



DISTRIBUCIÓN DE UNA LEÑOSA EXÓTICA INVASORA EN UN SISTEMA DE MONTAÑA ¿OCUPAN *COTONEASTER FRANCHETII* Y LA LEÑOSA NATIVA *POLYLEPIS AUSTRALIS* (ROSACEAE) HÁBITATS SIMILARES?

DISTRIBUTION OF A WOODY INVASIVE IN A MOUNTAIN SYSTEM: DO *COTONEASTER FRANCHETII* AND THE WOODY NATIVE *POLYLEPIS AUSTRALIS* (ROSACEAE) OCCUPY SIMILAR HABITATS?

M. Cecilia Ferrero^{1*}, Diego E. Gurvich^{1,2}, Paula I. Marcora¹ & Paula A. Tecco^{1,2}

SUMMARY

Background and aims: Invasive plants succeeding at high-elevation ecosystems threaten biodiversity and ecosystem services conservation in mountain protected areas. In this study we assessed whether an exotic woody species, *Cotoneaster franchetii* Bois, responds to mountain environmental heterogeneity in a similar way to the dominant coexisting native woody species, *Polylepis australis* Bitter, or if it instead occupies a greater variety of habitats aided by the wide environmental tolerance expected for mountain invaders.

M&M: We recorded *C. franchetii* and *P. australis* occurrence and cover in 120 square plots between 1200 and 2200 masl, inside and surrounding “Quebrada del Condorito” National Park and “Pampa de Achala” natural reserve (Córdoba, Argentina). We compared both species’ distribution and its relationship with vegetation and topography.

Results: Each species dominated at different elevations. However, at local scale, both species were more frequent in plots placed at valleys and south-facing steep slopes, with less cover of tussock grassland and more rock cover. Contrary to the native species, *C. franchetii* cover was unaffected by vegetation and topographic characteristics.

Conclusions: High occurrence and no restrictions for increasing cover once established suggest a high spread potential of *C. franchetii* in these mountains. *Polylepis australis* is seemingly at risk since both species share habitat preferences. Wide environmental tolerance would not only trigger upward expansion of invasive species in mountains but also towards natural vegetation.

KEY WORDS

Córdoba mountains, elevational gradient, exotic plant species, habitat preference, protected areas, Quebrada del Condorito National Park.

RESUMEN

Introducción y objetivos: El aumento de plantas invasoras en ecosistemas de altura amenaza la conservación de la biodiversidad y de los servicios ecosistémicos en áreas protegidas de montaña. En este trabajo evaluamos si una leñosa exótica, *Cotoneaster franchetii* Bois, responde a la heterogeneidad ambiental de manera similar a la leñosa nativa dominante, *Polylepis australis* Bitter, o si puede ocupar una mayor variedad de hábitats dado el carácter generalista que se espera de ella.

M&M: Registramos la ocurrencia y cobertura de ambas especies en 120 parcelas entre los 1200 y los 2200 msnm, dentro y en inmediaciones del Parque Nacional Quebrada del Condorito y la Reserva Hídrica Pampa de Achala (Córdoba, Argentina). Comparamos su distribución en relación con la vegetación y la topografía.

Resultados: Cada especie dominó en altitudes diferentes pero, a escala local, ambas fueron más frecuentes en valles y laderas sur, con menor cobertura de pajonal y mayor cobertura rocosa y pendiente. Al contrario que la nativa, la cobertura de *C. franchetii* no se vio afectada por las características topográficas ni de la vegetación circundante.

Conclusiones: La elevada ocurrencia de *C. franchetii* y la ausencia de restricciones para aumentar su cobertura una vez establecida sugieren un elevado potencial invasor. Su expansión representa un riesgo directo para *P. australis* por preferir hábitats similares. Al igual que en la expansión altitudinal, una elevada tolerancia ambiental promovería la invasión por leñosas hacia la vegetación natural en montañas.

PALABRAS CLAVE

Áreas protegidas, gradiente altitudinal, Parque Nacional Quebrada del Condorito, plantas exóticas, preferencia de hábitat, Sierras de Córdoba.

1. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC), Córdoba, Argentina

2. Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina

*cferrero@imbiv.unc.edu.ar

Citar este artículo

FERRERO, M. C., D. E. GURVICH, P. I. MARCORA & P. A. TECCO. 2023. Distribución de una leñosa exótica invasora en un sistema de montaña ¿ocupan *Cotoneaster franchetii* y la leñosa nativa *Polylepis australis* (Rosaceae) hábitats similares?. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 19-36.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v58.n1.38464>

Recibido: 2 Ago 2022

Aceptado: 21 Dic 2022

Publicado impreso: 31 Mar 2023

Editor: Juan Carlos Moreno Saiz 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas son consideradas actualmente una problemática ambiental que merece una especial y urgente atención (ej., IPBES, 2019; Pyšek *et al.*, 2020). Las especies invasoras constituyen una amenaza para la diversidad biológica global y tienen importantes impactos en la dinámica de los ecosistemas, con enormes costos socio-económicos asociados (Vilà & Hulme, 2017; Shackleton *et al.*, 2018; Pyšek *et al.*, 2020; Rai *et al.*, 2022). Los sistemas de montañas alrededor del mundo no están exentos de esta problemática (Pauchard *et al.*, 2009, 2016; Alexander *et al.*, 2016). Aunque el grado de invasión es aún menor en comparación con ecosistemas a menores altitudes, existe un aumento en el número de plantas exóticas que ascienden a altitudes cada vez mayores (Pauchard *et al.*, 2009; Alexander *et al.*, 2011; Pyšek *et al.*, 2011). Los ecosistemas de montaña son puntos calientes de biodiversidad global: contienen alrededor de un cuarto de la diversidad terrestre y gran cantidad de endemismos (Rahbek *et al.*, 2019; Perrigo *et al.*, 2020; Körner, 2021). Además, tienen un gran valor socio-cultural, al brindar importantes bienes y servicios ecosistémicos (ej., proveen de agua potable a gran parte de la población mundial, tienen un importante valor estético, histórico y recreativo, entre otros; Mengist *et al.*, 2020; Viviroli *et al.*, 2020). En este sentido, se estima que alrededor de un tercio de las áreas protegidas y reservas naturales del mundo se encuentran en estos ambientes (Kueffer *et al.*, 2013). Las plantas exóticas invasoras, principalmente aquellas capaces de invadir las comunidades naturales, representan actualmente una de las principales amenazas para estas reservas, poniendo en riesgo el cumplimiento de sus objetivos (Foxcroft *et al.*, 2013, 2017). En este contexto, comprender la dinámica de las invasiones en ecosistemas de montaña (ej. vías de dispersión, preferencias de hábitat, interacciones bióticas con la vegetación nativa, entre otras), contribuye al diseño de estrategias de monitoreo y manejo más efectivas que puedan reducir los impactos de las especies invasoras en las áreas protegidas.

Se ha descrito una disminución de la riqueza de especies exóticas con el aumento de la altitud (Seipel *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2015; Guo *et al.*, 2018). En particular, se ha observado que las

invasoras que llegan a mayores altitudes son, en realidad, un subconjunto de las especies exóticas presentes a menores altitudes (Alexander *et al.*, 2011; Marini *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2015; Steyn *et al.*, 2017). A partir de este patrón, la Hipótesis de Filtros Ecológicos Direccionales (*Directional Ecological Filtering*) propone que la riqueza de especies exóticas a lo largo del gradiente altitudinal es el resultado del filtrado continuo de especies con nichos climáticos cada vez más amplios (Alexander *et al.*, 2011). En base a esta idea se espera que las especies exóticas que logran invadir mayores altitudes sean aquellas que poseen una amplia tolerancia ambiental y climática y no necesariamente especialistas de clima de montaña (Alexander *et al.*, 2011; Marini *et al.*, 2013; Steyn *et al.*, 2017). Este patrón de distribución de plantas exóticas en la altitud es diferente al de las especies nativas, las cuales muestran una elevada especialización a diferentes rangos altitudinales y, por ello, dan lugar a patrones de reemplazo de especies con la altitud (Cabido *et al.*, 1998; Giorgis *et al.*, 2017; Körner, 2021). Asimismo, se ha observado que la expansión de exóticas invasoras en montañas ocurre, principalmente, a través de senderos, caminos y rutas, donde el tránsito y los elevados niveles de disturbio favorecen la dispersión y el establecimiento de propágulos exóticos (Pauchard *et al.*, 2009; Pollnac *et al.*, 2012; Seipel *et al.*, 2012; Liedtke *et al.*, 2020; Álvarez *et al.*, 2022). A partir de estos patrones, se ha sugerido que la actividad humana (como fuente de propágulos y de disturbio) y el tiempo de residencia tienen un rol primordial en la expansión altitudinal de las especies exóticas (Pauchard & Alaback, 2004; Pauchard *et al.*, 2009; Pyšek *et al.*, 2011; Giorgis *et al.*, 2011; Tecco *et al.*, 2016).

