que las 23 (56%) restantes eran no-nativas.

Al igual que en el Capítulo 4, la edad de la tala afectó la probabilidad de presencia de las especies en las parcelas experimentales. Un ~35% de especies mostraron una mayor presencia en talas más antiguas. En cambio, el ~17% de las especies mostraron menor presencia en talas más antiguas.

El gráfico muestra la probabilidad de presencia estimada de las especies no-focales según la edad de la tala. Los puntos indican los valores promedio de las posteriores del modelo y las líneas, los intervalos de credibilidad 0.95, en escala logística. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media. $f \geq 0.95$ indica efectos ‘significativos’, $0.85 > f \geq 0.95$ indica efectos marginales, y $f < 0.85$ indica ausencia de efecto. Especies con un punto final son no-nativas.

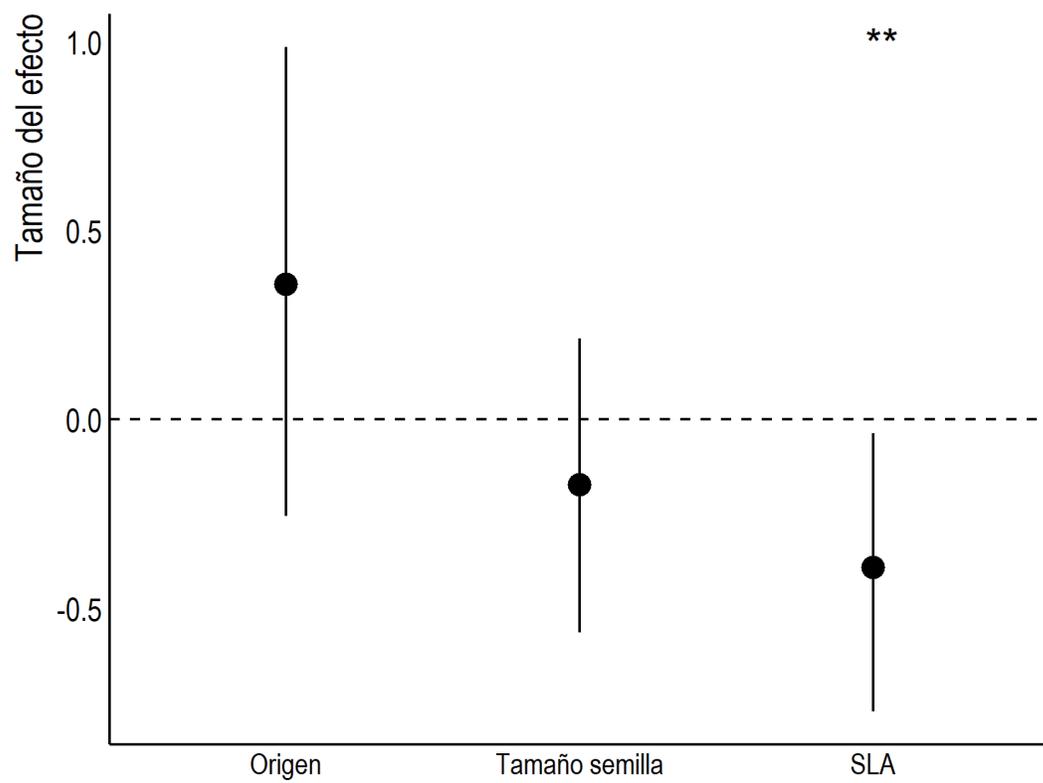
Edad de la tala



Apéndice 5. 3. Efecto de los rasgos sobre la probabilidad de ocurrencia de las especies en talas de distintas edades.

En talas más antiguas fue más probable encontrar especies con menor área foliar específica mientras que en talas más jóvenes fue más probable encontrar especies con menor área foliar específica. El origen de la especie y el tamaño de la semilla no tuvieron un efecto significativo sobre la probabilidad de ocurrencia de las especies en las distintas talas.

El gráfico muestra los valores medios de las distribuciones posteriores de los parámetros que estiman el efecto de cada uno de los rasgos (origen biogeográfico, tamaño de la semilla y SLA) sobre la respuesta de las especies a la edad de la tala. Las líneas son los intervalos de credibilidad 0.95. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media. ** es $f \geq 0.95$ e indica efecto 'significativo', * $0.85 > f \geq 0.95$ e indica efecto marginal.



