



**Universidad de Concepción  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Departamento de Botánica  
Biología**

**DIVERSIDAD FUNCIONAL DE ESPECIES DE PLANTAS  
NO-NATIVAS A LO LARGO DE UN GRADIENTE  
ALTITUDINAL EN LOS ANDES DE CHILE CENTRAL**

Seminario de Título presentado a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción para optar al Título Profesional de Bióloga.

Por : Claudia Andrea Araneda Beltrán

Profesor Guía : Lohengrin Cavieres Gonzáles

Mayo 2022  
Concepción, Chile.



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

Este Seminario de Título ha sido desarrollado en el Departamento de Botánica,  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

Prof. Guía

Dr. Lohengrin Cavieres Gonzáles

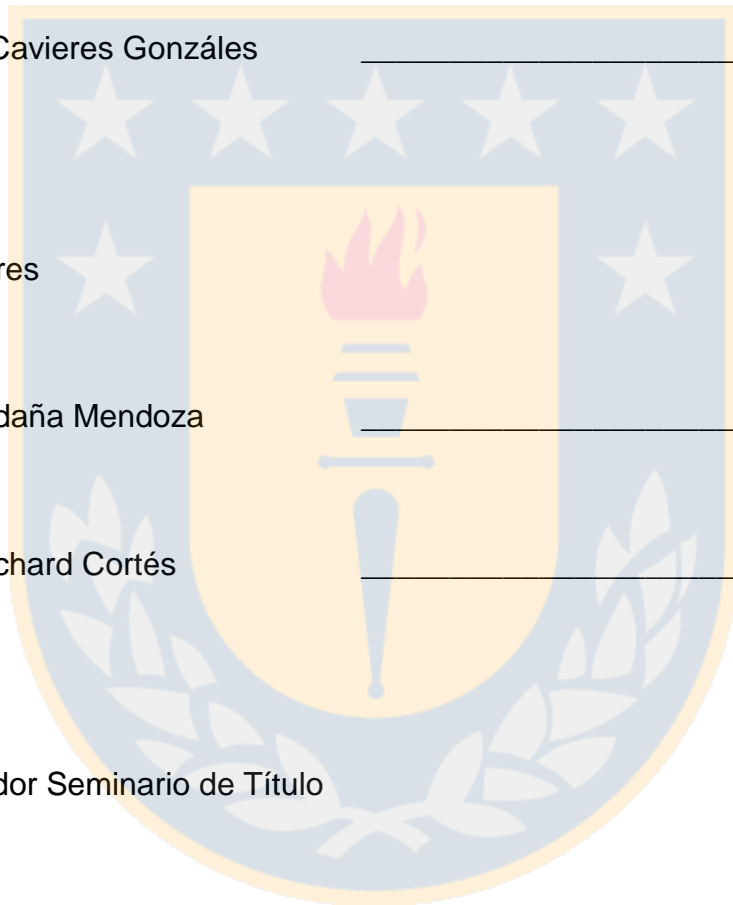
Prof. Evaluadores

Dr. Alfredo Saldaña Mendoza

Dr. Aníbal Pauchard Cortés

Prof. Coordinador Seminario de Título

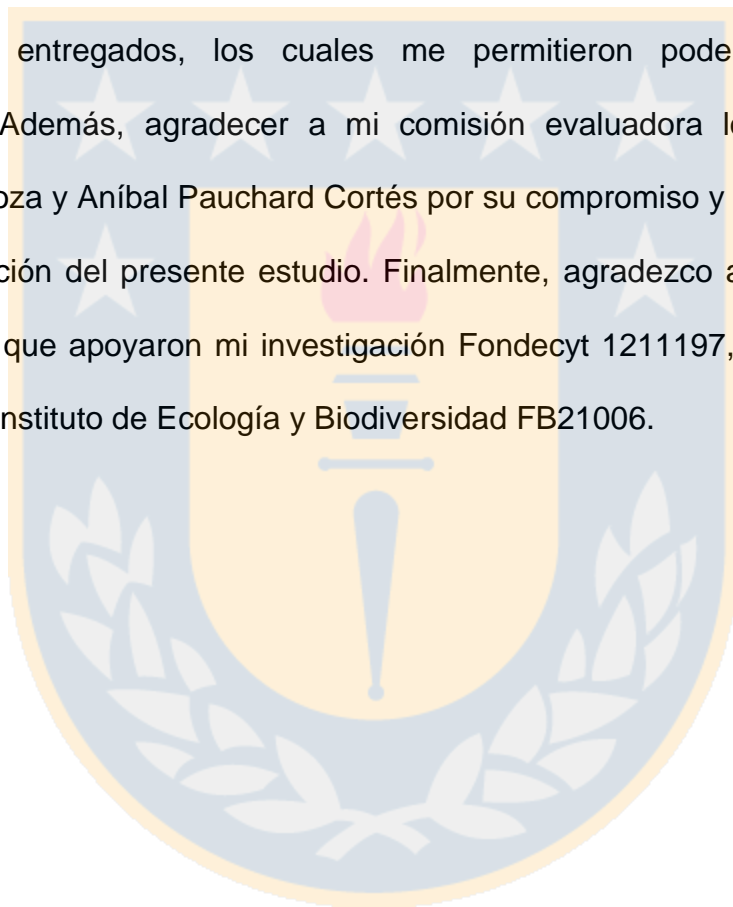
Dr. Víctor Hernández Santander



Concepción, mayo 2022

## AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a mi profesor guía del presente Seminario de Título el Dr. Lohengrin Cavieres Gonzáles por su dirección, apoyo, conocimientos brindados y su paciencia durante la realización de esta investigación. Igualmente, dar las gracias a cada una de mis compañeros de laboratorio por la ayuda prestada y los conocimientos entregados, los cuales me permitieron poder realizar esta investigación. Además, agradecer a mi comisión evaluadora los Drs. Alfredo Saldaña Mendoza y Aníbal Pauchard Cortés por su compromiso y tiempo prestado para la evaluación del presente estudio. Finalmente, agradezco a las fuentes de financiamiento que apoyaron mi investigación Fondecyt 1211197, Proyecto Anillo ACT210038 e Instituto de Ecología y Biodiversidad FB21006.



## Índice de contenidos

Resumen .....	8
Abstract .....	10
1. Introducción.....	12
2. Materiales y métodos .....	17
2.1. Área de estudio.....	17
2.2. Diseño del muestreo .....	17
2.3. Rasgos funcionales.....	20
2.3.1. Medición de los rasgos funcionales.....	21
2.4. Análisis de datos.....	22
2.4.1. Estimación de riqueza de especies .....	23
2.4.2. Estimación de diversidad funcional .....	23
2.4.2.1. Entropía Cuadrática de Rao .....	24
2.4.2.2. Dispersión funcional .....	26
3. Resultados .....	28
3.1. Riqueza de especies.....	28
3.2. Índices de diversidad funcional de múltiples rasgos .....	29
3.3. Análisis de componentes principales .....	30
4. Discusión.....	33
5. Conclusiones.....	38
6. Literatura citada.....	39
7. Anexos .....	45

## Índice de tablas

**Tabla 1:** Matriz de rasgos funcionales para cada especie presente en los cinco cuadrantes de cada una de las cuatro comunidades de estudio..... 45

**Tabla 2:** Matriz de abundancia relativa para cada especie presente en los cinco cuadrantes de cada una de las cuatro comunidades de estudio..... 46



## Índice de ilustraciones

<b>Figura 1:</b> Mapa sitio de estudio, con ubicación de los cuatro puntos de muestreo (comunidades).....	19
<b>Figura 2:</b> Riqueza de especies por cuadrante para cada comunidad.....	28
<b>Figura 3:</b> Entropía cuadrática de Rao por cuadrante para cada punto de muestreo..	29
<b>Figura 4:</b> Dispersión funcional por cuadrante para cada punto de muestreo. ....	30
<b>Figura 5:</b> Análisis de componentes principales y casco convexo (convex hull) para nueve rasgos funcionales ponderados por su respectiva abundancia relativa.....	32



## RESUMEN

Los ambientes de alta-montaña están siendo amenazados por la creciente introducción de especies no-nativas, debido al aumento de alteraciones antropogénicas, lo cual pone en riesgo la biodiversidad global y sus servicios ecosistémicos. En estos ambientes la severidad ambiental conforme aumenta la altitud constituye un filtro de hábitat importante para especies no-nativas, pudiendo generar una convergencia de rasgos funcionales en las comunidades con especies no-nativas. De acuerdo a lo anterior, hipotetizamos que la diversidad funcional de especies no-nativas disminuirá al aumentar la altitud en los Andes de Chile central. En los Andes de Chile central se seleccionaron cuatro comunidades a lo largo del gradiente altitudinal, donde en cada una se determinó riqueza y abundancia de especies no-nativas, a las cuales se les evaluó nueve rasgos funcionales. Además, se determinó la diversidad funcional de especies no-nativas de las comunidades mediante el índice de entropía cuadrática de Rao y la dispersión funcional. Luego se interpretaron los patrones encontrados mediante un análisis de componentes principales. Nuestros resultados mostraron una disminución de la riqueza de especies conforme aumento la altitud. Además, se obtuvo una disminución de la diversidad funcional al aumentar la altitud, con los dos índices de diversidad funcional utilizados. Luego mediante el análisis de componentes principales que explicaba un total de 83,4% de la varianza, se determinó que rasgos que mayormente explicaron la variación a lo largo del eje de PC1 fueron el contenido de nitrógeno foliar, la discriminación isotópica de carbono y al área foliar específicas,

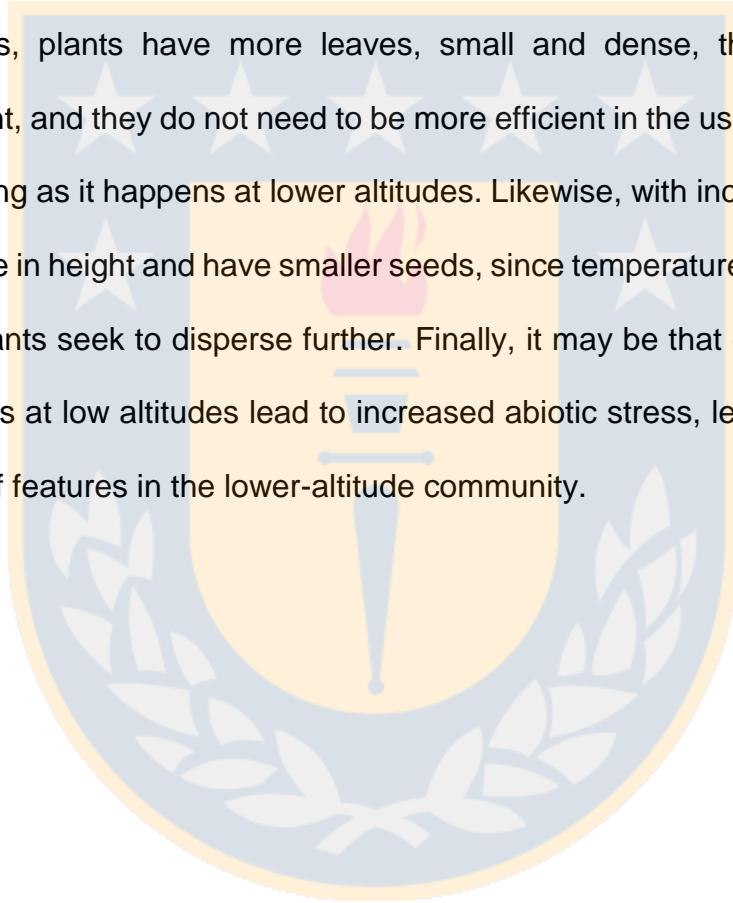


estando comunidades de menor altitud ubicadas en valores más bajos de este eje. Además, los rasgos que mayormente se relacionaron con la variación del eje de PC2 fueron área de la planta, estatura de la planta y masa de la semilla, estando ubicados en la comunidad 2 las especies con mayores valores de estos y fueron disminuyendo con la altitud. Con lo anterior se interpretó que existe una mayor convergencia de rasgos funcionales en especies no-nativas al aumentar la altitud, es decir son más parecidas funcionalmente. Igualmente, los resultados sugieren que a menor elevación las plantas invierten más en área foliar optimizando captura de luz, las hojas necesitan menos nitrógeno y son más eficientes en el uso de agua que las plantas de más arriba y hacia mayores altitudes las plantas tienen hojas más chicas y densas, por lo tanto, mayor contenido de nitrógeno, y no requieren ser más eficientes en el uso del agua pues esta no es limitante como si ocurre en las altitudes menores. Asimismo, al aumentar la altitud las plantas disminuyen la altura y presentan semillas más pequeñas, ya que la temperatura disminuye con la altitud y las plantas buscan dispersarse más lejos. Por último, puede ser que las limitaciones de agua por la sequía en altitudes bajas conduzcan a un mayor estrés abiótico, lo que estaría produciendo una mayor convergencia de rasgos en la comunidad de menor altitud.