A diferencia de los patrones en la altitud, se conoce mucho menos sobre los factores que influyen en la expansión y la distribución de las especies invasoras desde las vías de distribución hacia la vegetación natural adyacente (Pollnac & Rew, 2014; McDougall *et al.*, 2018; Fuentes-Lillo *et al.*, 2021; Álvarez *et al.*, 2022). Se ha propuesto que cuando una especie invasora comienza a ocupar áreas naturales o seminaturales alejados de las fuentes primarias de disturbio y propágulos (i.e., una transición entre una fase primaria y una secundaria de la invasión; Dietz & Edwards, 2006), otros factores tales como las características

del hábitat y de la vegetación nativa comiencen a modular su establecimiento y abundancia (Dietz & Edwards, 2006; Cavieres *et al.*, 2008; Pollnac & Rew, 2014; McDougall *et al.*, 2018; Tapella *et al.*, 2021). En los ecosistemas de montaña la acción de múltiples gradientes a diferentes escalas produce una gran cantidad de condiciones ambientales que varían a distancias muy cortas (ej., producto de la interacción entre la temperatura, la precipitación y el relieve; Körner, 2007, 2021) y que condicionan los patrones de distribución de la vegetación (Körner, 2021). Es esperable entonces que, al igual que con las especies nativas, la multiplicidad de hábitats pueda afectar de manera diferencial la dinámica de invasión a escalas más locales (ej. que colonicen más frecuentemente parches con mayor nivel de disturbio, o más protegidos del ganado, con un microclima más benigno, entre otros; Giorgis *et al.*, 2011; Pollnac & Rew, 2014; Lembrechts *et al.*, 2016, 2018). Alternativamente, dado el carácter generalista que se propone para las especies invasoras de montañas (Alexander *et al.*, 2011), es posible que encuentren menos factores que limiten su expansión y persistencia.

Las Sierras Grandes de Córdoba son ambientes con una gran diversidad biológica y un elevado número de endemismos (Cabido *et al.*, 1998, 2003; Giorgis *et al.*, 2021). Asimismo, son la cabecera de las principales cuencas hídricas (Cingolani *et al.*, 2015; Poca *et al.*, 2017) y constituyen un importante recurso turístico y recreativo (Cabido *et al.*, 2003; Cingolani *et al.*, 2022) en la provincia de Córdoba. A pesar de su elevado valor económico y social, los ecosistemas de las Sierras Grandes sufren una importante degradación vinculada a la urbanización, los incendios, el sobrepastoreo y las invasiones por especies exóticas (Argañaraz *et al.*, 2015; Giorgis *et al.*, 2021; Cingolani *et al.*, 2022). En las zonas más altas de estas montañas, se encuentran el Parque Nacional Quebrada del Condorito (PNQC) y la Reserva Hídrica Provincial Pampa de Achala, que buscan proteger tanto la fuente de agua dulce como la diversidad biológica de la zona, incluido los bosquecillos de altura de *Polylepis australis* Bitter (Cabido *et al.*, 2003; APN, 2017). Por otra parte, si bien la invasión por leñosas exóticas aún se encuentra principalmente asociada a las fuentes de propágulos y disturbios (camino, rutas, asentamientos humanos; Giorgis *et al.*, 2011, 2016), el arbusto *Cotoneaster franchetii* Bois

invade la vegetación natural de las áreas protegidas de la zona y alrededores (Paiaro *et al.*, 2011; Tapella *et al.*, 2021; Ferrero *et al.*, 2022). Sin embargo, no se tiene conocimiento aún sobre los factores a escala local que puedan influir específicamente en la distribución y abundancia de esta especie en el área de estudio. En un primer relevamiento realizado en la región hace más de una década, se sugirió que un conjunto de especies leñosas exóticas invasoras se estaban expandiendo en altitud ocupando hábitats con condiciones abióticas más benignas, es decir, valles y laderas en posiciones topográficas bajas, con suelos desarrollados, mayor humedad y más protegidos del viento (Giorgis *et al.*, 2011). Asimismo, su ocurrencia también se asoció con laderas de pendientes pronunciadas, donde el fuego y el ganado tienen un acceso más restringido y, por lo tanto, el nivel de disturbio es menor (Giorgis *et al.*, 2011). Esos hábitats son similares a los que actualmente ocupa *P. australis*, la leñosa dominante en las partes más elevadas, con la cual *C. franchetii* coexiste en gran parte del gradiente altitudinal de las Sierras Grandes (Cingolani *et al.*, 2004, 2008; Renison *et al.*, 2006). No obstante, en ese trabajo no se describieron patrones especie-específicos. En este contexto nos preguntamos: ¿Cómo se relacionan la ocurrencia y cobertura de *C. franchetii* y *P. australis* con las principales características de hábitat? Dados los antecedentes, es posible que *C. franchetii* regenere y domine en hábitats similares a los que ocupa la nativa o que, alternativamente, dado el carácter generalista esperado para las invasoras en montañas, sea más flexible que la nativa en los hábitats que puede ocupar. En el primer caso se espera encontrar una respuesta similar entre la ocurrencia y la cobertura de ambas especies a las variables que describen el hábitat, mientras que en el caso alternativo la invasora presentará menos relaciones significativas con estas características que su contraparte nativa. Con este trabajo, queremos dar una primera aproximación a los factores que, a escala local, puedan modelar la distribución de una leñosa invasora en la vegetación natural de ecosistemas de montañas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área y especies de estudio

El estudio se realizó en la parte más elevada

de las montañas de la provincia de Córdoba. Las Sierras de Córdoba están compuestas por tres cordones montañosos que corren paralelos en dirección norte-sur y abarcan una extensión de 430 km de norte a sur (29°000 S, 33°120 S) y 110 km de este a oeste (64°180 O, 65°290 O; aproximadamente 33.700 km²). El área de estudio comprende una transecta altitudinal entre los 1200 y los 2200 msnm, en la ladera oriental de las Sierras Grandes, donde el nivel de invasión es mayor en comparación con la ladera occidental (Giorgis *et al.*, 2011). Las Sierras Grandes corresponden al cordón montañoso central y es el que alcanza las mayores altitudes. Posee un pico máximo a 2790 msnm (el cerro Champaquí), aunque la mayor parte del cordón se encuentra por debajo de los 2400 msnm (Giorgis *et al.*, 2021; Cingolani A. M., com. pers.). Las Sierras Grandes cuentan con una importante heterogeneidad vinculada a diferentes gradientes ambientales (como la altitud, la topografía y las características del suelo), así como producto de diferentes disturbios de origen antrópico, incluida la invasión por especies exóticas, dando lugar a las diferentes fisonomías y comunidades florísticas que se presentan allí (Cabido *et al.*, 1987; Cingolani *et al.*, 2003, 2004, 2022; Giorgis *et al.*, 2017, 2021). En líneas generales, las comunidades vegetales se distribuyen en el gradiente altitudinal formando dos zonas de vida con distintas afinidades biogeográficas. Por debajo de los 1200 msnm, una zona relacionada con la Provincia Fitogeográfica Chaqueña (Cabrera, 1976; Oyarzabal *et al.*, 2018) y, por encima de los 1700 msnm, comunidades vinculadas a la vegetación andina, ambas unidas por un ecotono o zona de transición (Cabido *et al.*, 1998, 2010; Giorgis *et al.*, 2017, 2021). En la transecta de estudio, a menores altitudes la vegetación consiste en pastizales con algunos arbustales, prácticamente sin bosques. A partir de los 1700 msnm, la vegetación es un mosaico de pastizales, parches dominados por vegetación herbácea baja asociada al pastoreo, comunidades asociadas a afloramientos rocosos, bosquesillos de altura de *P. australis* y roca expuesta producto de la erosión (Cingolani *et al.*, 2004, 2022). En la misma transecta, la temperatura media anual disminuye aproximadamente desde 13,7 hasta 10,8 °C en la parte más elevada (Marcora *et al.*, 2008). Al contrario, las precipitaciones aumentan con la altitud desde 790 a 890 mm anuales,

concentrándose en los meses cálidos, de octubre a marzo (Colladón, 2014). En estas montañas se han detectado varias plantas invasoras ascendiendo hasta más de 2000 msnm y llegando algunas a dominar la vegetación en términos de cobertura en los sitios en los cuales están presentes (Paiaro *et al.*, 2011; Giorgis *et al.*, 2011, 2021). En 1998 se creó el Parque Nacional Quebrada del Condorito (Cabido *et al.*, 2003) y una importante extensión a su alrededor fue declarada Reserva Hídrica Provincial, aunque esa área mantiene el manejo tradicional de la ganadería, en manos de privados. La transecta de estudio constituye una zona de influencia directa sobre estas áreas protegidas, ya que se extiende tanto dentro como colindando con ellas.

El arbusto exótico *Cotoneaster franchetii* es una de las principales leñosas invasoras de las Sierras Grandes de Córdoba, distribuyéndose en un amplio rango altitudinal e invadiendo la vegetación natural del área (Giorgis *et al.*, 2011; Paiaro *et al.*, 2011; Tapella *et al.*, 2021; Ferrero *et al.*, 2022). Se trata de una especie perenne nativa de las regiones montañosas del suroeste de China y el norte de Tailandia. En su rango nativo es típico de matorrales serranos y pendientes rocosas, entre los 1600 y los 2900 msnm (Lingdi & Brach, 2003). Es una leñosa invasora a nivel global (Richardson & Rejmánek, 2011). En las Sierras de Córdoba, es una de las leñosas exóticas más abundantes y de las especies que llegan a mayor altitud: se la ha registrado desde los 700 msnm y su frente de invasión se encuentra por encima de los 1900 msnm (Giorgis *et al.*, 2021; Ferrero *et al.*, 2022). *Cotoneaster franchetii* es dispersada por aves nativas a lo largo de todo el gradiente altitudinal (Díaz Vélez *et al.*, 2018; Juncosa Polzella, 2019). Actualmente es un objetivo de manejo del Parque Nacional Quebrada del Condorito (APN, 2017). En parte del rango invadido esta exótica coexiste con *P. australis*, la leñosa nativa dominante de los ecosistemas de altura (Giorgis *et al.*, 2021; Tapella *et al.*, 2021). *Polylepis australis* es una leñosa perenne que se presenta como árbol o arbusto y que se distribuye desde aproximadamente los 900 msnm hasta las partes más elevadas de estas montañas, aunque los bosques bien desarrollados se presentan por encima de los 1700 msnm (Cabido *et al.*, 1998, 2018; Renison *et al.*, 2006; Marcora *et al.*, 2008). Los bosques de *P. australis* se encuentran actualmente restringidos principalmente a terrenos escarpados,

quebradas profundas y valles (Cingolani *et al.*, 2004, 2008). Se piensa que la distribución actual está mediada por el escaso acceso del ganado y el fuego en esas topografías, pero que los bosques ocuparían un área mucho más extensa en ausencia de estos disturbios (Renison *et al.*, 2006; Cingolani *et al.*, 2008). Esta especie posee frutos secos alados que son dispersados por la gravedad y por el viento, que no llegan a más de 6-10 m de distancia de la planta madre (Torres *et al.*, 2008).