Apéndice 5. 4. Biomasa estimada (g) de las especies no-focales vecinas en el experimento de campo

Tratamiento	Especie	Media	IC inferior	IC superior
control	<i>Acaena ovalifolia</i>	0.481	0.219	0.99
control	<i>Agrostis inconspicua</i>	0.145	0.078	0.255
control	<i>Alstroemeria aurea</i>	0.086	0.031	0.243
control	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.071	0.032	0.143
control	<i>Aristotelia chilensis</i>	0.13	0.058	0.288
control	<i>Bromus catharticus</i>	0.202	0.144	0.282
control	<i>Carex andina</i>	0.186	0.097	0.35
control	<i>Carex firmula</i>	0.318	0.187	0.53
control	<i>Carex macloviana</i>	0.209	0.117	0.36
control	<i>Cerastium fontanum</i>	0.071	0.037	0.129
control	<i>Cirsium vulgare</i>	0.098	0.066	0.144
control	<i>Cynoglossum creticum</i>	0.067	0.041	0.106
control	<i>Cynosurus echinatus</i>	0.12	0.078	0.184
control	<i>Dactylis glomerata</i>	0.148	0.099	0.216
control	<i>Dasyphyllum</i>	0.224	0.104	0.471
control	<i>Deschampsia elongata</i>	0.197	0.098	0.375
control	<i>Digitalis purpurea</i>	0.067	0.031	0.135
control	<i>Festuca bromoides</i>	0.103	0.054	0.188
control	<i>Festuca megalura</i>	0.159	0.091	0.271
control	<i>Galium hypocarpium</i>	0.092	0.045	0.179
control	<i>Geranium magellanicum</i>	0.113	0.051	0.238
control	<i>Holcus lanatus</i>	0.165	0.119	0.226
control	<i>Larix decidua</i>	0.321	0.14	0.781

control	<i>Leucanthemum vulgare</i>	0.106	0.061	0.173
control	<i>Lomatia hirsuta</i>	0.319	0.16	0.616
control	<i>Luma apiculata</i>	0.222	0.1	0.474
control	<i>Medicago lupulina</i>	0.069	0.037	0.128
control	<i>Mutisia spinosa</i>	0.245	0.102	0.586
control	<i>Phacelia secunda</i>	0.085	0.033	0.219
control	<i>Plantago lanceolata</i>	0.097	0.056	0.161
control	<i>Poa pratensis</i>	0.144	0.086	0.233
control	<i>Potentilla chilensis</i>	0.154	0.076	0.295
control	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	0.173	0.099	0.301
control	<i>Quercus robur</i>	0.106	0.045	0.238
control	<i>Rubus ulmifolius</i>	0.093	0.05	0.172
control	<i>Rumex acetosella</i>	0.097	0.066	0.139
control	<i>Sisymbrium officinale</i>	0.043	0.017	0.104
control	<i>Sorbus aucuparia</i>	0.156	0.087	0.279
control	<i>Trifolium repens</i>	0.08	0.049	0.13
control	<i>Veronica serpyllifolia</i>	0.078	0.034	0.168
control	<i>Vicia nigricans</i>	0.109	0.047	0.249
simultánea temprana	<i>Acaena ovalifolia</i>	0.867	0.368	2.007
simultánea temprana	<i>Agrostis inconspicua</i>	1.577	0.765	3.337
simultánea temprana	<i>Alstroemeria aurea</i>	2.793	0.979	7.952
simultánea temprana	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1.302	0.663	2.579
simultánea temprana	<i>Aristotelia chilensis</i>	1.933	0.816	4.614
simultánea temprana	<i>Bromus catharticus</i>	1.25	0.821	1.898
simultánea temprana	<i>Carex andina</i>	0.945	0.524	1.715
simultánea temprana	<i>Carex firmula</i>	1.078	0.631	1.832
simultánea temprana	<i>Carex macloviana</i>	0.931	0.53	1.611
simultánea temprana	<i>Cerastium fontanum</i>	2.026	1.069	3.833