## ABSTRACT

High mountain environments are threatened by the increasing introduction of non-native species, this is due to the increase in anthropogenic alterations, which puts global biodiversity and its ecosystem services at risk. In these environments, environmental severity as altitude increases constitutes an important habitat filter for non-native species and can generate a functional traits convergence in communities with non-native species. Based on the above, we hypothesize that the functional diversity of non-native species will decrease with increasing altitude in the Andes of central Chile. In the Chilean central Andes, four communities were selected along the altitudinal gradient, where in each one richness and abundance of non-native species was determined, to which nine functional characteristics were determined. In addition, the functional diversity of non-native species was evaluated through the use of Rao's quadratic entropy index and functional dispersion. The patterns found were then interpreted by principal component analysis. Our results showed a decrease in species richness with increasing altitude. In addition, a decrease in functional diversity was obtained with increasing altitude, with the two functional diversity indices used. Then, through a principal component analysis that explained a total of 83.4% of the variance, it was determined that the traits that mostly explained the variation along the PC1 axis were foliar nitrogen content, carbon isotopic discrimination and al specific leaf area, with lower altitude communities located at lower values of this axis. In addition, the traits that were mostly related to the variation of the PC2 axis were plant area, plant height and seed mass, the

species with the highest values of these being located in community 2 and decreasing with altitude. With the above, it was interpreted that there is a greater convergence of functional traits in non-native species with increasing altitude, that is, they are more similar functionally. Likewise, the results suggest that at lower elevations, plants invest more in leaf area optimizing light capture, leaves need less nitrogen and are more efficient in water use than plants higher up, and towards higher altitudes, plants have more leaves, small and dense, therefore, higher nitrogen content, and they do not need to be more efficient in the use of water, since this is not limiting as it happens at lower altitudes. Likewise, with increasing altitude, plants decrease in height and have smaller seeds, since temperature decreases with altitude and plants seek to disperse further. Finally, it may be that drought-induced water limitations at low altitudes lead to increased abiotic stress, leading to greater convergence of features in the lower-altitude community.



# 1. INTRODUCCIÓN

Las invasiones de plantas no-nativas están ocurriendo a una escala y velocidad sin precedentes, siendo una amenaza para la biodiversidad global y sus servicios ecosistémicos, ya que causan alteraciones en las comunidades naturales y en sus características ecológicas (Vilà et al. 2011; Pysek et al. 2012). La mayoría de los estudios en esta temática se han enfocado en tierras bajas altamente modificadas prestando poca atención a los ambientes de altitudes altas (áreas alpinas) (Pauchard et al. 2009). Estas áreas se definen como aquellas que se encuentran por encima del potencial fisiológico de crecimiento de árboles, los cuales se caracterizan por presentar condiciones climáticas adversas (Körner et al. 2011). Junto con su rigurosidad climática, estas áreas tienen baja antropización, por lo que se podrían considerar que en general están relativamente libres de plantas no-nativas (Pauchard et al. 2009). Sin embargo, diversos estudios reportan la presencia de especies no-nativas en estos hábitats (Alexander et al. 2011; Marini et al. 2013; ver revisión de Alexander et al. 2016) y aunque no todas sean invasivas algunas pueden ser un peligro inminente para los ecosistemas de montañas (Pauchard et al. 2009).

La introducción de especies no-nativas en los ecosistemas de alta montaña se relaciona principalmente con tres factores: 1) la escasez de especies no-nativas pre-adaptadas a condiciones abióticas (rigurosidad del clima), 2) bajas perturbaciones antropogénicas y 3) baja presión de propágulos no-nativos (Pauchard et al. 2009).

Sin embargo, existen indicios de que las especies no-nativas con amplias tolerancias climáticas están expandiendo su rango hacia altitudes altas (Johnston & Pickering 2001; Becker et al. 2005; Pauchard et al. 2009). Lo anterior puede ser debido al aumento en el uso de las zonas montañosas para el turismo y otros fines (aumento de alteraciones antropogénicas), lo cual aumenta las tasas de dispersión a sitios adecuados y la disponibilidad de fuentes de semillas, generando una mayor presión de propágulos y una mayor probabilidad de la introducción de especies no-nativas pre-adaptadas (Pauchard et al. 2009; Alexander et al. 2016). También, es probable que el cambio climático debilite los filtros de clima que actualmente restringen muchas de las especies no-nativas a altitudes más bajas, facilitando la invasión de estas a altitudes altas (Theurillat & Guisan 2001; Alexander et al. 2016).

Uno de los enfoques utilizados para comprender cómo las comunidades ecológicas han respondido a variaciones en su ambiente abiótico es la ecología basada en rasgos funcionales (su sigla en inglés, TBE) (Funk et al. 2016). Los rasgos funcionales se definen como cualquier característica hereditaria morfológica, fisiológica o fenológica, medible a nivel individual, que influye directamente en la adecuación ecológica (fitness) de un individuo a través de sus efectos sobre el crecimiento, la reproducción o la supervivencia (Garnier et al. 2016). Debido a que estas características medibles permiten comprender las interacciones entre los organismos y su ambiente (Cadotte et al. 2011; Funk et al. 2016). La Diversidad Funcional es el valor, rango y abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos en un ecosistema dado (Tilman et al. 2001), y se caracteriza por no

poseer intrínsecamente una correlación con la riqueza de especies (McGill et al. 2006; Cadotte et al. 2011).

Las montañas se caracterizan por gradientes ambientales muy conspicuos, donde, por ejemplo, con el aumento de la elevación disminuyen las temperaturas del aire y suelo, la duración de la temporada de crecimiento, junto con una mayor duración de la capa de nieve, frecuencia de las heladas y exposición a luz ultravioleta B (Körner 2003). Los estudios realizados sobre la distribución de especies no-nativas en ecosistemas de montaña han mostrado un patrón consistente de disminución de la riqueza de plantas no-nativas con la altitud, independientemente de región bioclimática (Alexander et al. 2016). Esta disminución se explicaría por una combinación de restricciones climáticas en la distribución de las especies y menos perturbaciones antropogénicas (Pauchard et al. 2009; Alexander et al. 2016). En particular, Alexander et al. (2011) proponen que procesos de filtrado ambiental serían los responsables de la distribución de plantas no-nativas (hipótesis de filtrado ecológico, Yang et al. 2018), ya que, las especies no-nativas encontradas en altitudes altas son un subconjunto de las encontradas en las tierras bajas.

Con el aumento de la rigurosidad ambiental a través de la altitud las especies serían filtradas en función de rasgos y valores de dichos rasgos (Cornwell & Ackerly 2009). La existencia de estos filtros lleva a una reducción en el rango de rasgos y valores de rasgos ('convergencia'), representada por la especie seleccionada en relación con la presente en el conjunto regional (Garnier et al. 2016). Así este proceso se encarga de seleccionar un conjunto de especies con atributos funcionales similares,

lo que conduce a una baja dispersión de los valores de los rasgos dentro de las comunidades (Grime 2006). Por ejemplo, al aumentar la altitud las plantas de una misma especie producen hojas más gruesas y tejidos más densos en respuesta a la disminución de la temperatura y al aumento de la irradiancia (Área foliar específica (AFE) disminuye y Masa foliar por área (sigla en inglés, LMA) aumenta) (Poorter et al. 2009). Midolo et al. (2019) corroboraron que una serie de rasgos foliares intraespecíficos varían en respuesta a la altitud, presentando patrones generales que ocurren en diferentes especies de plantas y cadenas montañosas en todo el mundo. En general, determinaron que la masa foliar por área, la concentración de nitrógeno por unidad de área (sigla en inglés, Narea), la concentración de nitrógeno por unidad de masa (sigla en inglés, Nmass) y la composición de isótopos de carbono ( $D^{13}C$ ) aumentan significativamente con la altitud. Por lo tanto, la diversidad funcional de especies no-nativas a través de un gradiente ambiental como los ecosistemas de alta montaña deberían presentar una disminución en la variación de los valores de los rasgos al aumentar la rigurosidad ambiental (a mayor altitud) debido al filtrado generado por esta.

Los hábitats de alta montaña presentes en los Andes de Chile central son una buena área de estudio para abordar esta pregunta, ya que, contemplan un amplio gradiente altitudinal caracterizado por disminución de temperaturas, aumento de precipitaciones y radiación solar (Cavieres et al. 2000). Además, al igual que diversos ecosistemas de montaña no están libres de la introducción de especies no-nativas (Cavieres et al. 2008; Pauchard et al. 2009; Alexander et al. 2016). Por lo tanto, tomando en cuenta que el filtrado de hábitat podría generar una reducción del

rango de valores de rasgos, que este filtrado se hace más fuerte al aumentar en altitud debido al aumento de la rigurosidad ambiental y que la diversidad funcional muestra la variación en el grado de expresión de funciones (es decir, valores de rasgos) se plantea la siguiente pregunta: ¿cómo se comportara la diversidad funcional de especies no-nativas a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes de Chile central? Para abordar esta pregunta se plantea la siguiente hipótesis: **La diversidad funcional de especies no-nativas disminuirá al aumentar la altitud en los Andes de Chile central.**

Para poner a prueba esta hipótesis se presentan los siguientes objetivos:

**Objetivo general:**

Determinar la diversidad funcional de especies de plantas no-nativas a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes de Chile central.

**Objetivos específicos:**

- Evaluar los valores de los rasgos funcionales de las especies de plantas no-nativas presentes en cada uno de los puntos de muestreo.
- Analizar la variación de la diversidad funcional de especies de plantas no-nativas presentes en el gradiente altitudinal.



## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

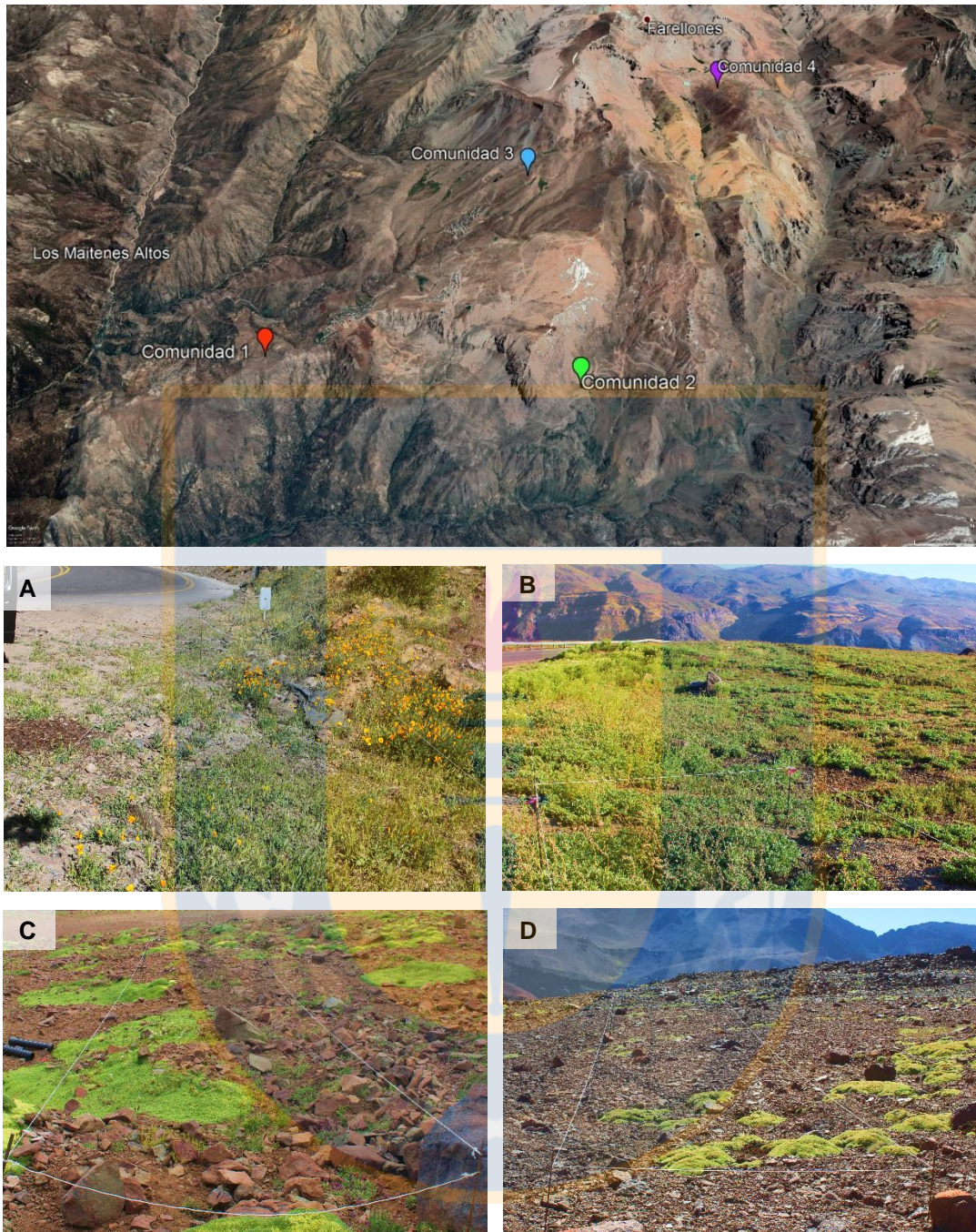
### 2.1. Área de estudio

La presente investigación se llevó a cabo en los Andes del centro de Chile ( $33^{\circ}$  S  $70^{\circ}$  W), cerca de la localidad de Farellones. Los ecosistemas presentes aquí se caracterizan por un clima de alta montaña templado con influencia de tipo mediterráneo en altitudes más bajas (Cavieres et al. 1998; Cavieres & Arroyo 1999). Las montañas de tipo mediterráneo se caracterizan por poseer una fuerte sequía estival en elevaciones más bajas (Cavieres et al. 2006). La temperatura media anual en los 2600 m s. n. m. es cercana a  $6.5^{\circ}$  C y disminuye a  $3^{\circ}$  C en los 3150 m s. n. m. (Cavieres & Arroyo 1999). Sus precipitaciones se producen principalmente en forma de nieve durante los meses de invierno, con estimaciones anuales de 900 mm a 3.000 mm, generando que la temporada de crecimiento generalmente comience a finales de noviembre con la nieve derritiéndose, y termina durante las primeras semanas de abril con las primeras nevadas (Cavieres et al. 2000).

### 2.2. Diseño del muestreo

Se determinaron cuatro puntos de muestreo (comunidades) a lo largo de un gradiente altitudinal ubicados a 2100, 2500, 3150 y 3600 m s. n. m. En cada punto

de muestreo se dispusieron consecutivamente cinco parcelas de 10 (m) x 2 (m) ubicadas cerca del camino, debido a la mayor cantidad de especies no-nativas en esta zona según lo descrito por (Seipel et al. 2012). En cada una de estas parcelas se identificaron las especies no-nativas presentes. Para luego determinar la riqueza y la abundancia (expresada en cobertura) de cada especie de planta no-nativa dentro de su respectivo cuadrante. Posteriormente, se procedió a tomar las mediciones y muestras necesaria a cada especie de planta no-nativa, con el fin de determinar los rasgos funcionales de interés en el presente estudio. El muestreo se desarrolló en primavera en la parte más baja del gradiente altitudinal para poder registrar la mayor riqueza y desarrollo vegetativo de las especies. De igual forma a lo largo del gradiente los muestreos se realizaron cuando las especies presentaban el mayor desarrollo vegetativo, excepto los referentes a las características de la semilla. Para determinar estos últimos todos los sitios se revisitaron a finales de la estación de crecimiento.



**Figura 1:** Mapa sitio de estudio, con ubicación de los cuatro puntos de muestreo (comunidades). A) Comunidad 1 ubicada a 2100 m s. n. m.; B) Comunidad 2 ubicada a 2500 m s. n. m.; C) Comunidad 3 ubicada a 3150 m s. n. m.; D) Comunidad 4 ubicada a 3600 m s. n. m.

## 2.3. Rasgos funcionales

Se evaluaron nueve rasgos funcionales para las plantas no-nativas a lo largo del gradiente altitudinal. El **área de la planta (AP)** se considera como un estimador de los recursos acumulados (Pescador et al. 2015); la **estatura de la planta (EP)** está relacionada con el vigor competitivo y la tolerancia al estrés ambiental, como lo es la protección por la capa de nieve (Körner 2003; Cornelissen et al. 2003); el **área foliar (AF)** se relaciona con el estrés por frío, radiación y la sequía (Cornelissen et al. 2003); el **área foliar específica (AFE)** se correlaciona con el crecimiento relativo y tasas fotosintéticas (Cornelissen et al. 2003); el **contenido de nitrógeno foliar (CNF)** tiende a estar estrechamente relacionado con la tasa fotosintética máxima basada en masa y con el AFE (Pérez-Harguindeguy et al. 2016); la **discriminación isótopos de carbono ( $D^{13}C$ )** está relacionado con la eficiencia del uso del agua (tolerancia a la sequía) (Dawson et al. 2002); la **relación carbono:nitrógeno foliar (C/N) foliar** está relacionada con el procesamiento de recursos del suelo y la tasa fotosintética máxima entre especies (Wright et al. 2004); la **masa de la semilla (MS)** relacionado con el aprovisionamiento de recursos para las plántulas jóvenes. Es decir, semillas grandes tienden a ayudar a las plántulas jóvenes a sobrevivir y establecerse ante los peligros ambientales. En cambio, semillas más pequeñas en grandes cantidades con el mismo esfuerzo reproductivo tienden a dispersarse más lejos de la planta madre (Cornelissen et al. 2003), y la **forma de la semilla (FS)** (cuantitativo, pero sin dimensiones) se relaciona con el entierro y persistencia en el suelo (Jiménez-Alfaro et al. 2016), ya que semillas más pequeñas

tienden a enterrarse más profundamente en el suelo lo que ayuda a su longevidad en los bancos de semillas (Pérez-Harguindeguy et al. 2016)

### 2.3.1. Medición de los rasgos funcionales

Con el fin de medir los nueve rasgos ya mencionados se escogieron aleatoriamente diez individuos por especie de planta no-nativa en cada una de las cuatro comunidades, excepto para CNF, D <sup>13</sup>C y C/N que se escogieron seis individuos. Esto se realizó utilizando los criterios de Pérez-Harguindeguy et al. (2016) para todos los rasgos, excepto para el tamaño de la planta, el cual se midió según Pescador et al. (2015). El **área de la planta** se estimó midiendo la proyección del área del dosel (cm<sup>2</sup>). Para la **estatura de la planta** se midió la distancia desde el suelo hasta los tejidos fotosintéticos más altos (cm). El **área foliar** se determinó extrayendo una hoja desarrollada y sana, a la cual se le tomó una imagen con un escáner digital y se estimó el área (m<sup>2</sup>) con el software ImageJ (Abramoff et al. 2004). Luego las hojas se pusieron a secar en una estufa a 60° por 48 hrs y posteriormente se pesaron en una balanza analítica, para estimar el **Área foliar específica**; la cual es la relación entre el área de la hoja fresca y el peso de la hoja seca (m<sup>2</sup> / kg). El **contenido de nitrógeno de la hoja** (mg/g) y la **discriminación de isótopos de carbono** se consiguió tomando 4-5 hojas por individuo, las cuales se secaron en gel de sílice y se enviaron al laboratorio de análisis biogeoquímico en el Departamento de Ecología de la Universidad Católica de Santiago para estimar

su valor. Con los datos de contenido de carbono foliar (CCF) y los de CNF se estimó **la relación carbono/ nitrógeno en hojas**. La **masa de la semilla** (mg) se consiguió tomando muestras de semillas vivas y sanas, las cuales se almacenaron en bolsas de papel y se guardaron. Luego, se limpiaron despojándolas de accesorios (retirando restos de fruto) y se secaron a temperatura ambiente. Se pesaron en una balanza analítica al menos 50 semillas por especie o en el caso de especies con semillas de muy bajo peso se consideraron tantas semillas como la balanza lo permitió para determinar su peso. De estas semillas se escogieron 10 por especie y se les tomo una imagen mediante un escáner digital. Las imágenes obtenidas se editaron con el programa GIMP 2.10 (Kimball et al. 2018) para dejarlas en blanco y negro y borrar manchas. Luego, se analizaron mediante el programa SmartGrain (Tanabata et al. 2012) para obtener la **forma de semilla**.

## 2.4. Análisis de datos

Con los datos obtenidos de los rasgos se realizaron dos matrices: la primera consta de la lista de especies presentes para cada cuadrante en cada uno de las comunidades y los valores de rasgos para cada una de ellas (Tabla 1). La segunda matriz está compuesta por la lista de especies con sus respectivas abundancias relativas (medida como cobertura de especie) (Tabla 2). Para su posterior análisis los valores de los rasgos se estandarizaron, ya sea mediante el método escalar por el máximo (dejando los valores entre 0-1) para los índices de diversidad funcional y

de especies, o con media = 0 y desviación estándar =1 para realizar los análisis de componentes principales. Además, los resultados de todos los índices se representaron en gráficos de dispersión y se les determinó la ecuación que mejor describía la tendencia de los datos para cada uno de los índices. Todas las métricas se estimaron a nivel de cuadrante.

#### **2.4.1. Estimación de riqueza de especies**

Se analizó la riqueza de especies (S) por cuadrante a lo largo del gradiente altitudinal mediante el software FDiversity (Di Rienzo et al, 2008).