Diseño experimental

Para evaluar los patrones de ocurrencia y cobertura de las especies de estudio se realizaron censos de ambas especies a lo largo de una transecta altitudinal asociada a la ruta provincial 34 (camino Altas Cumbres, 31°35'S, 64°39'O-31°36'S, 64°48'O). En dicha transecta la presión de propágulos de *C. franchetii* es muy elevada y puede verse a la especie exótica establecida en la vegetación natural (APN, 2017; Tapella *et al.*, 2021; Ferrero *et al.*, 2022). Para realizar los relevamientos se tomaron cinco sitios altitudinales de referencia que ya habían sido utilizados en un estudio previo (a 1270, 1500, 1730, 1870 y 2050 msnm; Ferrero *et al.*, 2022). Utilizando el programa Google Earth®, se delimitó un área rectangular de 1 × 2 km alrededor de cada uno de esos sitios. Mediante un proceso de aleatorización, en cada rectángulo se pre-seleccionaron 120 puntos. En cada punto, se trazó una parcela cuadrada de 30 × 30 m y se determinaron las coordenadas, la altitud y la posición topográfica (i.e., si la parcela se ubicaba en una cima, en una ladera sur, una ladera norte o un valle). De esas 120 parcelas en cada área rectangular, se seleccionó un subgrupo de parcelas que incluyeran a las cuatro posiciones topográficas en igual número y que estuvieran a más de 100 m de distancia entre sí. El número final de parcelas en las cuales se realizaron los censos de *P. australis* y *C. franchetii* fue 120: 20 a los 1270 msnm; 20 a los 1500; 20 a los 1730; 40 a los 1870 y 20 a los 2050 msnm. A partir de los 1500 msnm, se contó con parcelas dentro y fuera del Parque Nacional Quebrada del Condorito y la Reserva Hídrica. Los bordes de ruta se excluyeron de los censos.

Los censos se realizaron durante septiembre y octubre de 2013. Con las coordenadas obtenidas en la imagen satelital, se ubicaron las parcelas en el campo con GPS. En cada parcela se determinó la

presencia o ausencia de *P. australis* y *C. franchetii* y se estimó visualmente la cobertura total de cada especie como porcentaje de la parcela. Además, se midieron las siguientes variables: pendiente (%), orientación (en las parcelas correspondientes a ladera sur y ladera norte), rugosidad (m), la cobertura (%) de roca (afloramiento y expuesta). En el caso de la vegetación, se estimó la cobertura de las principales formas de vida del sistema. Las formas de vida permiten resumir de un modo simple la fisonomía general de la parcela en la cual está establecida la planta focal (ver Cingolani *et al.*, 2003, 2004, 2022). Específicamente, se estimó visualmente el porcentaje de cobertura proyectada sobre la parcela del dosel arbóreo y arbustivo (excluyendo la planta focal), de vegetación tipo pajonal (i.e., gramíneas altas y en mata), y de graminoides y herbáceas (i.e., vegetación baja). Debido a la superposición espacial entre las distintas formas de vida, la cobertura vegetal total de cada parcela fue en algunos casos mayor al 100%. Además, se estimó visualmente la altura promedio de la vegetación como una media de la altura ponderada por las coberturas de la vegetación. También se registró la presencia de otras plantas invasoras. Las variables incluidas buscaron describir características del hábitat de las especies (Giorgis *et al.*, 2016). La vegetación se consideró, además, como un indicador de posibles interacciones de especies exóticas con las comunidades nativas (ej., facilitación, resistencia). En particular, algunos tipos de vegetación también se consideran indicadores de disturbios (ej., céspedes; Giorgis *et al.*, 2011; Cingolani *et al.*, 2014). La posición topográfica da indicios del microclima que experimentan las especies, así como de las características del suelo (Cingolani *et al.*, 2003; Giorgis *et al.*, 2016).

Análisis de datos

En una primera instancia, se comparó la cobertura (%) de las dos especies en la transecta altitudinal. Para ello se trabajó sólo con las parcelas donde alguna de las especies estuvo presente (47 parcelas en total). Se utilizó un modelo lineal cuyas variables predictoras fueron la especie, la altitud (como variable continua) y su interacción. La variable cobertura fue transformada con el logaritmo natural (de cobertura+1) para cumplir con el supuesto de normalidad de los errores y se incorporaron funciones de varianza en caso de

heterocedasticidad. Por simplicidad se trabajó solo la relación lineal con la altitud y no la relación cuadrática (que sí se incluyó en los modelos para cada especie por separado).

En una segunda instancia, evaluamos la importancia de las características del hábitat en la ocurrencia y la cobertura de cada una de las especies. Para ello, primero se realizó un Análisis de Componentes Principales con las variables medidas con el objetivo de obtener ejes que resuman las características de hábitat de las parcelas censadas (en adelante $ACP_{\text{hábitat}}$, Apéndice 1). La variable altura promedio de la vegetación no se incluyó en este análisis por tener datos faltantes, por lo que posteriormente se analizó su correlación con los ejes obtenidos en el $ACP_{\text{hábitat}}$. Las componentes principales 1 y 2 fueron utilizadas como variables explicativas al analizar los patrones de ocurrencia y cobertura de las especies. Para determinar la importancia de las variables medidas a campo en la ocurrencia de *C. franchetii* y de *P. australis*, se utilizó un modelo de regresión logística múltiple para cada especie por separado ($n=120$ parcelas). La variable respuesta fue la presencia o ausencia de cada especie. Como variables explicativas se utilizaron: la altitud como una variable continua, la posición topográfica (cima, valle, ladera Sur, ladera Norte), la presencia (o ausencia) de otras invasoras distintas a *C. franchetii*, la presencia o ausencia de la otra especie de estudio (es decir, si *C. franchetii* estaba o no presente en cada parcela cuando el modelo se corre para *P. australis* y viceversa) y los dos primeros componentes principales del $ACP_{\text{hábitat}}$. Además, se incluyeron la forma cuadrática de altitud, ya que una inspección visual de los datos sugirió algunas relaciones unimodales, y la interacción entre la posición topográfica y la altitud. Para la selección del conjunto de variables que mejor explicaba la presencia de las especies, se comenzó con el modelo saturado y se fueron eliminando las variables con mayor p-valor a partir de pruebas de razón de verosimilitud. Las variables con p-valor marginales (entre 0,05 y 0,1) se dejaron si implicaban una disminución del valor AIC del modelo (Zuur *et al.*, 2009; Dunn & Smith, 2018).

Finalmente, se evaluó la influencia de las variables explicativas sobre la cobertura mediante un modelo de regresión múltiple para cada especie por separado. En estos modelos se incluyeron solamente las parcelas donde se registró presencia

de las especies ($n=23$ para *P. australis* y $n=36$ para *C. franchetii*). Como variable respuesta se utilizó el logaritmo natural de la cobertura, a fin de cumplir con el supuesto de normalidad de los errores. Debido a que la nativa casi no estuvo presente en parcelas con invasoras, esa variable no se pudo incluir en el modelo de *P. australis*. Luego de una inspección visual de los datos, se incorporaron los términos cuadráticos para CP1 y CP2 del $ACP_{\text{hábitat}}$. La selección de las variables más relevantes se realizó con la misma metodología que en la regresión logística. En los casos necesarios se incorporó una función de varianza para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianzas (Di Rienzo *et al.*, 2017). Los análisis estadísticos y gráficos se realizaron utilizando los paquetes base (R Core Team, 2020), nmlle (Pinheiro *et al.*, 2020), car (Fox & Weisberg, 2019) y ggplot2 (Wickham, 2016) de R (v. 4.0.2) y el software Infostat (v. 2020p; Di Rienzo *et al.*, 2020).

RESULTADOS

Polylepis australis estuvo presente en 23 de las 120 parcelas censadas (19,2%) y se la encontró en parcelas a partir de los 1700 msnm. *Cotoneaster franchetii* estuvo presente en 37 de las parcelas censadas (30,8%), llegando hasta los 1920 msnm en la transecta. Por otra parte, la cobertura promedio y máxima por parcela fueron mayores para *P. australis* (12,48% y 45,0%, respectivamente) que para la invasora (4,64% y 35%, respectivamente), indicando que *C. franchetii* tiene una tendencia a estar presente en más parcelas, pero con una cobertura menor que la nativa (Tabla 1). Al comparar la cobertura de las especies en el gradiente altitudinal, se obtuvo un efecto significativo de la interacción especie \times altitud ($F=70,00$; $p<0,0001$). La cobertura de *P. australis* tuvo una tendencia a aumentar con la altitud, mientras que la cobertura de *C. franchetii* tuvo una tendencia a disminuir con la altitud (Fig. 1). Además, se corroboró que la cobertura promedio por parcela de *P. australis* fue mayor que la de *C. franchetii* a mayor altitud, mientras que la de *C. franchetii* fue mayor que la de *P. australis* en los sitios más bajos (Fig. 1).

Al resumir las características de hábitat de las parcelas censadas mediante el $ACP_{\text{hábitat}}$, en el extremo positivo de la componente principal 1 (CP1) se observaron parcelas con mayor pendiente y rugosidad

Tabla 1. Medidas resumen de la presencia y la cobertura de *P. australis* y *C. franchetii* en 120 parcelas censadas a lo largo de la transecta de estudio. “Sitio Altitudinal” se refiere a la altitud de referencia a la cual están asociadas las parcelas censadas. La cobertura se expresa en porcentaje de la parcela censada. La media considera solo las parcelas con cobertura (y entre paréntesis considerando todas las parcelas censadas).