simultánea temprana	<i>Cirsium vulgare</i>	1.211	0.747	1.883
simultánea temprana	<i>Cynoglossum creticum</i>	1.467	0.776	2.686
simultánea temprana	<i>Cynosurus echinatus</i>	1.527	1.026	2.303
simultánea temprana	<i>Dactylis glomerata</i>	2.202	1.435	3.515
simultánea temprana	<i>Dasyphyllum</i>	0.773	0.364	1.654
simultánea temprana	<i>Deschampsia elongata</i>	1.062	0.551	2.068
simultánea temprana	<i>Digitalis purpurea</i>	1.826	0.949	3.571
simultánea temprana	<i>Festuca bromoides</i>	1.5	0.934	2.447
simultánea temprana	<i>Festuca megalura</i>	0.936	0.518	1.677
simultánea temprana	<i>Galium hypocarpium</i>	1.291	0.717	2.44
simultánea temprana	<i>Geranium magellanicum</i>	1.335	0.71	2.578
simultánea temprana	<i>Holcus lanatus</i>	1.654	1.121	2.424
simultánea temprana	<i>Larix decidua</i>	1.386	0.634	2.964
simultánea temprana	<i>Leucanthemum vulgare</i>	1.248	0.739	2.088
simultánea temprana	<i>Lomatia hirsuta</i>	0.911	0.441	1.873
simultánea temprana	<i>Luma apiculata</i>	0.806	0.36	1.793
simultánea temprana	<i>Medicago lupulina</i>	1.997	1.193	3.371
simultánea temprana	<i>Mutisia spinosa</i>	0.684	0.256	1.809
simultánea temprana	<i>Phacelia secunda</i>	2.218	0.933	5.372
simultánea temprana	<i>Plantago lanceolata</i>	1.472	0.95	2.441
simultánea temprana	<i>Poa pratensis</i>	1.305	0.824	2.06
simultánea temprana	<i>Potentilla chilensis</i>	1.126	0.618	2.139
simultánea temprana	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	1.045	0.508	2.064
simultánea temprana	<i>Quercus robur</i>	1.37	0.351	5.237
simultánea temprana	<i>Rubus ulmifolius</i>	1.886	1.108	3.198
simultánea temprana	<i>Rumex acetosella</i>	1.428	0.945	2.143
simultánea temprana	<i>Sisymbrium officinale</i>	3.013	1.327	6.853
simultánea temprana	<i>Sorbus aucuparia</i>	1.339	0.606	2.957

simultánea temprana	<i>Trifolium repens</i>	2.152	1.275	3.632
simultánea temprana	<i>Veronica serpyllifolia</i>	1.494	0.744	3.084
simultánea temprana	<i>Vicia nigricans</i>	1.716	0.717	4.159
simultánea tardía	<i>Acaena ovalifolia</i>	1.11	0.502	2.433
simultánea tardía	<i>Agrostis inconspicua</i>	1.193	0.598	2.359
simultánea tardía	<i>Alstroemeria aurea</i>	1.449	0.528	3.938
simultánea tardía	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1.248	0.683	2.278
simultánea tardía	<i>Aristotelia chilensis</i>	1.321	0.597	2.878
simultánea tardía	<i>Bromus catharticus</i>	1.209	0.799	1.821
simultánea tardía	<i>Carex andina</i>	1.04	0.621	1.767
simultánea tardía	<i>Carex firmula</i>	1.175	0.726	1.905
simultánea tardía	<i>Carex macloviana</i>	1.076	0.658	1.786
simultánea tardía	<i>Cerastium fontanum</i>	1.571	0.885	2.83
simultánea tardía	<i>Cirsium vulgare</i>	1.351	0.921	1.999
simultánea tardía	<i>Cynoglossum creticum</i>	1.377	0.797	2.359
simultánea tardía	<i>Cynosurus echinatus</i>	1.349	0.905	1.932
simultánea tardía	<i>Dactylis glomerata</i>	1.562	1.027	2.339
simultánea tardía	<i>Dasyphyllum</i>	0.983	0.518	1.892
simultánea tardía	<i>Deschampsia elongata</i>	1.066	0.595	1.913
simultánea tardía	<i>Digitalis purpurea</i>	1.474	0.809	2.754
simultánea tardía	<i>Festuca bromoides</i>	1.361	0.877	2.089
simultánea tardía	<i>Festuca megalura</i>	1.197	0.686	2.11
simultánea tardía	<i>Galium hypocarpium</i>	1.076	0.624	1.829
simultánea tardía	<i>Geranium magellanicum</i>	1.122	0.628	1.979
simultánea tardía	<i>Holcus lanatus</i>	1.51	1.054	2.175
simultánea tardía	<i>Larix decidua</i>	1.492	0.79	2.794
simultánea tardía	<i>Leucanthemum vulgare</i>	1.336	0.867	2.089
simultánea tardía	<i>Lomatia hirsuta</i>	1.095	0.593	2.014