#### **2.4.2. Estimación de diversidad funcional**

Luego para evaluar la variación de la diversidad funcional en el gradiente altitudinal, se utilizaron los índices de diversidad funcional: Entropía cuadrática de Rao ( $DF_Q$ ) (Rao 1982) y Dispersión funcional (DisF) (Laliberté & Legendre 2010) mediante el software FDiversity (Di Rienzo et al, 2008).

### 2.4.2.1. Entropía Cuadrática de Rao

La entropía cuadrática de Rao es una medida de diversidad funcional basada en distancias, ya que expresa la diferencia promedio entre dos individuos seleccionados al azar con reemplazos y pondera por las abundancias relativas (Botta-Dukát 2005). Este índice es recomendado para analizar patrones de convergencia o divergencia de rasgos (es decir, una disminución o aumento en la diferencia de rasgos en comparación con una expectativa aleatoria) (Ricotta & Moretti 2011), teniendo que si se encuentra un patrón general de menor dispersión de rasgos se respalda la idea de que los filtros ambientales son centrales para el ensamblaje de la comunidad (Grime 2006). Además,  $DF_Q$  presenta valores desde 0 y no tiene límite superior, excepto si la función de distancia oscila entre 0-1 él lo haría (Botta-Dukát 2005).

Rao (1982) definió la entropía cuadrática como:

$$DF_Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} p_i p_j$$

Dónde: S es una comunidad de especies caracterizada por el vector de abundancia relativa  $p = (p_1, p_2, \dots, p_S)$ . Luego,  $d_{ij}$  es la diferencia entre las especies i-th y j-th ( $d_{ij} = d_{ji}$  y  $d_{ii} = 0$ ). Esta última se calculó mediante distancia euclidiana dividida por



el número de rasgos, ya que los datos utilizados en el presente trabajo son cuantitativos (Botta-Dukát 2005). Calculando  $d_{ij}$  de la siguiente manera:

$$d_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n (X_{ik} - X_{jk})^2$$

dónde:  $n$  = el número de rasgos considerados,  $X_{ik}$  = valor del rasgo  $k$  en la especie  $i$  (Botta-Dukát 2005).

El índice de diversidad funcional de Rao ( $DF_Q$ ) combina la riqueza funcional y divergencia funcional (Mouchet et al. 2010). Así, debido a que la riqueza funcional puede ser indicativo de la intensidad de los filtros de ensamblaje ambiental (Cornwell et al. 2006), y puede tener efectos significativos en el funcionamiento del ecosistema (Clark et al. 2012; Butterfield & Suding. 2013), su uso para detectar una disminución en la riqueza funcional debido al filtrado del hábitat está justificado (Botta-Dukát & Czúcz 2016). Además, según Raavel et al. (2012), el filtrado ambiental puede influir no solo en el rango de valores de rasgos, sino también en la posición de las especies dominantes en el espacio de rasgos (divergencia funcional; Villéger et al. 2008). Como  $DF_Q$  está influenciada por ambos efectos, puede ser ventajoso cuando el objetivo es la detección del filtrado ambiental (Botta-Dukát & Czúcz 2016).

#### 2.4.2.2. Dispersión funcional

La dispersión funcional es la distancia media en el espacio de rasgos multidimensionales de especies individuales al centroide de todas las especies en el espacio de rasgos, puede dar cuenta de la abundancia de especies cambiando la posición del centroide hacia las especies más abundantes y ponderando las distancias de las especies individuales por sus abundancias relativas (Laliberté & Legendre 2010). Este índice no tiene límite superior y requiere que se registren al menos dos especies (Laliberté & Legendre 2010). Para comunidades compuestas de una sola especie Laliberté & Legendre (2010) sugieren que DisF debería ser 0. Además, puede calcularse desde cualquier distancia o medida de disimilitud y manejar cualquier número y tipo de rasgos (incluyendo más rasgos que especies) y no está fuertemente influenciado por valores atípicos (Laliberté & Legendre 2010).

La dispersión funcional puede explicar las abundancias relativas calculando el centroide ponderado de la matriz  $X = [x_{ij}]$  (especie  $\times$  rasgo) de la siguiente manera:

$$c = c_i = \frac{\sum a_j x_{ij}}{\sum a_j}$$

donde  $\mathbf{c}$  es el centroide ponderado en el espacio  $i$ -dimensional,  $a_j$  la abundancia de la especie  $j$ , y  $x_{ij}$  el atributo de la especie  $j$  para el rasgo  $i$ . DisF, la distancia media ponderada  $\bar{z}$  al centroide ponderado  $\mathbf{c}$ , luego se calcula como:

$$DisF = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$$

donde  $a_j$  es la abundancia de especies  $j$  y  $z_j$  es la distancia de las especies  $j$  al centroide ponderado  $c$ .

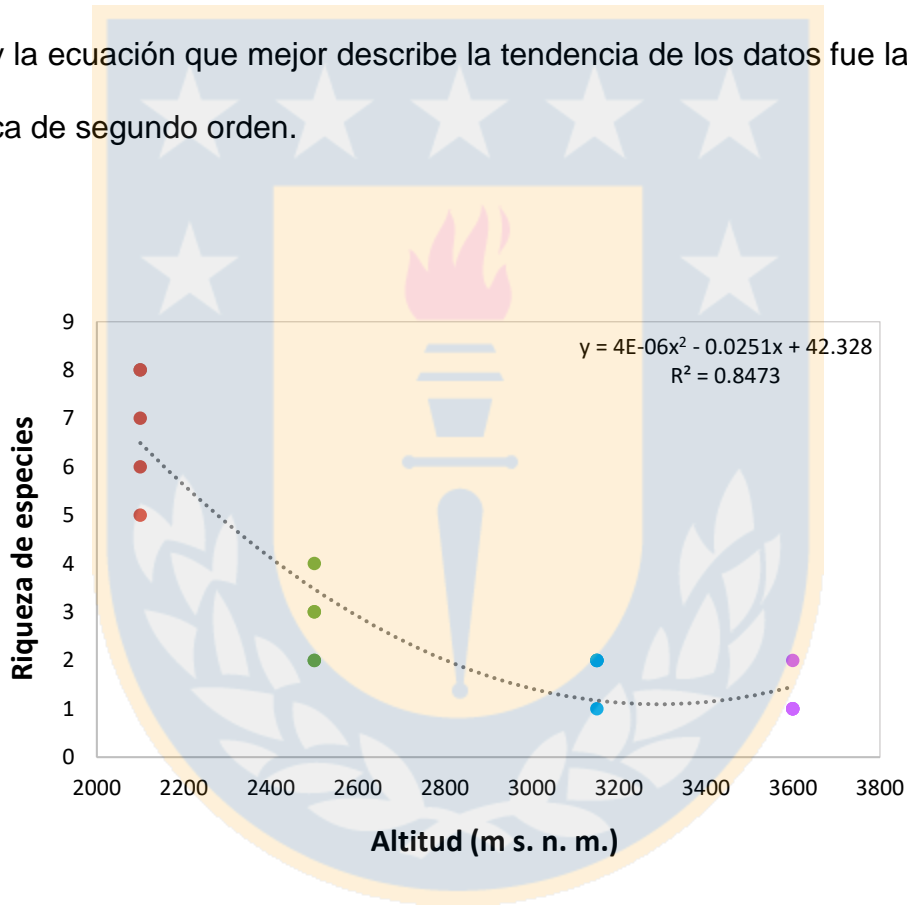
Cabe destacar que existe una correlación positiva entre DisF y DF<sub>Q</sub> dado que ambos índices apuntan a estimar la dispersión de especies en el espacio de rasgos, ponderada por sus abundancias relativas. Sin embargo, lo hacen de manera diferente (Laliberté & Legendre 2010). Por lo tanto, al calcular ambos índices podemos observar si presentan el mismo patrón de convergencia a lo largo del gradiente altitudinal a modo de reafirmar este mismo.

Para analizar a que se debía el patrón observado mediante los índices taxonómicos y funcionales, se realizaron análisis de componentes principales (ACP) mediante el programa R, utilizando las librerías ggplot2 y ggfortify. Se realizó un análisis de componentes principales mediante el uso de una matriz con cada valor de rasgo para las especies ponderados por sus respectivas abundancias relativas en cada uno de los cuadrantes de cada comunidad.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Riqueza de especies

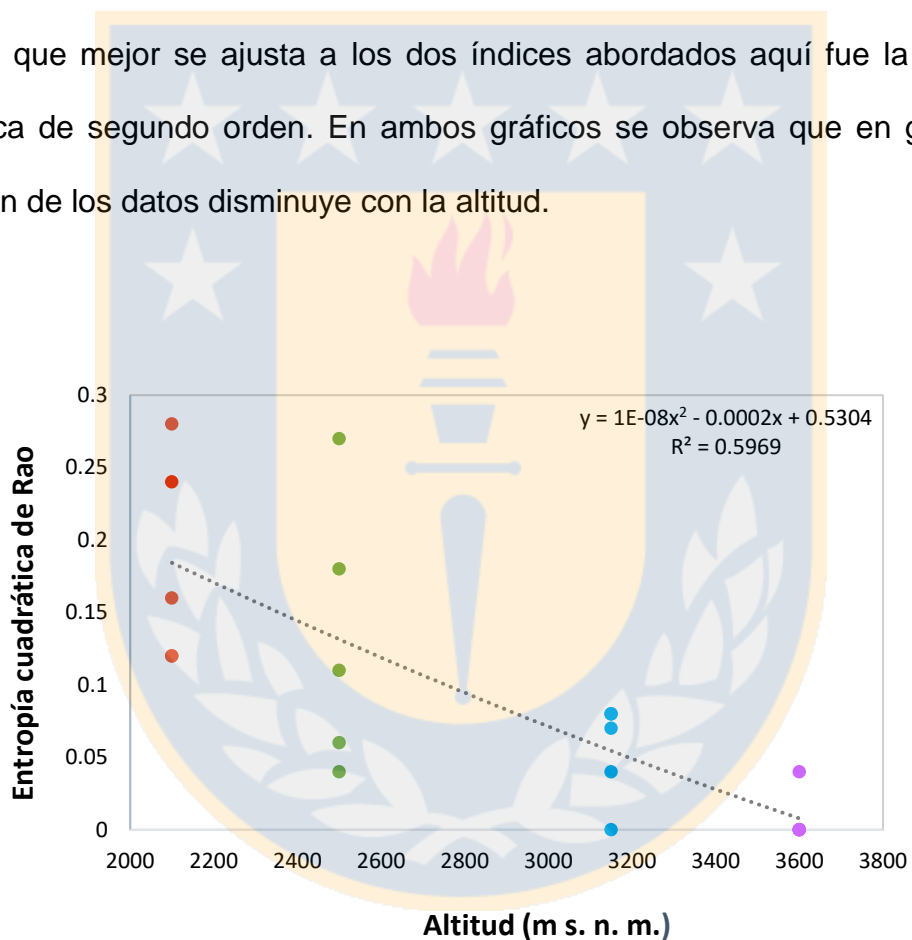
Los resultados mostraron que la riqueza de especie disminuye al aumentar la altitud (Fig. 2), y la ecuación que mejor describe la tendencia de los datos fue la ecuación polinómica de segundo orden.