Especie	Sitio Altitudinal	Ocurrencia		Cobertura (% de la parcela)		
		Frecuencia absoluta	Frecuencia relativa (%)	Promedio	Minima	Máxima
<i>P. australis</i>	1270	0	0	-	-	-
	1500	0	0	-	-	-
	1730	10	50	18,4 (9,2)	1	45
	1870	6	15	4,3 (0,6)	0,01	18
	2050	7	35	11,1 (3,9)	0,5	32
<i>C. franchetii</i>	1270	4	20	1,6 (0,3)	0,5	3
	1500	14	70	8,8 (6,2)	0,1	35
	1730	15	75	2,3 (1,7)	0,2	5
	1870	4	10	1,9 (0,2)	1	3
	2050	0	0	-	-	-

y cobertura de roca, y, en el extremo negativo, parcelas con relieve más plano y con mayor cobertura de vegetación tipo pajonal (i.e., gramíneas en mata). A lo largo de la componente principal 2 (CP2) se observaron, hacia el extremo positivo, las parcelas con predominio de vegetación baja (herbáceas y graminoides), mientras que hacia el extremo más negativo se ubican las parcelas con más pajonal. La variable altura promedio de la vegetación no se correlacionó de manera significativa con ninguno de los componentes principales. La ocurrencia de la nativa *P. australis* estuvo asociada a todas las variables explicativas incluidas en el modelo, pero no a las interacciones ni a las formas cuadráticas (Tabla 2). La probabilidad de ocurrencia aumentó con la altitud (Fig. 2A) y hacia el extremo positivo del CP1 (Fig. 2B), es decir hacia parcelas con más pendiente y rocas y con menos cantidad de gramíneas en mata. Además, la probabilidad de ocurrencia disminuyó hacia el extremo positivo del CP2, es decir que una mayor cobertura de plantas herbáceas y graminoides en la parcela se asoció negativamente con la ocurrencia de *P. australis* (Fig. 2C). La posición topográfica también explicó la probabilidad de ocurrencia de esta especie, siendo mayor en valles y laderas sur en comparación con posiciones en cimas y laderas norte (Fig. 2). La

ocurrencia de *P. australis* fue mayor en parcelas sin otras especies invasoras (i.e., distintas a *C. franchetii*), pero ocurrió con mayor frecuencia en parcelas en las que estaba presente *C. franchetii* (Fig. 2). Por otra parte, la ocurrencia de la invasora *C. franchetii* estuvo asociada de manera unimodal con la altitud, con una probabilidad de ocurrencia mayor en altitudes

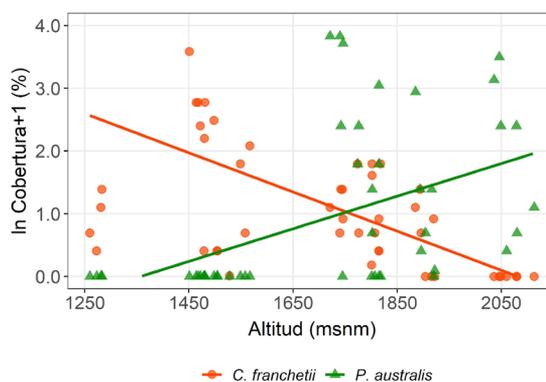


Fig. 1. Cobertura (ln del porcentaje de la parcela) de *C. franchetii* y *P. australis* en una transecta altitudinal de las Sierras Grandes de Córdoba. Las líneas representan la tendencia para cada especie según el modelo lineal ajustado.

Tabla 2. Análisis de la Devianza sobre las variables explicativas seleccionadas en las regresiones logísticas para datos de ocurrencia de *P. australis* y *C. franchetii* en 120 parcelas censadas en la transecta de estudio.

Especie	Variable explicativa	g.l.	χ^2	p-valor
<i>P. australis</i>	Altitud	1	19,65	<0,0001
	Topografía	3	9,27	0,0259
	CP1	1	8,49	0,0036
	CP2	1	5,70	0,0170
	Invasoras	1	7,24	0,0071
	Presencia <i>C. franchetii</i>	1	9,89	0,0017
<i>C. franchetii</i>	Altitud	1	46,17	<0,0001
	Altitud ²	1	49,42	<0,0001
	Topografía	3	15,86	0,0012
	CP1	1	12,81	0,0003
	Presencia <i>P. australis</i>	1	8,28	0,0040

intermedias (Tabla 2, Fig. 3A). Al igual que *P. australis* la probabilidad de ocurrencia de esta especie fue mayor hacia los parches con mayor pendiente y cobertura de roca, y menor cobertura de gramíneas (relación positiva con el CP1, Tabla 2, Fig. 3B) y en posiciones de valle y ladera sur en comparación con cimas y laderas norte (Fig. 3). Asimismo, su ocurrencia fue más probable en parcelas donde *P. australis* estaba presente (Fig. 3), pero a diferencia de la nativa, no se asoció a la presencia o ausencia de otras especies invasoras.

A diferencia del patrón de ocurrencia, la cobertura de la nativa presentó una relación cuadrática con la altitud (Tabla 3), siendo menor en las altitudes intermedias del rango donde la especie estuvo presente (i.e., parcelas alrededor de los 1900 msnm; Fig. 4). También presentó una relación cuadrática con el CP2. Considerando las parcelas donde estaba presente, la cobertura de *P. australis* fue mayor en parcelas con coberturas bajas a intermedias de plantas herbáceas y graminoides (Fig. 4B). Además, la cobertura promedio por parcela fue mayor en laderas sur y valles en comparación con cimas y laderas norte, coincidiendo con el patrón de ocurrencia (Fig. 4). En el caso de la invasora *C. franchetii*, sólo dos variables explicativas

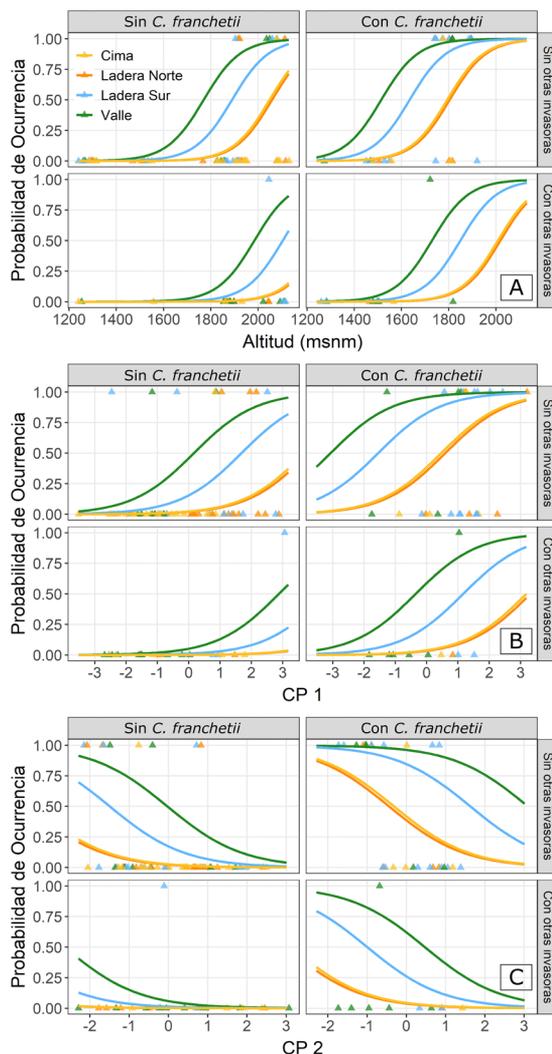


Fig. 2. Probabilidad de ocurrencia de *P. australis* en función de las variables seleccionadas en el modelo de regresión logística. Para cada variable explicativa continua se graficaron las curvas de tendencia considerando las combinaciones de las variables explicativas discretas (posición topográfica, presencia de *C. franchetii* y presencia de otras especies invasoras) y manteniendo las otras variables continuas fijas en el valor donde la probabilidad de ocurrencia de *P. australis* fue mayor (ej., mediana, P_{25} , P_{75}). **A:** Probabilidad en función de la variable continua altitud. **B:** Probabilidad en función de la variable continua CP1. **C:** Probabilidad en función de la variable continua CP2. Valores mayores del CP1 representan parcelas con mayor cobertura de roca, mayor pendiente y menor cobertura de pajonal. Valores mayores del CP2 representan parcelas con mayor cobertura de especies herbáceas y graminoides bajas.

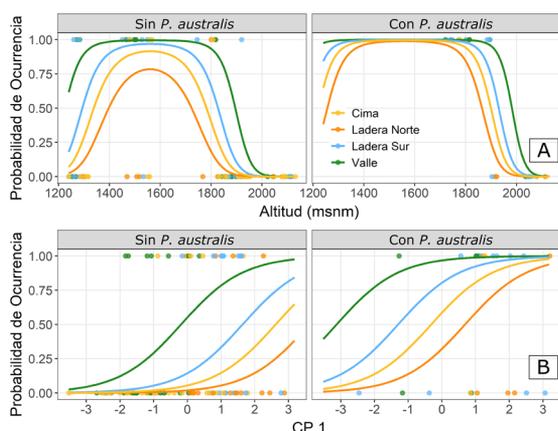


Fig. 3. Probabilidad de ocurrencia de *C. franchetii* en función de las variables seleccionadas en el modelo de regresión logística. Para cada variable explicativa continua se graficaron las curvas de tendencia considerando las combinaciones de las variables explicativas discretas (posición topográfica y presencia de *P. australis*) y manteniendo las otras variables continuas fijas en el valor donde la probabilidad de ocurrencia de *C. franchetii* fue mayor (ej., mediana, P_{25} , P_{75}). **A:** Probabilidad en función de la variable continua altitud. **B:** Probabilidad en función de la variable continua CP1. Valores mayores del CP1 representan parcelas con mayor cobertura de roca, mayor pendiente y menor cobertura de pajonal.