simultánea tardía	<i>Luma apiculata</i>	0.983	0.499	1.902
simultánea tardía	<i>Medicago lupulina</i>	1.51	0.938	2.42
simultánea tardía	<i>Mutisia spinosa</i>	0.946	0.406	2.189
simultánea tardía	<i>Phacelia secunda</i>	1.408	0.619	3.315
simultánea tardía	<i>Plantago lanceolata</i>	1.331	0.881	1.976
simultánea tardía	<i>Poa pratensis</i>	1.364	0.883	2.116
simultánea tardía	<i>Potentilla chilensis</i>	1.065	0.626	1.789
simultánea tardía	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	1.334	0.742	2.386
simultánea tardía	<i>Quercus robur</i>	1.366	0.433	4.605
simultánea tardía	<i>Rubus ulmifolius</i>	1.514	0.937	2.425
simultánea tardía	<i>Rumex acetosella</i>	1.324	0.879	1.939
simultánea tardía	<i>Sisymbrium officinale</i>	1.768	0.82	3.864
simultánea tardía	<i>Sorbus aucuparia</i>	1.376	0.72	2.624
simultánea tardía	<i>Trifolium repens</i>	1.591	0.993	2.59
simultánea tardía	<i>Veronica serpyllifolia</i>	1.359	0.726	2.597
simultánea tardía	<i>Vicia nigricans</i>	1.227	0.557	2.624
secuencial retama temprana	<i>Acaena ovalifolia</i>	0.973	0.309	3.542
secuencial retama temprana	<i>Agrostis inconspicua</i>	1.394	0.453	4.503
secuencial retama temprana	<i>Alstroemeria aurea</i>	2.092	0.565	7.391
secuencial retama temprana	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1.317	0.509	3.241
secuencial retama temprana	<i>Aristotelia chilensis</i>	1.485	0.398	5.344
secuencial retama temprana	<i>Bromus catharticus</i>	1.293	0.795	2.071
secuencial retama temprana	<i>Carex andina</i>	0.976	0.41	2.161
secuencial retama temprana	<i>Carex firmula</i>	1.121	0.447	2.806
secuencial retama temprana	<i>Carex macloviana</i>	0.986	0.368	2.528
secuencial retama temprana	<i>Cerastium fontanum</i>	1.866	0.684	5.175
secuencial retama temprana	<i>Cirsium vulgare</i>	1.223	0.688	2.055
secuencial retama temprana	<i>Cynoglossum creticum</i>	1.217	0.464	2.869

secuencial retama temprana	<i>Cynosurus echinatus</i>	1.455	0.748	2.731
secuencial retama temprana	<i>Dactylis glomerata</i>	1.515	0.866	2.515
secuencial retama temprana	<i>Dasyphyllum</i>	0.861	0.279	2.549
secuencial retama temprana	<i>Deschampsia elongata</i>	1.081	0.379	3.001
secuencial retama temprana	<i>Digitalis purpurea</i>	1.559	0.515	4.43
secuencial retama temprana	<i>Festuca bromoides</i>	1.267	0.582	2.448
secuencial retama temprana	<i>Festuca megalura</i>	1.113	0.552	2.243
secuencial retama temprana	<i>Galium hypocarpium</i>	1.113	0.447	2.539
secuencial retama temprana	<i>Geranium magellanicum</i>	1.259	0.432	3.628
secuencial retama temprana	<i>Holcus lanatus</i>	1.563	0.992	2.479
secuencial retama temprana	<i>Larix decidua</i>	2.52	0.923	8.941
secuencial retama temprana	<i>Leucanthemum vulgare</i>	1.225	0.493	2.867
secuencial retama temprana	<i>Lomatia hirsuta</i>	1.033	0.368	2.87
secuencial retama temprana	<i>Luma apiculata</i>	0.866	0.276	2.55
secuencial retama temprana	<i>Medicago lupulina</i>	1.762	0.692	4.509
secuencial retama temprana	<i>Mutisia spinosa</i>	0.743	0.243	2.148
secuencial retama temprana	<i>Phacelia secunda</i>	1.722	0.477	6.25
secuencial retama temprana	<i>Plantago lanceolata</i>	1.29	0.527	2.816
secuencial retama temprana	<i>Poa pratensis</i>	1.291	0.578	2.717
secuencial retama temprana	<i>Potentilla chilensis</i>	1.079	0.369	2.93
secuencial retama temprana	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	0.918	0.364	2.223
secuencial retama temprana	<i>Quercus robur</i>	1.16	0.181	9.265
secuencial retama temprana	<i>Rubus ulmifolius</i>	1.617	0.61	4.172
secuencial retama temprana	<i>Rumex acetosella</i>	1.846	1.066	3.338
secuencial retama temprana	<i>Sisymbrium officinale</i>	2.348	0.658	8.723
secuencial retama temprana	<i>Sorbus aucuparia</i>	1.242	0.381	4.269
secuencial retama temprana	<i>Trifolium repens</i>	2.009	0.884	4.805
secuencial retama temprana	<i>Veronica serpyllifolia</i>	1.247	0.447	3.149