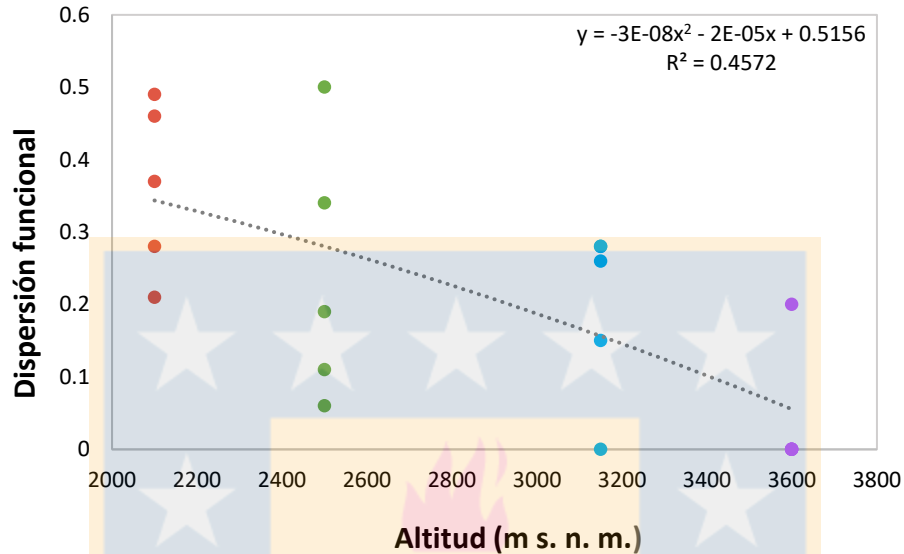
**Figura 2:** Riqueza de especies por cuadrante para cada comunidad. Comunidad 1 (2100 m s. n. m.): puntos rojos; Comunidad 2 (2500 m s. n. m.): puntos verdes; Comunidad 3 (3150 m s. n. m.): puntos celestes; Comunidad 4 (3600 m s. n. m.): puntos morados.

### 3.2. Índices de diversidad funcional de múltiples rasgos

Los índices Entropía cuadrática de Rao y Dispersión funcional, muestran que la diversidad funcional disminuye al aumentar la altitud, aunque  $DF_Q$  muestra una disminución más lineal que la dispersión funcional (Fig. 3 y 4). Sin embargo, la ecuación que mejor se ajusta a los dos índices abordados aquí fue la ecuación polinómica de segundo orden. En ambos gráficos se observa que en general la dispersión de los datos disminuye con la altitud.



**Figura 3:** Entropía cuadrática de Rao por cuadrante para cada punto de muestreo. Comunidad 1 (2100 m s. n. m.): puntos rojos; Comunidad 2 (2500 m s. n. m.): puntos verdes; Comunidad 3 (3150 m s. n. m.): puntos celestes; Comunidad 4 (3600 m s. n. m.): puntos morados.



**Figura 4:** Dispersión funcional por cuadrante para cada punto de muestreo. Comunidad 1 (2100 m s. n. m.): puntos rojos; Comunidad 2 (2500 m s. n. m.): puntos verdes; Comunidad 3 (3150 m s. n. m.): puntos celestes; Comunidad 4 (3600 m s. n. m.): puntos morados.

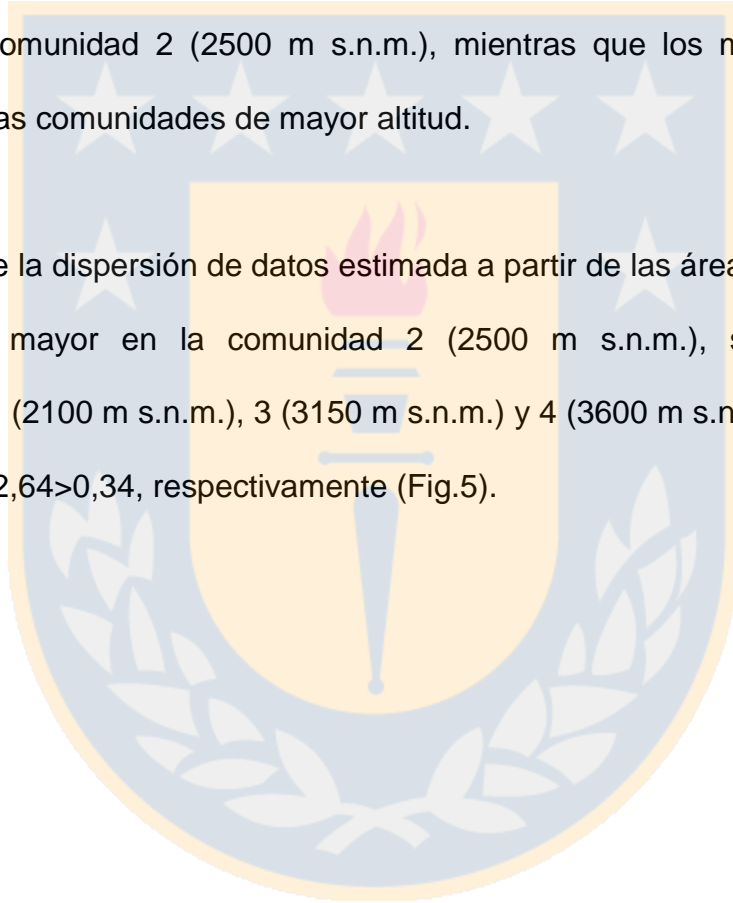
### 3.3. Análisis de componentes principales

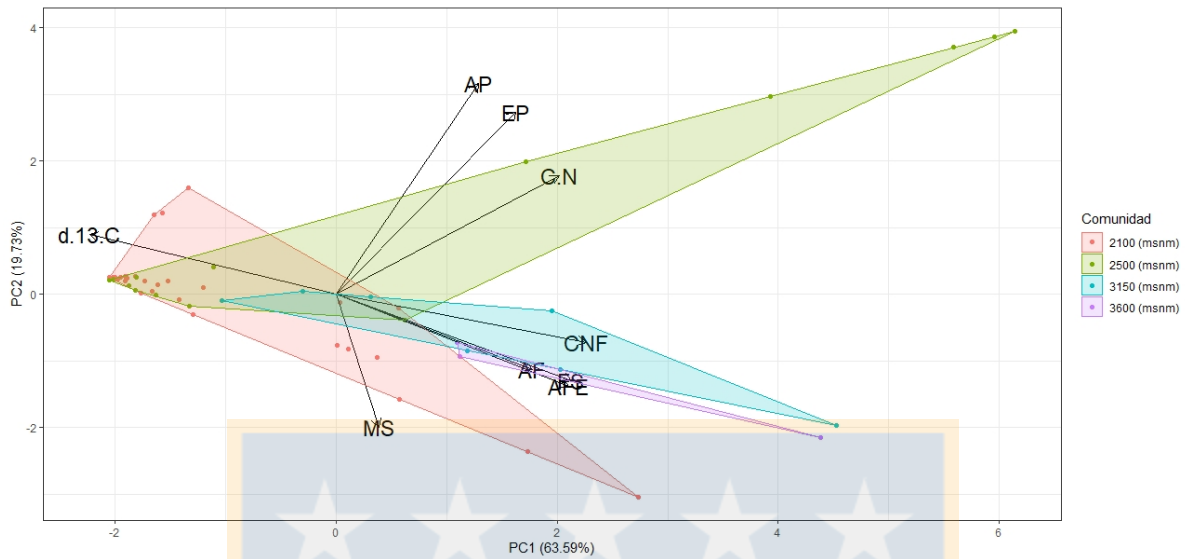
En el análisis de componentes principales (PCA, su sigla en inglés), se observa que PC1 explicó el 63,6% de la varianza total mientras que el PC2 el 19,7% (Total 83,4%). Los rasgos que mayormente explicaría la variación a lo largo del eje de PC1 fueron el contenido de nitrógeno foliar, la discriminación isotópica de carbono y al área foliar específicas. Las comunidades de menor elevación (2100 m s.n.m.) están

en su mayoría ubicadas hacia menores valores del PC1, indicando comunidades con menor nitrógeno foliar, bajo AFE y menor discriminación isotópica de carbono.

Los rasgos que mayormente se relacionan con la variación del eje de PC2 es área de la planta, estatura de la planta y masa de la semilla. Las plantas no-nativas con mayor estatura y área se encontraron en la comunidad 2 (2500 m s.n.m.), mientras que las más bajas en la comunidad 4 (3600 m s.n.m.). La masa de las semillas fue mayor en la comunidad 2 (2500 m s.n.m.), mientras que los menores valores estuvieron en las comunidades de mayor altitud.

Se observa que la dispersión de datos estimada a partir de las áreas de los cascos convexos fue mayor en la comunidad 2 (2500 m s.n.m.), seguido de las comunidades 1 (2100 m s.n.m.), 3 (3150 m s.n.m.) y 4 (3600 m s.n.m.) con valores de 8,03>5,30>2,64>0,34, respectivamente (Fig.5).





**Figura 5:** Análisis de componentes principales y casco convexo (convex hull) para nueve rasgos funcionales ponderados por su respectiva abundancia relativa. Comunidad 1 (2100 m s. n. m.); Comunidad 2 (2500 m s. n. m.); Comunidad 3 (3150 m s. n. m.); Comunidad 4 (3600 m s. n. m.). Acrónimos para rasgos: **AP:** área de la planta; **EP:** estatura de la planta; **AF:** área foliar; **AFE:** área foliar específica; **CNF:** contenido de nitrógeno foliar; **d<sup>13</sup>C:** discriminación isótopos de carbono; **C/N:** relación carbono: nitrógeno foliar; **MS:** masa de la semilla; **FS:** forma de la semilla.



## 4. DISCUSIÓN

Para lograr comprender un poco más sobre la invasión de especies de plantas no-nativas en ecosistemas alpinos y como varia su distribución a lo largo del gradiente altitudinal, determinamos la variación de su riqueza y diversidad funcional en este último. Encontramos que la riqueza de especies de plantas no-nativas disminuyó al aumentar la elevación en los Andes de Chile central, lo cual concuerda con lo mostrado en otros estudios (Haider et al. 2010; Alexander et al. 2011; Seipel et al. 2012; Zhang et al. 2015; Tanaka & Sato 2016; Haider et al. 2018; Yang et al. 2018). En nuestro muestreo encontramos que la riqueza de especies no-nativas disminuyó de un promedio de 7 especies por cuadrante en los 2100 m s.n.m. a 2 especies en los 3600 m s.n.m. Alexander et al. (2011) mostró que, tanto en el centro como en el sur de Chile, la riqueza de especies no-nativas disminuyó de ~15 a 25 especies en la parte inferior de los gradientes altitudinales analizados a menos de 5 especies en la parte superior de dichos gradientes. Las diferencias en la riqueza de especies no-nativas entre este estudio y el nuestro se puede deber a que en nuestro muestreo se determinó la riqueza de especies no-nativas para un gradiente altitudinal solo en Chile central, el cual iba de 2100-3600 m s.n.m. En cambio, en Alexander et al. (2011) tomaron muestras en el centro como en el sur de Chile y sus gradientes altitudinales eran de 1895- 3585 m s.n.m. y 274- 1668 m s.n.m., respectivamente. Lo anterior indica que se realizaron muestreos en zonas que no son propiamente tal de alta-montaña y como se sabe la introducción de especies no-nativas ocurre predominantemente en elevaciones bajas (Alexander et al. 2011).