Tabla 3. Análisis de la varianza sobre las variables explicativas seleccionadas en el modelo de regresión múltiple para los datos de cobertura (ln del porcentaje de la parcela) de *P. australis* y *C. franchetii*, considerando solo las parcelas donde estaban presentes (n=23 en *P. australis*, n= 36 en *C. franchetii*).

Especie	Variable explicativa	g.l.	F	p-valor
<i>P. australis</i>	Altitud	1	6,30	0,0240
	Altitud ²	1	6,19	0,0251
	Tpografía	3	4,27	0,0229
	CP2	1	8,23	0,0117
	CP2 ²	1	13,51	0,0022
<i>C. franchetii</i>	Altitud	1	2,46	0,1270
	Altitud ²	1	2,88	0,0998
	CP1	1	6,89	0,0133
	CP1 ²	1	4,82	0,0358

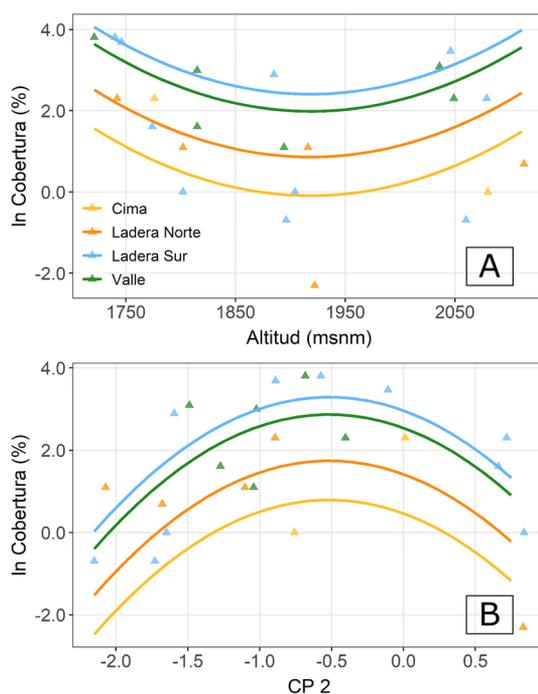


Fig. 4. Cobertura (ln del porcentaje de la parcela) de *P. australis* en función de las variables seleccionadas en el modelo de regresión múltiple. Para cada variable explicativa continua se graficaron las curvas de tendencia para cada nivel del factor posición topográfica y manteniendo la otra variable continua fija en el valor donde la cobertura promedio de la especie fue mayor (ej., mediana, P_{25} , P_{75}). **A:** Cobertura en función de la variable continua altitud. **B:** Cobertura en función de la variable continua CP2. Valores mayores del CP2 representan parcelas con mayor cobertura de especies herbáceas y gramíneas bajas.

fueron seleccionadas al analizar la cobertura. Esta variable se relacionó de manera significativa y cuadrática con el CP1 (Tabla 3). Considerando solo las parcelas donde estuvo presente, la cobertura de la invasora fue mayor en parcelas con coberturas intermedias a bajas de pajonal, intermedias a altas de roca y con pendientes moderadas (Fig. 5). Por otra parte, no hubo un efecto significativo de la altitud sobre la cobertura de la exótica (Tabla 3). Asimismo, a diferencia de lo descrito para la nativa, la cobertura promedio por parcela de *C. franchetii* no se vió afectada por la posición topográfica (Tabla 3).

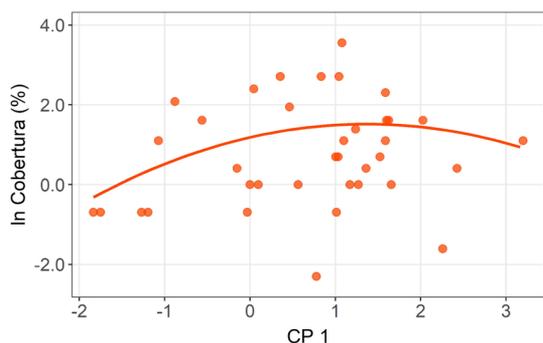


Fig. 5. Cobertura (ln del porcentaje de la parcela) de *C. franchetii* en función del CP1, la única variable significativa ($p < 0,05$) seleccionada en el modelo de regresión múltiple. Para graficar la curva de tendencia se mantuvo fija la altitud en el valor donde la cobertura promedio de la especie fue mayor.

DISCUSIÓN

En este trabajo evaluamos y comparamos los patrones de ocurrencia y de cobertura de una de las principales leñosas invasoras de las Sierras Grandes de Córdoba, *C. franchetii*, y de la leñosa nativa dominante, *P. australis*, en la vegetación natural donde ambas especies coexisten para indagar si responden a la heterogeneidad ambiental típica de los ecosistemas de montaña de manera similar. Los resultados indican que ambas especies están presentes con mayor frecuencia en hábitats similares. Por el contrario, al menos con la presión de propágulos y el tiempo de residencia actual, una vez que la invasora está establecida tendría menores limitaciones que la nativa para aumentar su cobertura en los distintos hábitats, lo cual sugiere una elevada tolerancia ambiental. Esta condición de amplia tolerancia ambiental coincide con las características que se proponen para las especies invasoras exitosas en la Hipótesis de Filtros Ecológicos Direccionales (Alexander *et al.*, 2011). Cabe mencionar que dicha hipótesis fue elaborada para explicar el proceso de invasión hacia mayores altitudes a través de rutas y caminos. Nuestro trabajo sugiere que una amplia tolerancia climática y ambiental también podrían favorecer la expansión de algunas especies de plantas exóticas hacia y en la vegetación natural. Los resultados obtenidos también coinciden con un estudio realizado en la

misma área, donde se propuso que *C. franchetii* podría expandirse tanto en la altitud como en gradientes locales vinculados con la topografía y el suelo, a partir de una estrategia estrés tolerante que caracteriza a los individuos adultos de esta especie (Ferrero *et al.*, 2022).

Los patrones de distribución indicaron que en el momento de realizar este relevamiento había una separación de las especies en la altitud: *C. franchetii* fue más frecuente y tuvo una mayor cobertura hacia los sitios más bajos del gradiente y *P. australis* en sitios más elevados (Tabla 1, Fig. 1). Además, se observó que *C. franchetii* tuvo una menor cobertura promedio por parcela que *P. australis*, pero su ocurrencia fue elevada a lo largo de la transecta altitudinal y llegó a superar la de la nativa en algunas altitudes donde coexisten (Tabla 1). Este patrón, junto con el hecho de que la cobertura de la especie invasora parece estar poco limitada por factores ambientales, dan cuenta del elevado potencial invasor de la especie tanto en la altitud como a nivel local (Giorgis *et al.*, 2011; Paiaro *et al.*, 2011; Ferrero *et al.*, 2022). Vale destacar que *C. franchetii* tuvo mayor probabilidad de ocurrir en las altitudes intermedias de la transecta (i.e., 1500-1730 msnm). Este patrón altitudinal de ocurrencia de la invasora puede interpretarse de dos maneras diferentes. En primer lugar, es posible que las altitudes intermedias correspondan al óptimo para el establecimiento de la especie. En este sentido, en su rango nativo *C. franchetii* es característica de ambientes montañosos rocosos y de rangos altitudinales similares (entre 1600 y 2900 msnm, con referencias de recolección en latitudes entre los 23 y 33° N; Lindgi & Branch, 2003). Asimismo, en las Sierras Grandes de Córdoba, el gradiente altitudinal de precipitaciones y temperatura determinan que a menores altitudes predomine el estrés hídrico (baja precipitación y mayor temperatura), mientras que en el extremo de mayor altitud el estrés está principalmente determinado por las bajas temperaturas (acompañada por una mayor precipitación y humedad del suelo). En consecuencia, es posible que las altitudes intermedias tengan las mejores condiciones climáticas para el establecimiento de *C. franchetii*. En este sentido, ya se ha sugerido que en las Sierras Grandes de Córdoba altitudes intermedias (1300 a 1700 msnm) serían óptimas para el desarrollo de varias especies invasoras leñosas, no solo por sus

condiciones climáticas más benignas, sino también porque, en la actualidad, prácticamente no existen bosques nativos a esa altitud (Giorgis *et al.*, 2017, 2021; Cingolani *et al.*, 2022). La interpretación alternativa al patrón de ocurrencia altitudinal de la invasora es que haya un foco de introducción en la altitud intermedia de la transecta estudiada, que constituya una fuente de propágulos a partir de la cual la especie colonizó primero estas altitudes intermedias de la transecta y que desde allí se esté expandiendo hacia ambos extremos altitudinales. En este sentido, próximo al área de estudio, a los 1500 msnm se encuentran un parador de montaña y una escuela rural con una gran densidad de *C. franchetii* que podrían actuar como fuentes de propágulos. Esta segunda inferencia indicaría que aún persiste un efecto importante de la presión de propágulos a partir de los focos de posible introducción y del tiempo de residencia en la invasión sobre la vegetación natural, principalmente para el establecimiento de la especie. Por otra parte, los individuos adultos de *C. franchetii* han sido caracterizados con una estrategia tolerante al estrés y una mejor aptitud promedio que los de la nativa *P. australis* (Ferrero *et al.*, 2022), lo que podría explicar por qué la altitud pierde relevancia al evaluar la cobertura de la especie.