secuencial retama temprana	<i>Vicia nigricans</i>	1.472	0.425	4.995
secuencial retama tardía	<i>Acaena ovalifolia</i>	0.851	0.316	2.282
secuencial retama tardía	<i>Agrostis inconspicua</i>	2.245	0.659	7.33
secuencial retama tardía	<i>Alstroemeria aurea</i>	1.125	0.224	5.065
secuencial retama tardía	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1.258	0.378	3.797
secuencial retama tardía	<i>Aristotelia chilensis</i>	0.697	0.18	2.556
secuencial retama tardía	<i>Bromus catharticus</i>	1.441	0.872	2.388
secuencial retama tardía	<i>Carex andina</i>	0.802	0.34	1.766
secuencial retama tardía	<i>Carex firmula</i>	0.969	0.407	2.274
secuencial retama tardía	<i>Carex macloviana</i>	0.848	0.339	2.027
secuencial retama tardía	<i>Cerastium fontanum</i>	1.804	0.685	4.257
secuencial retama tardía	<i>Cirsium vulgare</i>	0.692	0.352	1.263
secuencial retama tardía	<i>Cynoglossum creticum</i>	0.535	0.207	1.279
secuencial retama tardía	<i>Cynosurus echinatus</i>	1.198	0.549	2.692
secuencial retama tardía	<i>Dactylis glomerata</i>	2.419	1.453	4.167
secuencial retama tardía	<i>Dasyphyllum</i>	0.582	0.204	1.591
secuencial retama tardía	<i>Deschampsia elongata</i>	1.283	0.446	3.632
secuencial retama tardía	<i>Digitalis purpurea</i>	1.406	0.405	4.13
secuencial retama tardía	<i>Festuca bromoides</i>	1.293	0.523	3.087
secuencial retama tardía	<i>Festuca megalura</i>	1.043	0.41	2.921
secuencial retama tardía	<i>Galium hypocarpium</i>	0.78	0.265	1.977
secuencial retama tardía	<i>Geranium magellanicum</i>	0.725	0.269	1.708
secuencial retama tardía	<i>Holcus lanatus</i>	2.099	1.345	3.305
secuencial retama tardía	<i>Larix decidua</i>	0.761	0.242	2.359
secuencial retama tardía	<i>Leucanthemum vulgare</i>	0.887	0.389	1.862
secuencial retama tardía	<i>Lomatia hirsuta</i>	0.669	0.264	1.757
secuencial retama tardía	<i>Luma apiculata</i>	0.472	0.167	1.319
secuencial retama tardía	<i>Medicago lupulina</i>	0.954	0.398	1.996