Al comienzo de este trabajo se planteó la pregunta ¿cómo se comportara la diversidad funcional de especies no-nativas a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes de Chile central?. Para abordar esta pregunta se estudió la bibliografía encontrada y según esta se planteó la hipótesis “La diversidad funcional de especies no-nativas disminuirá al aumentar la altitud en los Andes de Chile central”. Luego de realizar los estudios pertinentes se encontró que se cumple la hipótesis planteada en primeras instancias, ya que al determinar la diversidad funcional mediante los índices Entropía cuadrática de Rao y Dispersión funcional en cuatro comunidades de especies de plantas no-nativas a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes de Chile central se obtuvo que la diversidad funcional de especies no-nativas disminuyó al aumentar la altitud en los Andes de Chile central. Lo anterior sugiere que las condiciones ambientales que ocurren con el aumento de la altitud restringen gradualmente el rango de características de rasgos adecuados, lo que resulta en una diversidad funcional más baja en las poblaciones no-nativas en elevaciones más altas (Kühn et al. 2021). Siendo el filtrado ambiental uno de los principales modeladores de las invasiones de especies no-nativas, (Tecco et al. 2010; Dainese y Bragazza 2012; Carboni et al. 2018; Bazzichetto et al. 2021) otro factor en la expansión comparativamente lenta de especies no-nativas en los ecosistemas de montaña, además de una menor presión de propágulos, menor perturbación y condiciones ambientales menos benignas en comparación con las tierras bajas (Pauchard et al. 2009). Sin embargo, con el diseño de nuestro estudio no podemos descartar si el filtrado de genotipos adaptados localmente es el mecanismo real que subyace a la variabilidad de rasgos dentro de la población

observada, que solo podría deducirse de análisis experimentales o genéticos (Kühn et al. 2021).

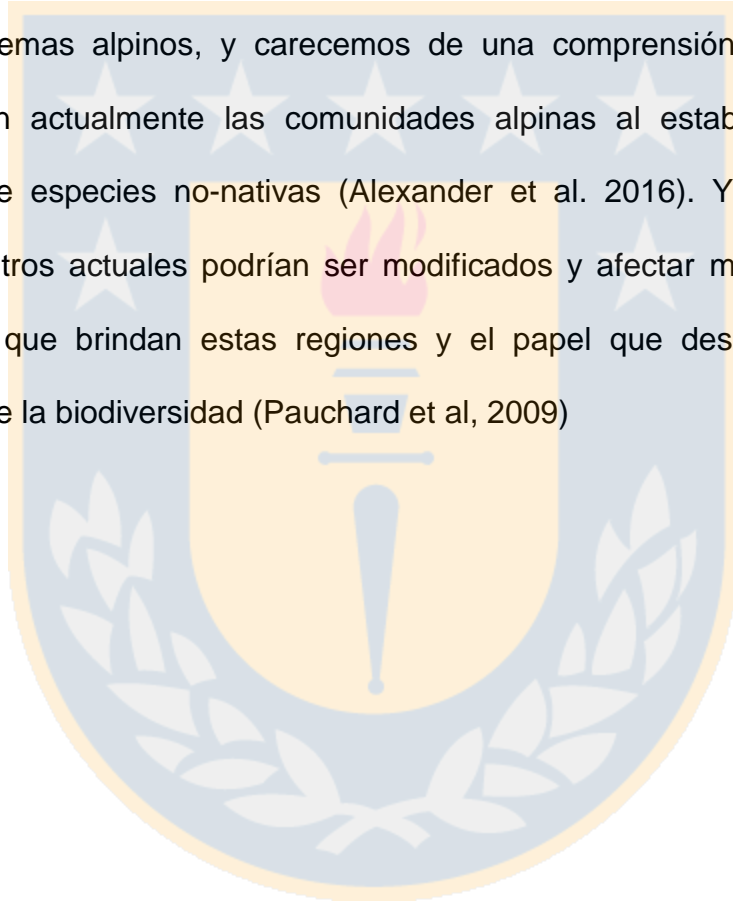
En el análisis de componentes principales se observó que PC1 (63,6%) explicó más varianza que PC2. Los rasgos que mayormente explicaron la variación a lo largo del eje de PC1 fueron el contenido de nitrógeno foliar, la discriminación isotópica de carbono y al área foliar específicas. Las comunidades de menor elevación (2100 m s.n.m) están en su mayoría ubicadas hacia menores valores del PC1, indicando comunidades con menor nitrógeno foliar, bajo AFE y menor discriminación isotópica de carbono. Esto sugiere que a menor elevación las plantas invierten más en área foliar optimizando captura de luz, las hojas necesitan menos nitrógeno y son más eficientes en el uso de agua que las plantas de más arriba. Esto se corresponde con lo que se espera en gradientes altitudinales donde el área foliar, el AFE, y la eficiencia en el uso de agua disminuyen con la altitud (Körner 2003). Hacia mayores altitudes las plantas tienen hojas más chicas y densas, por lo tanto, mayor contenido de nitrógeno, y no requieren ser más eficientes en el uso del agua pues esta no es limitante como si ocurre en las altitudes menores (Körner 2003). Los rasgos que mayormente se relacionan con la variación del eje de PC2 es área de la planta, estatura de la planta y masa de la semilla. Las plantas con mayor estatura y área basal se encontraron en la comunidad 2 (2500 m s.n.m.), mientras que las más bajas en la comunidad 4 (3600 m s.n.m.). Es conocido que la estatura de la planta se correlaciona negativamente con las temperaturas de daño (Squeo et al. 1991) y, como consecuencia, generalmente disminuye con la elevación (Körner 2003), es decir plantas de menor tamaño pueden sobrevivir mejor a mayores altitudes. La

masa de las semillas fue mayor en la comunidad 2 (2500 m s.n.m.), mientras que los menores valores estuvieron en las comunidades de mayor altitud. Lo anterior sugiere que en la parte del gradiente de menor altitud las semillas son más grandes ayudando las plántulas jóvenes a sobrevivir y establecerse en ambientes más competitivos mientras que a mayor altitud las semillas más pequeñas pueden dispersarse más lejos de la planta madre, permitiendo explorar la heterogeneidad ambiental que se da en mayores elevaciones (Cornelissen et al. 2003).

Se obtuvo que las áreas de los cascos convexos disminuían con la altitud, con la excepción que en la comunidad 2 fue un poco mayor que la comunidad 1. Esto quiere decir que las especies de plantas no-nativas al aumentar la altitud ocupan un espacio de rasgos menor, es decir son funcionalmente más parecidas (Cornwell et al. 2006). En nuestro estudio se puede apreciar que a pesar de que la diversidad funcional disminuya con la altitud, en la comunidad 2 se observa una DF y volumen del casco convexo menores que en la comunidad 1, asimismo se observa en la ACP que los valores de ciertos rasgos están en su óptimo en la comunidad dos y no en la comunidad 1 (ejemplo, plantas con mayor estatura y área). Lo anterior se puede explicar debido a que nuestro sitio de estudio es una montaña con influencias del tipo mediterráneo, es decir se caracteriza por poseer una fuerte sequía estival en elevaciones más bajas (Cavieres et al. 2006). Las limitaciones de agua en altitudes bajas podrían conducir a un mayor estrés abiótico, lo que daría como resultado una convergencia de rasgos y, por lo tanto, una disminución de la diversidad funcional para estos rasgos foliares (Wright et al. 2001; Callaway et al. 2002; Cavieres et al.

2006; Gross et al. 2013). Además, como se mencionó anteriormente en la comunidad 1 es donde las plantas son más eficientes en el uso de agua.

Este tipo de estudios son de vital importancia debido a que, aunque los ecosistemas alpinos siguen estando relativamente poco afectados por las invasiones de plantas, la información sobre la distribución de especies no-nativas es escasa y sus impactos en los ecosistemas alpinos, y carecemos de una comprensión clara de cuán resistentes son actualmente las comunidades alpinas al establecimiento y la propagación de especies no-nativas (Alexander et al. 2016). Y con el cambio climático los filtros actuales podrían ser modificados y afectar más los servicios ecosistémicos que brindan estas regiones y el papel que desempeñan en la preservación de la biodiversidad (Pauchard et al, 2009)



## 5. CONCLUSIONES

En esta investigación concluimos que la riqueza de especies no-nativas disminuye al aumentar la altitud debido a diferentes modeladores de su distribución como lo es el filtrado ambiental. Además, se determinó que la diversidad funcional de especies no-nativas disminuye al aumentar la altitud en los Andes de Chile central, ya que, la acción de los filtros de hábitat aumenta con la altitud, generando mayor convergencia de rasgos funcionales en especies no-nativas a mayor altitud. También, se concluyó que las especies de plantas no-nativas menor elevación invierten más en área foliar optimizando captura de luz, las hojas necesitan menos nitrógeno y son más eficiencia en el uso de agua que las plantas de más arriba y hacia mayores altitudes las plantas tienen hojas más chicas y densas, por lo tanto, mayor contenido de nitrógeno, y no requieren ser más eficientes en el uso del agua pues esta no es limitante como si ocurre en las altitudes menores. Asimismo, al aumentar la altitud las plantas disminuyen la altura y presentan semillas más pequeñas, ya que la temperatura disminuye con la altitud y las plantas buscan dispersarse más lejos. Por último, puede ser que las limitaciones de agua por la sequía en altitudes bajas conduzcan a un mayor estrés abiótico, lo que estaría produciendo una mayor convergencia de rasgos en la comunidad de menor altitud.

## 6. LITERATURA CITADA

- Abramoff, M.D., Maghalaes, P.J., Ram, S.J. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*. 11(7):36-42.
- Alexander, J.M., Kueffer, C., Daehler, C.C., Edwards, P.J., Pauchard, A., Seipel, T. MIREN Consortium. 2011. Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 108: 656–661.
- Alexander, J.M., Lembrechts, J. J., Cavieres, L. A., Daehler, C., Haider, S., Kueffer, C., Liu, G., McDougall, K., Milbau, A., Pauchard, A., Rew, L. J y Seipel. T. 2016. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alpine Botany* 126: 89–103.
- Bazzichetto, M., Massol, F., Carboni, M., Lenoir, J., Lembrechts, J., Joly, R., Renault, D. 2021. Once upon a time in the far south: Influence of local drivers and functional traits on plant invasion in the harsh sub-Antarctic islands. *Journal of Vegetation Science*. 32:e13057. <https://doi.org/10.1111/jvs.13057>.
- Becker, T., Dietz, H., Billeter, R., et al. 2005. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 173–83.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16: 533–540.
- Botta-Dukát, Z., & Czúcz, B. 2016. Testing the ability of functional diversity indices to detect trait convergence and divergence using individual-based simulation. *Methods in Ecology and Evolution* 7:114–126.
- Butterfield, B. J. & Suding, K. N. 2013. Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. *Journal of Ecology* 101: 9–17
- Cadotte, M. W., Carscadden, K. & Mirotnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*. 48: 079-1087.
- Callaway, R. M., Brooker, R., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., et al. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*. 417: 844–848.

- Carboni, M., Calderon-Sanou, I., Pollock, L., Violle, C., Consortium, D., Thuiller, W. 2018. Functional traits modulate the response of alien plants along abiotic and biotic gradients. *Global Ecology and Biogeography*. 27:1173–1185.
- Cavieres, L.A., Peñaloza, A., Papic, C. & Tambutti, M. 1998. Efecto nodriza del cojín *Laretia acaulis* (Cav.) Gill. et Hook. (Umbelliferae) en la zona alto-andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 337-347.
- Cavieres, L.A. & Arroyo, M.T.K. 1999. Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el valle del río Molina, Provincia de Santiago, Chile central (33 S). *Rev Geogr Chile Terra Austr* 44:79–86.
- Cavieres, L.A., Peñaloza, A & Arroyo, M. K. 2000. Altitudinal vegetation belts in the high-Andes of central Chile (33 S). *Revista Chilena de Historia Natural* 73:331- 344.
- Cavieres L.A., Badano, E. I., Sierra- Almeida, A., Gómez- González, S., Molina - Montenegro, M.A. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* 169: 59–69.
- Cavieres, L.A., Quiroz, C.L., Molina-Montenegro, M.A. 2008. Facilitation of the non-native *Taraxacum officinale* by native nurse cushion species in the high Andes of central Chile: are there differences between nurses?. *Functional Ecology*. 22: 148–156.
- Clark, C. M., Flynn, D. F. B., Butterfield, B. J. & Reich, P. B. 2012. Testing the link between functional diversity and ecosystem functioning in a minnesota grassland experiment. *PLOS ONE* 7, e52821
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N.,Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., Van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G. and Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Cornwell, W. K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D. D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–1471.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79:109–126.
- Dawson T.E., Mambelli, S., Plamboeck, A. H., Templer, P.H., Tu, K.P. 2002. Isótopos estables en ecología vegetal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 33: 507–559.