Con respecto a la respuesta de ambas especies a la variabilidad ambiental local que caracteriza el sistema, los patrones de ocurrencia sugieren una coincidencia en cuanto a las preferencias de hábitat. Por un lado, ambas especies fueron más frecuentes en las topografías de ladera sur, en especial con mayor pendiente (representada en el CP1), y de valles en comparación con laderas norte y cimas (Figs. 2 y 3). Esto probablemente se deba a que los ambientes de quebradas, valles y laderas con pendientes pronunciadas poseen condiciones ambientales más benignas: brindan mayor protección contra el viento y presentan mayor concentración de niebla y humedad, lo que disminuye el riesgo de heladas y de congelamiento del suelo. Además, pueden limitar algunos disturbios como el fuego y el acceso del ganado, principalmente cuando existen afloramientos rocosos (Cabido & Acosta, 1985; Cingolani *et al.*, 2003). La ocurrencia de ambas especies también estuvo asociada a parcelas con menor cobertura de pajonal y más cobertura de roca. Es probable que esto se deba a la fuerte competencia por espacio

y recursos que ejercen las gramíneas en mata de gran porte en el sistema de estudio, reduciendo la riqueza de especies cuando dominan la vegetación (Acosta *et al.*, 1992; Cingolani *et al.*, 2014). Esto sugiere que tanto *P. australis* como *C. franchetii* se establecerían más fácilmente en sitios donde la vegetación es más abierta, donde podrían encontrar menor competencia en los estadios iniciales del ciclo de vida, contando con más acceso a la luz y a recursos que puedan ser limitados.

La coincidencia en términos de preferencia de hábitat de ambas especies tiene evidentes consecuencias para la conservación de los bosquillos de altura. Es decir, más allá del carácter generalista de la invasora, su máxima ocurrencia en hábitats similares a los dominados por *P. australis* podría implicar un escenario futuro de competencia en los ya amenazados relictos de bosquillos de altura. En efecto, dentro del Parque ya se pueden encontrar parches codominados por *P. australis*, *Maytenus boaria* (maitén) y esta invasora (Tapella *et al.*, 2021). En relación con esto, hay antecedentes que indican que *P. australis* actúa como nodriza de los renovales de *C. franchetii* en el área, pero que la relación recíproca no ocurre (Tapella *et al.*, 2021). La dinámica sucesional de estos nuevos ensamblajes leñosos y las interacciones entre las especies involucradas son un aspecto por estudiar. Por otra parte, es importante considerar que los hábitats donde la especie invasora es más frecuente y tiene mayor cobertura podrían actuar como “escalones” de condiciones más favorables (*stepping stones*, *sensu* Lembrechts *et al.*, 2018) permitiendo su expansión en la vegetación natural y posiblemente en la altitud. Asimismo, a partir de los resultados se puede suponer que los pajonales ejercerían una exclusión competitiva y, por lo tanto, que el disturbio actuaría como un facilitador de la expansión más allá de las vías de distribución (Pollnac & Rew, 2014; Lembrechts *et al.*, 2018; Haider *et al.*, 2022). Sin embargo, dado que las topografías donde la invasora ocurre más frecuentemente se caracterizan por una menor incidencia del fuego y cargas ganaderas más bajas, queda por evaluar si distintos tipos y niveles de disturbio pueden tener diferentes efectos en el proceso de invasión por leñosas en la vegetación natural de los ecosistemas de montaña (Marcora *et al.*, 2018).

CONCLUSIONES

En conjunto, nuestros resultados indican que, al igual que en la expansión altitudinal (Alexander *et al.*, 2011), una elevada tolerancia ambiental promovería la invasión por leñosas hacia y en la vegetación natural en los ecosistemas de montaña. Además, indican que la variabilidad microambiental así como las interacciones con la vegetación nativa tienen relevancia en la dinámica de estas invasiones y deben abordarse al evaluar la expansión más allá de las vías de distribución (Pollnac & Rew, 2014; Lembrechts *et al.*, 2018; Tapella *et al.*, 2021). El disturbio aparece como un factor que podría ser clave en estadios más avanzados de la invasión (Pollnac & Rew, 2014; Lembrechts *et al.*, 2018; Haider *et al.*, 2022), aunque trabajos específicos son necesarios en el área de estudio. Conocer los hábitats a través de los cuales una especie exótica puede expandirse en la vegetación natural aporta a la eficiencia de estrategias de detección, monitoreo y contención temprana de la invasión (ej., Pollnac & Rew, 2014; McDougall *et al.*, 2018; Foxcroft *et al.*, 2019). En este sentido, toman relevancia los estudios especie-específicos y la evaluación de factores a escalas locales (Joshi *et al.*, 2022; Kotowska *et al.*, 2002). Los patrones observados sugieren que *C. franchetii* se está expandiendo en el área principalmente a través de “parches” con condiciones ambientales locales más benignas y con vegetación más bien abierta (probablemente permitiendo un mayor acceso a la luz; Tapella *et al.*, 2021), donde la especie podría establecerse más fácilmente. Además, los resultados sugieren que una vez que la especie está establecida, su cobertura sólo dependería del tiempo de residencia ya que no estaría limitada por las condiciones del ambiente local. En conjunto, *C. franchetii* tendría una elevada capacidad invasora en la vegetación natural de las Sierras Grandes de Córdoba, y por lo tanto significa una amenaza para las áreas protegidas de la zona (especialmente considerando que han transcurrido varios años desde la realización del relevamiento de campo y, por lo tanto, el avance de la invasión en el área debe ser aún mayor). Por sus características ecológicas así como la presencia de dispersores en todo el gradiente altitudinal (Díaz Vélez *et al.*, 2018; Juncosa Polzella, 2019), *C. franchetii* no estaría limitada en su distribución en estas montañas. Asimismo, la expansión de *C. franchetii* en el gradiente altitudinal puede constituir

un riesgo directo para *P. australis* considerando que ambas especies se ven favorecidas en los mismos hábitats y que la nativa puede favorecer el establecimiento de esta leñosa invasora, pero que no ocurre lo opuesto (Tapella *et al.*, 2021). Los pajonales serían hábitats capaces de demorar el establecimiento de *C. franchetii* y, por lo tanto, la conservación de esta vegetación sin disturbios podría ser de importancia. Por otra parte, especies exóticas que aún no han logrado expandirse, pero que presentan características de amplia tolerancia ambiental y climática como *C. franchetii*, merecen un seguimiento específico, principalmente si *a priori* no presentan limitaciones en su dispersión. Con respecto al interrogante de si las plantas leñosas invasoras en montañas responden a la heterogeneidad ambiental de manera similar a las especies nativas, o si pueden ocupar una mayor variedad de hábitats por ser más generalistas, este estudio provee nueva evidencia a favor de la segunda opción. Futuros estudios deberán realizarse para evaluar la generalidad del patrón.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

MCF, DEG y PAT diseñaron la investigación y colectaron los datos. MCF realizó los análisis estadísticos. Todas las autoras y el autor participaron en la interpretación de los resultados. MCF escribió una primera versión del manuscrito, la cual fue mejorada con la colaboración y el aporte crítico de todo el grupo de autores y autoras.

AGRADECIMIENTOS

A I. Torgue, M. Sosa-Pivatto y C. Furey por su colaboración con el trabajo de campo. A la Administración de Parques Nacionales Región Centro y a guardaparques y brigadistas del PN Quebrada del Condorito por autorizar y facilitar la realización de este trabajo de investigación (DCR 223). Al editor, a un/a revisor/a anónimo/a y, especialmente, a F. Yannelli por sus valiosos comentarios y observaciones. Este trabajo fue financiado por la Universidad Nacional de Córdoba, el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (PIP 11220110100873 y beca doctoral de Conicet a MCF) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2016 0077).

BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA, A., S. DIAZ & M. MENGHI. 1992. Patrones comunitarios a diferentes escalas espaciales en pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 65: 195-207.
- ALEXANDER, J. M., C. KUEFFER, C. C. DAEHLER, P. J. EDWARDS, A. PAUCHARD, T. SEIPEL & MIREN Consortium. 2011. Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *PNAS* 108: 656-661. <https://doi.org/10.1073/pnas.101313610>
- ALEXANDER, J. M., J. J. LEMBRECHTS, L. A. CAVIERES, C. DAEHLER, S. HAIDER, C. KUEFFER, G. LIU, K. MCDUGALL, A. MILBAU, A. PAUCHARD, L. J. REW & T. SEIPEL. 2016. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alp. Bot.* 126: 89-103. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0172-8>
- ÁLVAREZ, M. A., A. A. BARROS, D. P. VÁZQUEZ, L. J. BONJOUR, J. J. LEMBRECHTS, R. E. M. WEDEGÄRTNER & V. ASCHERO. 2022. Hiking and livestock favor non-native plants in the high Andes. *Biol. Invasions* 24: 3475-3488. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02851-1>
- APN (ADMINISTRACIÓN DE PARQUES NACIONALES). 2017. *Plan de Gestión del Parque Nacional Quebrada del Condorito*. Administración de Parques Nacionales, Córdoba.
- ARGAÑARAZ, J. P., G. GAVIER-PIZARRO, M. ZAK & L. M. BELLIS. 2015. Fire regime, climate, and vegetation in the Sierras de Córdoba, Argentina. *Fire Ecol.* 11: 55-73. <https://doi.org/10.4996/fireecology.1101055>
- CABIDO, M. & A. ACOSTA. 1985. Estudio fitosociológico de *Polilepys australis* Bitt. ('Tabaquillo') en las Sierras de Córdoba, Argentina. *Doc. phytosociologiques* 9: 385-400.
- CABIDO, M., R. BREIMER & G. VEGA. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mt. Res. Dev.* 7: 25-42. <https://doi.org/10.2307/3673322>
- CABIDO, M., G. FUNES, E. PUCHETA, F. VENDRAMANI & S. DÍAZ. 1998. A chorological analysis of the mountains from Central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco? Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. *Candollea* 53: 321-331.
- CABIDO, M., A. ANTÓN, M. CABRERA, A. M. CINGOLANI, I. DI TADA, L. ENRICO, G. FUNES, G. HARO, J. POLOP, D. RENISON, V. RODRÍGUEZ, J. ROQUÉ GARZÓN, C. ROSACHER & M. ZAK. 2003. *Línea de base y programa de monitoreo de la biodiversidad del Parque Nacional Quebrada del Condorito y la Reserva Hídrica Provincial Pampa de Achala*. Administración de Parques Nacionales, Córdoba.
- CABIDO, M., M. A. GIORGIS & M. TOURN. 2010. Guía para una excursión botánica en las Sierras de Córdoba. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 45: 209-219.
- CABIDO, M., S. R. ZEBALLOS, M. ZAK, M. L. CARRANZA, M. A. GIORGIS, J. J. CANTERO & A. T. R. ACOSTA. 2018. Native woody vegetation in central Argentina: classification of Chaco and Espinal forests. *Appl. Veg. Sci.* 21: 298-311. <https://doi.org/10.1111/avsc.12369>
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: KUGLER, W. F. (ed.), *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*, pp. 1-85. Acme, Buenos Aires.
- CAVIERES, L. A., C. L. QUIROZ & M. A. MOLINA-MONTENEGRO. 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? *Funct. Ecol.* 22: 148-156. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01338.x>
- CAVIERES, L. A., R. W. BROOKER, B. J. BUTTERFIELD, B. J. COOK, Z. KIKVIDZE... & R. M. CALLAWAY. 2014. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecol. Lett.* 17: 193-202. <https://doi.org/10.1111/ele.12217>
- CAVIERES, L. A. 2021. Facilitation and the invasibility of plant communities. *J. Ecol.* 109: 2019-2028. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13627>
- CINGOLANI, A. M., M. R. CABIDO, D. RENISON & V. SOLÍS NEFFA. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *J. Veg. Sci.* 14: 223-32. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02147.x>
- CINGOLANI, A. M., D. RENISON, M. R. ZAK & M. R. CABIDO. 2004. Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote Sens. Environ.* 92: 84-97. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.05.008>
- CINGOLANI, A. M., D. RENISON, P. A. TECCO, D. E. GURVICH & M. CABIDO. 2008. Predicting cover