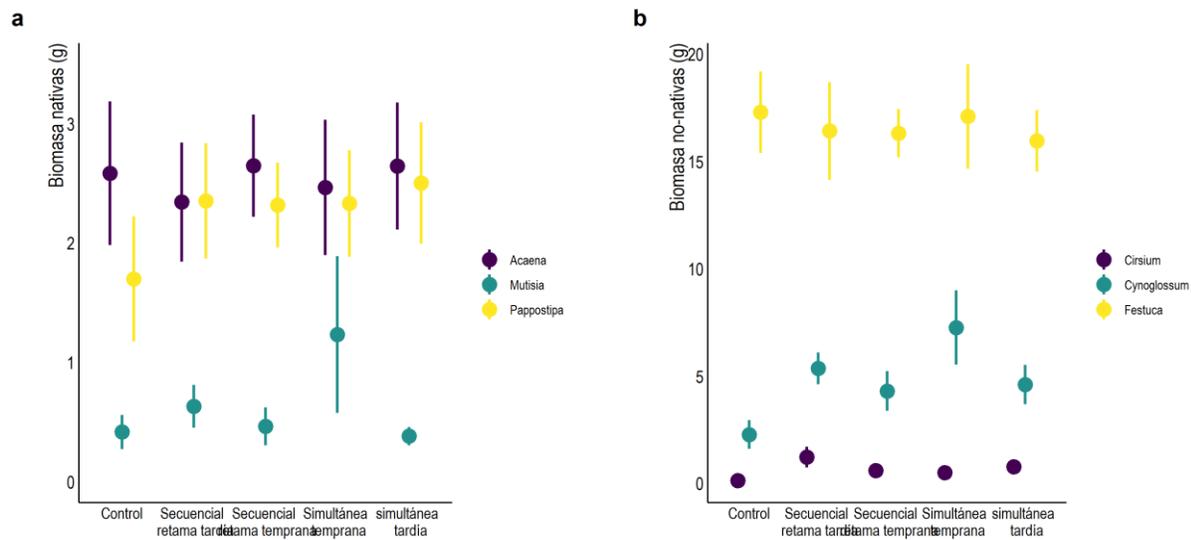
secuencial retama tardía	<i>Mutisia spinosa</i>	0.418	0.141	1.337
secuencial retama tardía	<i>Phacelia secunda</i>	1.137	0.314	3.539
secuencial retama tardía	<i>Plantago lanceolata</i>	0.799	0.32	1.79
secuencial retama tardía	<i>Poa pratensis</i>	1.314	0.672	2.451
secuencial retama tardía	<i>Potentilla chilensis</i>	0.62	0.227	1.55
secuencial retama tardía	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	0.466	0.208	1
secuencial retama tardía	<i>Quercus robur</i>	0.256	0.062	1.473
secuencial retama tardía	<i>Rubus ulmifolius</i>	0.844	0.314	2.064
secuencial retama tardía	<i>Rumex acetosella</i>	1.266	0.624	2.503
secuencial retama tardía	<i>Sisymbrium officinale</i>	1.737	0.412	6.111
secuencial retama tardía	<i>Sorbus aucuparia</i>	0.479	0.169	1.489
secuencial retama tardía	<i>Trifolium repens</i>	1.279	0.561	2.844
secuencial retama tardía	<i>Veronica serpyllifolia</i>	1.303	0.366	4.059
secuencial retama tardía	<i>Vicia nigricans</i>	0.656	0.217	1.843

Apéndice 5. 5. Efecto de los rasgos de las especies sobre su respuesta a la historia de remoción en el campo.

La tabla muestra los valores medios de las distribuciones posteriores de los parámetros que estiman el efecto de cada uno de los rasgos sobre la respuesta de las especies a los tratamientos de remoción. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media. ** es $f \geq 0.95$ e indica efecto ‘significativo’, * $0.85 > f \geq 0.95$ e indica efecto marginal.

Rasgo	Remoción	Media	f
SLA	Secuencial, retama tardía	0.359	0.882 *
SLA	Secuencial, retama temprana	0.306	0.861 *
SLA	Simultánea temprana	0.44	0.978 **
SLA	Simultánea tardía	0.171	0.801
Tamaño semilla	Secuencial, retama tardía	-0.327	0.822
Tamaño semilla	Secuencial, retama temprana	0.035	0.538
Tamaño semilla	Simultánea temprana	0.102	0.666
Tamaño semilla	Simultánea tardía	0.045	0.585
Origen	Secuencial, retama tardía	-0.121	0.613
Origen	Secuencial, retama temprana	-0.278	0.731
Origen	Simultánea temprana	-0.337	0.856 *
Origen	Simultánea tardía	-0.315	0.859 *

Apéndice 5. 6. *Biomasa (g) ± S. E de las especies vecinas no-focales en el experimento de mesocosmos.*



Apéndice 5. 7. Efecto del origen biogeográfico sobre la respuesta de las especies a la historia de remoción en mesocosmos.

La tabla muestra los valores medios de las distribuciones posteriores de los parámetros que estiman el efecto del origen biogeográfico sobre la respuesta de las especies a los tratamientos de remoción. La probabilidad del efecto (f) es la porción del intervalo de credibilidad que tiene el mismo signo que la media. ** es $f \geq 0.95$ e indica efecto ‘significativo’, * $0.85 > f \geq 0.95$ e indica efecto marginal.

Rasgo	Remoción	Media	f
Origen	Secuencial, retama tardía	0.535	0.827
Origen	Secuencial, retama temprana	0.078	0.556
Origen	Simultánea temprana	0.129	0.58
Origen	Simultánea tardía	0.17	0.627