- Dainese, M., y Bragazza, L. 2012. Plant traits across different habitats of the Italian Alps: a comparative analysis between native and alien species. *Alpine Botany*. 122:11–21. DOI 10.1007/s00035-012-0101-4
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F. and Pla, L. 2008. *FDiversity*, versión 2008. Cordoba, Argentina.
- Funk, J., Larson, J. E., Ames, J. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L. and Wright, J. 2016. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol. Rev*, pp. 000–000.
- Garnier, E., Navas, M.L. & Grigulis, K. 2016. *Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University press 256 pp.
- Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*. 17: 255–260.
- Gross, N., Börger, L., Soriano-Morales, S. I., Le Bagousse-Pinguet, Y., Quero, J. L., García-Gómez, M., et al. 2013. Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology*. 101: 637–649.
- Haider, S., Alexander, J., Dietz, H., Trepl, L., Edwards, P. J., & Kueffer, C. 2010. The role of bioclimatic origin, residence time and habitat context in shaping non-native plant distributions along an altitudinal gradient. *Biological Invasions*, 12, 4003–4018.
- Haider, S., Kueffer, C., Bruelheide, H., Seipel, T., Alexander, J. M., Rew, L. J., Arévalo, J. R., Cavieres, L. A., McDougall, K. L., Milbau, A., Naylor, B. J., Speziale, K., Pauchard, A. 2018. Mountain roads and non-native species modify elevational patterns of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*. 1–12. DOI: 10.1111/geb.12727
- Jiménez-Alfaro, B., Silveira, F.A.O., Fidelis, A., Poschlod, P. & Commander, L. E. 2016. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science* 27; 637–645.
- Johnston, F. M. and Pickering, C. M. 2001. Alien plants in the Australian Alps. *Mountain Research and Development* 21: 284–91.
- Kimball, S., MATTIS, P. y NATTERER, N. 2018. *GIMP (GNU Image Manipulation Program) 2.10*. <https://www.gimp.org/>
- Körner, C. 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. (Second ed.), Springer, New York, USA.

- Körner, C., Paulsen, J., Spehn, E. 2011. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*. 121: 73–78.
- Kühn, P., Ratier Backes, A., Römermann, C., Bruelheide, H. and Haider, S. 2021. Contrasting patterns of intraspecific trait variability in native and non-native plant species along an elevational gradient on Tenerife, Canary Islands. *Annals of Botany* 127: 565–576. doi: 10.1093/aob/mcaa067
- Laliberté, E. and Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 2010, pp. 299–305.
- Marini, L., Bertolli, A., Bona, E., Federici, G., Martini, F., Prosser, F., Bommarco, R. 2013. Beta-diversity patterns elucidate mechanisms of alien plant invasion in mountains. *Global Ecology and Biogeography*.22:450–460.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21: 178–185.
- Midolo, G., De Frenne, P., Hölzel, N., Wellstein, N. 2019. Global patterns of intraspecific leaf trait responses to elevation. *Glob Change Biol*.00:1–14.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24:867–876.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C. C., Alexander, J., Edwards, P. J., Arévalo, J. R., Cavieres, L. A., Guisan, A., Haider, S., Jakobs, G., McDougall, K., Millar, C. I., Naylor, B. J., Parks, C. G., Rew, L. J. and Seipel, T. 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7(9): 479–48.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., et al. 2016. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- Pescador, D. S., de Bello, F., Valladares, F. & Escudero, A. 2015. Plant trait variation along an altitudinal gradient in Mediterranean high mountain grasslands: Controlling the species turnover effect. *PLoS ONE*, 10, 1– 16.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I. J. & Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *The New Phytologist*, 182(3): 565–588.
- Pysek P, Jarosik, R., Hulme, P.E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U. & Vilà, M. (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species,

- communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology* 18: 1725-1737.
- Raevel, V., Violle, C. & Muñoz, F. 2012. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos*, 121: 1761–1770.
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*. 21: 24-43.
- Ricotta, C. & Moretti, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*. 167:181–188.
- Seipel, T., Kueffer, C., Rew, L. J., *et al.* 2012. Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world. *Global Ecology and Biogeography* 21: 236–246.
- Squeo, F. A., Rada, F., Azocar, A., Goldstein, G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants—is it equally represented in species with different plant height. *Oecologia* 86:378–382. <https://doi.org/10.1007/bf00317604>
- Tanabata, T., Shibaya, T., Hori, K., Ebana, K. and Yano, M. 2012. "SmartGrain: High-throughput phenotyping software for measuring seed shape through image analysis", *Plant Physiology*, doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.112.205120>
- Tanaka, T. & Sato, T. 2016. Contemporary patterns and temporal changes in alien plant species richness along an elevational gradient in central Japan. *Plant Ecology and Evolution*, 149, 177–188.
- Tecco, P. A., Díaz, S., Cabido, M., and 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. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01592.x
- Theurillat, J. P. and Guisan, A. 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change* 50: 77–109.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., *et al.* 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843/845
- Vilà M, Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarosik, V., Maron, J. L., Pergl, J., Shaffner, U., Sun, Y. & Pysek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14:702-708.

- Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89: 2290–2301.
- Wright, I. J., Reich, P., Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*. 15: 423–434.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. doi:10.1038/nature02403
- Yang, M., Lu, Z., Fan, Z., Liu, X., Hens, L., De Wulf, R., Ou, X. 2018. Distribution of non-native plant species along elevation gradients in a protected area in the eastern Himalayas, China. *Alpine Botany* 128:169–178.
- Zhang, W., Yin, D., Huang, D., Du, N., Liu, J., Guo, W., & Wang, R. 2015. Altitudinal patterns illustrate the invasion mechanisms of alien plants in temperate mountain forests of northern China. *Forest Ecology and Management*, 351, 1–8.



## 7. ANEXOS

**Tabla 1:** Matriz de rasgos funcionales para cada especie presente en los cinco cuadrantes de cada una de las cuatro comunidades de estudio. Comunidad 1 (2100 m s. n. m.); Comunidad 2 (2500 m s. n. m.); Comunidad 3 (3150 m s. n. m.); Comunidad 4 (3600 m s. n. m.). Acrónimos para rasgos: **AP:** área de la planta; **EP:** estatura de la planta; **AF:** área foliar; **AFE:** área foliar específica; **CNF:** contenido de nitrógeno foliar; **D<sup>13</sup>C:** discriminación isótopos de carbono; **C/N:** relación carbono: nitrógeno foliar; **MS:** masa de la semilla; **FS:** forma de la semilla.