- types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *J. Biogeogr.* 35: 538-551.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01807.x>
- CINGOLANI, A. M., M. V. VAIERETTI, M. A. GIORGIS, M. POCA, P. A. TECCO & D. E. GURVICH. 2014. Can livestock grazing maintain landscape diversity and stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 16: 143-153.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.04.002>
- CINGOLANI, A. M., M. POCA, M. A. GIORGIS, M. V. VAIERETTI, D. E. GURVICH, J. I. WHITWORTH-HULSE & D. RENISON. 2015. Water provisioning services in a seasonally dry subtropical mountain: Identifying priority landscapes for conservation. *J. Hydrol.* 525: 178-187.
<https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.03.041>
- CINGOLANI, A. M., M. A. GIORGIS, L. E. HOYOS & CABIDO, M. 2022. La vegetación de las montañas de Córdoba (Argentina) a comienzos del siglo XXI: un mapa base para el ordenamiento territorial. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 65-100.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.34924>
- COLLADÓN, L. 2014. *Anuario pluviométrico 1992-2012. Cuenca del Río San Antonio, Sistema del Río Suquia, Provincia de Córdoba.* Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA), Córdoba.
- DI RIENZO, J. A., E. MACCHIAVELLI & F. CASANOVES. 2017. *Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat. Actualización 2017.* Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- DI RIENZO, J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZALEZ, M. TABLADA & C. W. ROBLEDO. 2020. InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba. Disponible en: <http://www.infostat.com.ar>
- DÍAZ VÉLEZ, M. C., A. N. SÉRSIC, A. TRAVESET & V. PAIARO. 2018. The role of frugivorous birds in fruit removal and seed germination of the invasive alien *Cotoneaster franchetii* in central Argentina. *Austral Ecol.* 43: 558-566. <https://doi.org/10.1111/aec.12592>.
- DIETZ, H. & P. J. EDWARDS. 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology* 87: 1359-67. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1359:RTCPCD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1359:RTCPCD]2.0.CO;2)
- DUNN, P. K. & G. K. SMYTH. 2018. *Generalized linear models with examples in R.* Springer Science+Business Media, New York.
- FERRERO, M. C., P. A. TECCO & D. E. GURVICH. 2022. Is intraspecific variability an advantage in mountain invasions? Comparing functional trait variation in an invasive and a native woody species along multiple environmental gradients. *Biol. Invasions* 24: 1393-1412.
<https://doi.org/10.1007/s10530-021-02722-1>
- FOX, J. & S. WEISBERG. 2019. *An R Companion to Applied Regression.* 3rd ed. Sage Publications, California. Disponible en: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- FOXCROFT, L. C., P. PYŠEK, D. M. RICHARDSON, J. PERGL & P. E. HULME. 2013. The bottom line: impacts of alien plant invasions in protected areas. En: FOXCROFT, L. C., P. PYŠEK, D. M. RICHARDSON & P. GENOVESI (eds.), *Plant Invasions in Protected Areas: Patterns, Problems and Challenges*, pp. 19-41. Springer Science+Business Media, Dordrecht.
<https://doi.org/10.1007/978-94-007-7750-7>
- FOXCROFT, L. C., P. PYŠEK, D. M. RICHARDSON, P. GENOVESI & S. MACFADYEN. 2017. Plant invasion science in protected areas: progress and priorities. *Biol. Invasions* 19: 1353-78.
<https://doi.org/10.1007/s10530-016-1367-z>
- FOXCROFT, L. C., D. SPEAR, N. J. VAN WILGEN & M. A. MCGEOCH. 2019 Assessing the association between pathways of alien plant invaders and their impacts in protected areas. *NeoBiota* 43: 1-25.
<https://doi.org/10.3897/NEOBIOTA.43.29644>
- FUENTES-LILLO, E., J. J. LEMBRECHTS, L. A. CAVIERES, A. JIMÉNEZ, S. HAIDER, A. BARROS & A. PAUCHARD. 2021. Anthropogenic factors overrule local abiotic variables in determining non-native plant invasions in mountains. *Biol. Invasions* 23: 3671-3686.
<https://doi.org/10.1007/s10530-021-02602-8>
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, P. A. TECCO, M. CABIDO, M. POCA & H. VON WEHRDEN. 2016. Testing alien plant distribution and habitat invasibility in mountain ecosystems: growth form matters. *Biol. Invasions* 18: 2017-2028.
<https://doi.org/10.1007/s10530-016-1148-8>
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, D. E. GURVICH, P. A. TECCO, J. CHIAPELLA, F. CHIARINI & M. CABIDO. 2017. Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation

- gradients in central Argentina. *Appl. Veg. Sci.* 20: 558-71. <https://doi.org/10.1111/avsc.12324>
- GIORGIS, M. A., M. V. PALCHETII, R. MORERO, M. CABIDO, J. O. CHIAPELLA & A. M. CINGOLANI. 2021. Flora vascular de las montañas de Córdoba (Argentina): características y distribución de las especies a través del gradiente altitudinal. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 56: 327-345. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n3.30355>
- GIORGIS, M. A., P. A. TECCO, A. M. CINGOLANI, D. RENISON, P. MARCORA & V. PAIARO. 2011. Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biol. Invasions* 13: 1423-34. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9900-y>
- GOOGLE EARTH. 2012. Google Earth Pro version 6.2. Google Inc., Mountain View, CA, USA. Disponible en: <https://www.google.com/earth/about/>
- GUO, Q., S. FEI, Z. SHEN, B. V. IANNONE, J. KNOTT & S. L. CHOWN. 2018. A global analysis of elevational distribution of non-native versus native plants. *J. Biogeogr.* 45: 793-803. <https://doi.org/10.1111/jbi.13145>
- HAIDER, S., S. PALM, H. BRUELHEIDE, P. DE VILLEMEREUIL, A. MENZEL & S. LACHMUTH. 2022. Disturbance and indirect effects of climate warming support a plant invader in mountains. *Oikos*: e08783. <https://doi.org/10.1111/oik.08783>
- IPBES. 2019. Summary for policy makers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. En: DÍAZ, S., J. SETTELE, E. S. BRONDIZIO, H. T. NGO, M. GUEZE, J. AGARD, A. ARNETH, P. BALVANERA, K. A. BRAUMAN, S. H. M. BUTCHART, K. M. A. CHAN, L. A. GARIBALDI, K. ICHII J. LIU, S. M. SUBRAMANIAN, G. F. MIDGLEY, P. MILOSLAVICH, Z. MOLNÁR, D. OBURA, A. PFAFF, S. POLASKY, A. PURVIS, J. RAZZAQUE, B. REYERS, R. ROY CHOWDHURY, Y. J. SHIN, I. J. VISSEREN-HAMAKERS, K. J. WILLIS & C. N. ZAYAS (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>
- JOSHI, S., B. B. SHRESTHA, L. SHRESTHA, I. RASHID & S. ADKINS. 2022. Plant Invasions in Mountains. En: CLEMENTS, D. R., M.K. UPADHYAYA, S. JOSHI & A. SHRESTHA (eds.), *Global Plant Invasions*, pp. 279-330. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-89684-3_13
- JUNCOSA POLZELLA, A. S. 2019. *Variación en la efectividad de la dispersión de semillas del arbusto invasor *Cotoneaster franchetii* en un gradiente altitudinal*. Tesina de grado. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- KOTOWSKA, D., T. PÄRT, P. SKÓRKA, A.G. AUFFRET & M. ŽMIHORSKI. 2022. Scale dependence of landscape heterogeneity effects on plant invasions. *J. Appl. Ecol.* 59: 1313-1323. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14143>
- KÖRNER, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol. Evol.* 22: 569-574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- KÖRNER, C. 2021. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 3rd ed. Springer Nature, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-59538-8>
- KUEFFER, C., K. MCDOUGALL, J. ALEXANDER, C. DAEHLER, P. EDWARDS... & T. SEIPEL. 2013. Plant Invasions into Mountain Protected Areas: Assessment, Prevention and Control at Multiple Spatial Scales. En: FOXCROFT L. C., PYŠEK P., RICHARDSON D. M. & GENOVESI P. (eds), *Plant Invasions in Protected Areas: Patterns, Problems and Challenges*. pp. 89-113. Springer Science+Business Media, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7750-7>
- LEMBRECHTS, J. J., A. PAUCHARD, J. LENOIR, M. A. NUÑEZ, C. GERON, A. VEN, P. BRAVOMONASTERIO, E. TENEB, I. NIJS & A. MILBAU. 2016. Disturbance is the key to plant invasions in cold environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 113: 14061-14066. <https://doi.org/10.1073/pnas.1608980113>
- LEMBRECHTS, J. J., J. LENOIR, M. A. NUÑEZ, A. PAUCHARD, C. GERON, G. BUSSÉ, A. MILBAU & I. NIJS. 2018. Microclimate variability in alpine ecosystems as stepping stones for non-native plant establishment above their current elevational limit. *Ecography* 41: 900-909. <https://doi.org/10.1111/ecog.03263>
- LIEDTKE, R., A. BARROS, F. ESSL, J. J. LEMBRECHTS, R. E. M. WEDEGÄRTNER, A. PAUCHARD & S. DULLINGER. 2020. Hiking trails as conduits for the spread of non-native species in mountain areas. *Biol. Invasions* 22: 1121-1134. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02165-9>
- LINGDI, L. & A. R. BRACH. 2003. *Cotoneaster Medikus*, Philos. Bot. 1: 154. 1789. *Flora of China* 9: 85-108.