Comunidad	Cuadrante	Especie	Codigo	AFE	AF	AP	EP	C/N	CNF	FS	MS	D 13 C
C1	C1	<i>Avena barbata</i>	Ave_bar	20.69	0.0002953	20.3	0.3510738	21.0	43.7	6.6429792	0.008794	-27.43030401
C1	C1	<i>Centaurea melitensis</i>	Cen_mel	2.90	0.00007378	7.1	1.2637086	19.1	41.7	2.3718461	0.001828	-28.82030865
C1	C1	<i>Eschscholzia californica</i>	Esc_cal	21.52	0.00016463	13.4	2.4512334	11.0	43.4	1.2336878	0.001714	-26.73135288
C1	C1	<i>Hirschfeldia incana</i>	Hir_inc	18.35	0.00282616	12.2	7.5092094	8.5	38.2	1.3590007	0.000406	-28.13153451
C1	C1	<i>Hordeum murinum</i>	Hor_mur	26.79	0.00011184	6.6	0.9550464	8.3	44.2	3.2208113	0.0081	-27.00780346
C1	C1	<i>Lactuca seriola</i>	Lac_ser	27.15	0.00290475	9.4	2.3813328	18.1	39.6	3.7108612	0.000692857	-29.38158838
C1	C1	<i>Verbascum thapsus</i>	Ver_tha	8.53	0.00674685	24.4	11.9255136	46.2	45.6	1.6033755	0.00179	-26.4676942
C1	C2	<i>Avena barbata</i>	Ave_bar	20.69	0.0002953	20.3	0.3510738	21.0	43.7	6.6429792	0.008794	-27.43030401
C1	C2	<i>Centaurea melitensis</i>	Cen_mel	2.90	0.00007378	7.1	1.2637086	19.1	41.7	2.3718461	0.001828	-28.82030865
C1	C2	<i>Cynoglossum creticum</i>	Cyn_cre	18.99970565	0.00165604	26.7	301.82922	16.16791545	42.23002707	1.2227688	0.016286	-27.89882491
C1	C2	<i>Eschscholzia californica</i>	Esc_cal	21.52	0.00016463	13.4	2.4512334	11.0	43.4	1.2336878	0.001714	-26.73135288
C1	C2	<i>Hirschfeldia incana</i>	Hir_inc	18.35	0.00282616	12.2	7.5092094	8.5	38.2	1.3590007	0.000406	-28.13153451
C1	C2	<i>Hordeum murinum</i>	Hor_mur	26.79	0.00011184	6.6	0.9550464	8.3	44.2	3.2208113	0.0081	-27.00780346
C1	C2	<i>Lactuca seriola</i>	Lac_ser	27.15	0.00290475	9.4	2.3813328	18.1	39.6	3.7108612	0.000692857	-29.38158838
C1	C2	<i>Verbascum thapsus</i>	Ver_tha	8.53	0.00674685	24.4	11.9255136	46.2	45.6	1.6033755	0.00179	-26.4676942
C1	C3	<i>Avena barbata</i>	Ave_bar	20.69	0.0002953	20.3	0.3510738	21.0	43.7	6.6429792	0.008794	-27.43030401
C1	C3	<i>Eschscholzia californica</i>	Esc_cal	21.52	0.00016463	13.4	2.4512334	11.0	43.4	1.2336878	0.001714	-26.73135288
C1	C3	<i>Hirschfeldia incana</i>	Hir_inc	18.35	0.00282616	12.2	7.5092094	8.5	38.2	1.3590007	0.000406	-28.13153451
C1	C3	<i>Hordeum murinum</i>	Hor_mur	26.79	0.00011184	6.6	0.9550464	8.3	44.2	3.2208113	0.0081	-27.00780346
C1	C3	<i>Lactuca seriola</i>	Lac_ser	27.15	0.00290475	9.4	2.3813328	18.1	39.6	3.7108612	0.000692857	-29.38158838
C1	C3	<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Tri_ino	23.05	0.00061683	21.5	291.57975	24.4	44.3	2.6320711	0.000315385	-27.80254272
C1	C4	<i>Avena barbata</i>	Ave_bar	20.69	0.0002953	20.3	0.3510738	21.0	43.7	6.6429792	0.008794	-27.43030401
C1	C4	<i>Centaurea melitensis</i>	Cen_mel	2.90	0.00007378	7.1	1.2637086	19.1	41.7	2.3718461	0.001828	-28.82030865
C1	C4	<i>Cynoglossum creticum</i>	Cyn_cre	18.99970565	0.00165604	26.7	301.82922	16.16791545	42.23002707	1.2227688	0.016286	-27.89882491
C1	C4	<i>Hirschfeldia incana</i>	Hir_inc	18.35	0.00282616	12.2	7.5092094	8.5	38.2	1.3590007	0.000406	-28.13153451
C1	C4	<i>Hordeum murinum</i>	Hor_mur	26.79	0.00011184	6.6	0.9550464	8.3	44.2	3.2208113	0.0081	-27.00780346
C1	C4	<i>Lactuca seriola</i>	Lac_ser	27.15	0.00290475	9.4	2.3813328	18.1	39.6	3.7108612	0.000692857	-29.38158838
C1	C4	<i>Plantago lanceolata</i>	Pla_lan	22.10	0.00057103	6.2	2.4488772	20.4	41.6	2.0992013	0.001964	-26.30477231
C1	C4	<i>Verbascum thapsus</i>	Ver_tha	8.53	0.00674685	24.4	11.9255136	46.2	45.6	1.6033755	0.00179	-26.4676942
C1	C5	<i>Avena barbata</i>	Ave_bar	20.69	0.0002953	20.3	0.3510738	21.0	43.7	6.6429792	0.008794	-27.43030401
C1	C5	<i>Centaurea melitensis</i>	Cen_mel	2.90	0.00007378	7.1	1.2637086	19.1	41.7	2.3718461	0.001828	-28.82030865
C1	C5	<i>Hirschfeldia incana</i>	Hir_inc	18.35	0.00282616	12.2	7.5092094	8.5	38.2	1.3590007	0.000406	-28.13153451
C1	C5	<i>Hordeum murinum</i>	Hor_mur	26.79	0.00011184	6.6	0.9550464	8.3	44.2	3.2208113	0.0081	-27.00780346
C1	C5	<i>Plantago lanceolata</i>	Pla_lan	22.10	0.00057103	6.2	2.4488772	20.4	41.6	2.0992013	0.001964	-26.30477231
C2	C1	<i>Cynoglossum creticum</i>	Cyn_cre	17.51	0.00146337	29.1	1.3540296	22.471	40.974	1.2227688	0.016286	-24.87463126
C2	C1	<i>Polygonum aviculare</i>	Pol_avi	129.90	0.00004435	1.5	4.83021	11.524	42.358	1.519316111	0.000366	-27.8742668
C2	C1	<i>Tanacetum parthenium</i>	Tan_par	17.23	0.00071665	46.5	14.0641578	37.54	43.806	2.6998112	0.000094	-25.04763542
C2	C2	<i>Convolvulus arvensis</i>	Con_arv	20.00	0.00014692	4.6	3.4667556	17.886	45.056	1.5191134	0.00933	-27.75533422
C2	C2	<i>Tanacetum parthenium</i>	Tan_par	17.23	0.00071665	46.5	14.0641578	37.54	43.806	2.6998112	0.000094	-25.04763542
C2	C3	<i>Convolvulus arvensis</i>	Con_arv	20.00	0.00014692	4.6	3.4667556	17.886	45.056	1.5191134	0.00933	-27.75533422
C2	C3	<i>Tanacetum parthenium</i>	Tan_par	17.23	0.00071665	46.5	14.0641578	37.54	43.806	2.6998112	0.000094	-25.04763542
C2	C4	<i>Cynoglossum creticum</i>	Cyn_cre	17.51	0.00146337	29.1	1.3540296	22.471	40.974	1.2227688	0.016286	-24.87463126
C2	C4	<i>Lactuca seriola</i>	Lac_ser	22.95	0.0008778	26.7	2.1543522	24.561	44.334	3.7108612	0.000692857	-27.73092223
C2	C4	<i>Tanacetum parthenium</i>	Tan_par	17.23	0.00071665	46.5	14.0641578	37.54	43.806	2.6998112	0.000094	-25.04763542
C2	C4	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	18.67	0.00050675	5	1.068144	19.670	45.483	3.7585326	0.000404	-27.48430516
C2	C5	<i>Convolvulus arvensis</i>	Con_arv	20.00	0.00014692	4.6	3.4667556	17.886	45.056	1.5191134	0.00933	-27.75533422
C2	C5	<i>Tanacetum parthenium</i>	Tan_par	17.23	0.00071665	46.5	14.0641578	37.54	43.806	2.6998112	0.000094	-25.04763542
C2	C5	<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Tri_ino	23.05	0.00061683	29.3	6.613068	24.367	44.330	2.6320711	0.000315385	-27.80254272
C3	C1	<i>Cerastium arvense</i>	Cer_arv	19.81	0.00006497	4.9	0.318087	23.920	39.567	1.229423	0.000172	-27.10845028
C3	C1	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	23.29	0.00132938	6.5	1.4553462	9.987	47.726	3.7585326	0.000404	-28.3744002
C3	C2	<i>Cerastium arvense</i>	Cer_arv	19.81	0.00006497	4.9	0.318087	23.920	39.567	1.229423	0.000172	-27.10845028
C3	C2	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	23.29	0.00132938	6.5	1.4553462	9.987	47.726	3.7585326	0.000404	-28.3744002
C3	C3	<i>Cerastium arvense</i>	Cer_arv	19.81	0.00006497	4.9	0.318087	23.920	39.567	1.229423	0.000172	-27.10845028
C3	C3	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	23.29	0.00132938	6.5	1.4553462	9.987	47.726	3.7585326	0.000404	-28.3744002
C3	C4	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	23.29	0.00132938	6.5	1.4553462	9.987	47.726	3.7585326	0.000404	-28.3744002
C3	C5	<i>Cerastium arvense</i>	Cer_arv	19.81	0.00006497	4.9	0.318087	23.920	39.567	1.229423	0.000172	-27.10845028
C3	C5	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	23.29	0.00132938	6.5	1.4553462	9.987	47.726	3.7585326	0.000404	-28.3744002
C4	C1	<i>Cerastium arvense</i>	Cer_arv	47.65	0.00	5.1	0.164934	19.349	41.570	2.1081569	0.000402	-27.85447116
C4	C1	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	22.06	0.00	3.1	0.6455988	12.890	42.419	3.536381	0.000382	-27.04875587
C4	C2	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	22.06	0.00	3.1	0.6455988	12.890	42.419	3.536381	0.000382	-27.04875587
C4	C3	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	22.06	0.00	3.1	0.6455988	12.890	42.419	3.536381	0.000382	-27.04875587
C4	C4	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	22.06	0.00	3.1	0.6455988	12.890	42.419	3.536381	0.000382	-27.04875587
C4	C5	<i>Taraxacum officinale</i>	Tar_off	22.06	0.00	3.1	0.6455988	12.890	42.419	3.536381	0.000382	-27.04875587

**Tabla 2:** Matriz de abundancia relativa para cada especie presente en los cinco cuadrantes de cada una de las cuatro comunidades de estudio. Comunidad 1 (2100 m s. n. m.); Comunidad 2 (2500 m s. n. m.); Comunidad 3 (3150 m s. n. m.); Comunidad 4 (3600 m s. n. m.).

Comunidad	Cuadrante	Especie	Abundancia relativa
C1	C1	<i>Avena barbata</i>	0.319148936
C1	C1	<i>Centaurea melitensis</i>	0.021276596
C1	C1	<i>Eschscholzia californica</i>	0.531914894
C1	C1	<i>Hirschfeldia incana</i>	0.021276596
C1	C1	<i>Hordeum murinum</i>	0.063829787
C1	C1	<i>Lactuca serriola</i>	0.021276596
C1	C1	<i>Verbascum thapsus</i>	0.021276596
C1	C2	<i>Avena barbata</i>	0.285714286
C1	C2	<i>Centaurea melitensis</i>	0.028571429
C1	C2	<i>Cynoglossum creticum</i>	0.028571429
C1	C2	<i>Eschscholzia californica</i>	0.428571429
C1	C2	<i>Hirschfeldia incana</i>	0.028571429
C1	C2	<i>Hordeum murinum</i>	0.142857143
C1	C2	<i>Lactuca serriola</i>	0.028571429
C1	C2	<i>Verbascum thapsus</i>	0.028571429
C1	C3	<i>Avena barbata</i>	0.092592593
C1	C3	<i>Eschscholzia californica</i>	0.185185185
C1	C3	<i>Hirschfeldia incana</i>	0.037037037
C1	C3	<i>Hordeum murinum</i>	0.648148148
C1	C3	<i>Lactuca serriola</i>	0.018518519
C1	C3	<i>Tripleurospermum inodorum</i>	0.018518519
C1	C4	<i>Avena barbata</i>	0.06122449
C1	C4	<i>Centaurea melitensis</i>	0.020408163
C1	C4	<i>Cynoglossum creticum</i>	0.020408163
C1	C4	<i>Hirschfeldia incana</i>	0.020408163
C1	C4	<i>Hordeum murinum</i>	0.816326531
C1	C4	<i>Lactuca serriola</i>	0.020408163
C1	C4	<i>Plantago lanceolata</i>	0.020408163
C1	C4	<i>Verbascum thapsus</i>	0.020408163
C1	C5	<i>Avena barbata</i>	0.272727273
C1	C5	<i>Centaurea melitensis</i>	0.090909091
C1	C5	<i>Hirschfeldia incana</i>	0.090909091
C1	C5	<i>Hordeum murinum</i>	0.454545455
C1	C5	<i>Plantago lanceolata</i>	0.090909091
C2	C1	<i>Cynoglossum creticum</i>	0.012987013
C2	C1	<i>Polygonum aviculare</i>	0.012987013
C2	C1	<i>Tanacetum parthenium</i>	0.974025974
C2	C2	<i>Convolvulus arvensis</i>	0.090909091
C2	C2	<i>Tanacetum parthenium</i>	0.909090909
C2	C3	<i>Convolvulus arvensis</i>	0.047619048
C2	C3	<i>Tanacetum parthenium</i>	0.952380952
C2	C4	<i>Cynoglossum creticum</i>	0.045454545
C2	C4	<i>Lactuca serriola</i>	0.045454545
C2	C4	<i>Tanacetum parthenium</i>	0.454545455
C2	C4	<i>Taraxacum officinale</i>	0.454545455
C2	C5	<i>Convolvulus arvensis</i>	0.142857143
C2	C5	<i>Tanacetum parthenium</i>	0.714285714
C2	C5	<i>Tripleurospermum inodorum</i>	0.142857143
C3	C1	<i>Cerastium arvense</i>	0.5
C3	C1	<i>Taraxacum officinale</i>	0.5
C3	C2	<i>Cerastium arvense</i>	0.375
C3	C2	<i>Taraxacum officinale</i>	0.625
C3	C3	<i>Cerastium arvense</i>	0.833333333
C3	C3	<i>Taraxacum officinale</i>	0.166666667
C3	C4	<i>Taraxacum officinale</i>	1
C3	C5	<i>Cerastium arvense</i>	0.5
C3	C5	<i>Taraxacum officinale</i>	0.5
C4	C1	<i>Cerastium arvense</i>	0.5
C4	C1	<i>Taraxacum officinale</i>	0.5
C4	C2	<i>Taraxacum officinale</i>	1
C4	C3	<i>Taraxacum officinale</i>	1
C4	C4	<i>Taraxacum officinale</i>	1
C4	C5	<i>Taraxacum officinale</i>	1