- LLAMBÍ, L. D., A. DURBECQ, K. CÁCERES-MAGO, A. CÁCERES, L. RAMÍREZ, E. TORRES & Z. MÉNDEZ. 2020. Interactions between nurse plants and an exotic invader along a tropical alpine elevation gradient: growth form matters. *Alp. Bot.* 130: 59-73. <https://doi.org/10.1007/s00035-020-00235-6>
- MARCORA, P., I. HENSEN, D. RENISON, P. SELTMANN & K. WESCHE. 2008. The performance of *Polylepis australis* trees along their entire altitudinal range: Implications of climate change for their conservation. *Divers. Distrib.* 14: 630-636. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00455.x>
- MARCORA, P.I., A.E. FERRERAS, S.R. ZEBALLOS, G. FUNES, S. LONGO, C. URCELAY & P.A. TECCO. 2018. Contextdependent effects of fire and browsing on woody alien invasion in mountain ecosystems. *Oecologia* 188: 479-490. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4227-y>
- MARINI, L., A. BERTOLLI, E. BONA, G. FEDERICI, F. MARTINI, F. PROSSER & R. BOMMARCO. 2013. Beta-diversity patterns elucidate mechanisms of alien plant invasion in mountains. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22: 450-460. <https://doi.org/10.1111/geb.12006>
- MCDUGALL, K. L., J. J. LEMBRECHTS, L. J. REW, S. HAIDER, L. A. CAVIERES... & J. M. ALEXANDER. 2018. Running off the road: roadside non-native plants invading mountain vegetation. *Biol. Invasions* 20: 3461-3473. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1787-z>
- MENGIST, W., T. SOROMESSA & G. LEGESE. 2020. Ecosystem services research in mountainous regions: A systematic literature review on current knowledge and research gaps. *Sci. Total Environ.* 702: 134581. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134581>
- OYARZABAL, M., J. CLAVIJO, L. OAKLEY, F. BIGANZOLI, P. TOGNETTI... & R. J. C. LEÓN. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral.* 28: 40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- PAIARO, V., M. CABIDO & E. PUCHETA. 2011. Altitudinal distribution of native and alien plant species in roadside communities from central Argentina. *Austral Ecol.* 36: 176-184. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02134.x>
- PAUCHARD, A. & P. B. ALABACK. 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conserv. Biol.* 18: 238-248. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00300.x>
- PAUCHARD, A., C. KUEFFER, H. DIETZ, C. C. DAEHLER, J. ALEXANDER... & T. SEIPEL. 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Front. Ecol. Environ.* 7: 479-486. <https://doi.org/10.1890/080072>
- PAUCHARD, A., A. MILBAU, A. ALBIHN, J. ALEXANDER, T. BURGESS... & C. KUEFFER. 2016. Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation. *Biol. Invasions* 18: 345-353. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-1025-x>
- PERRIGO, A., C. HOORN & A. ANTONELLI. 2020. Why mountains matter for biodiversity. *J. Biogeogr.* 47: 315-325. <https://doi.org/10.1111/jbi.13731>
- PINHEIRO J., D. BATES, S. DEBROY, D. SARKAR & R CORE TEAM. 2020. Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-148. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- POCA, M., A. M. CINGOLANI, D. E. GURVICH, J. I. WHITWORTH-HULSE & V. SAUR PALMIERI. 2017. La degradación de los bosques de altura del centro de Argentina reduce su capacidad de almacenamiento de agua. *Ecol. Austral* 28: 235-248. <https://doi.org/10.25260/ea.18.28.1.1.497>
- POLLNAC, F. W., T. SEIPEL, C. REPATH & L. J. REW. 2012. Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem. *Biol. Invasions* 14: 1753-1763. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0188-y>
- POLLNAC, F. W. & L. J. REW. 2014. Life after establishment: factors structuring the success of a mountain invader away from disturbed roadsides. *Biol. Invasions* 16: 1689-1698. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0617-6>
- PYŠEK, P., V. JAROŠÍK, J. PERGL & J. WILD. 2011. Colonization of high altitudes by alien plants over the last two centuries. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108: 439-440. <https://doi.org/10.1073/pnas.1017682108>
- PYŠEK, P., P. E. HULME, D. SIMBERLOFF, S. BACHER, T. M. BLACKBURN, J. T. CARLTON, W. DAWSON, F. ESSL, L. C. FOXCROFT & P. GENOVESI. 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biol. Rev.* 95: 1511-1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- R CORE TEAM. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical

- Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org/>
- RAHBK, C., M. K. BORREGAARD, R. K. COLWELL, B. DALSGAARD, B. G. HOLT, N. MORUETA-HOLME, D. NOGUES-BRAVO, R. J. WHITTAKER & J. FJELDSÅ. 2019. Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* 365: 1108-1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>
- RAI, R. K., L. SHRESTHA, S. JOSHI & D. R. CLEMENTS. 2022. Biotic and Economic Impacts of Plant Invasions. En: CLEMENTS, D. R., M.K. UPADHYAYA, S. JOSHI & A. SHRESTHA (eds.), *Global Plant Invasions*. pp. 301-315. Springer Nature, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-89684-3>
- RENISON, D., I. HENSEN, R. SUAREZ & A. M. CINGOLANI. 2006. Cover and growth habit of *Polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: human or environmental influence? *J. Biogeogr.* 33: 876-887. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01455.x>
- RICHARDSON, D. M. & M. REJMÁNEK. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Divers. Distrib.* 17: 788-809. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00782.x>
- SEIPEL, T., C. KUEFFER, L. J. REW, C. C. DAEHLER, A. PAUCHAR, B. J. NAYLOR, J. M. ALEXANDER *et al.* 2012. Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21: 236-246. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00664.x>
- SHACKLETON, R. T., R. BIGGS, D. M. RICHARDSON & B. M. H. LARSON. 2018. Social-ecological drivers and impacts of invasion-related regime shifts: consequences for ecosystem services and human wellbeing. *Environ. Sci. Policy* 89: 300-314. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2018.08.005>
- SIMBERLOFF, D. & B. VON HOLLE. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invasions* 1: 21-32. <https://doi.org/10.1023/A:1010086329619>
- STEYN, C., M. GREVE, M. P. ROBERTSON, J. M. KALWIJ & P. C. LE ROUX. 2017. Alien plant species that invade high elevations are generalists: support for the directional ecological filtering hypothesis. *J. Veg. Sci.* 28: 337-346. <https://doi.org/10.1111/jvs.12477>
- TAPPELLA, M. P., P. I. MARCORA & P. A. TECCO. 2021. Reciprocal interactions between a non-native shrub and the dominant native trees of a high mountain woodland: who benefits? *Biol. Invasions* 23: 53-67. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02355-w>
- TECCO, P. A., A. I. PAIS-BOSCH, G. FUNES, P. I. MARCORA, S. R. ZEBALLOS, M. CABIDO & C. URCELAY. 2016. Mountain invasions on the way: are there climatic constraints for the expansion of alien woody species along an elevation gradient in Argentina? *J. Plant Ecol.* 9: 380-392. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv064>
- TORRES, R. C., D. RENISON, I. HENSEN, R. SUAREZ & L. ENRICO. 2008. *Polylepis australis*' regeneration niche in relation to seed dispersal, site characteristics and livestock density. *For. Ecol. Manage.* 254: 255-260. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.007>
- VILÀ, M. & P. E. HULME. 2017. *Impact of biological invasions on ecosystem services*. Springer International Publishing. Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3>
- VIVIROLI, D., M. KUMMU, M. MEYBECK, M. KALLIO & Y. WADA. 2020. Increasing dependence of lowland populations on mountain water resources. *Nat. Sustain.* 3: 917-928. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0559-9>
- WICKHAM, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- ZHANG, W., D. YIN, D. HUANG, N. DU, J. LIU, W. GUO & R. WANG. 2015. Altitudinal patterns illustrate the invasion mechanisms of alien plants in temperate mountain forests of northern China. *For. Ecol. Manage.* 351: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.004>
- ZUUR, A. F., E. N. IENO, N. J. WALKER, A. A. SAVELIEV & G. M. SMITH. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science+Business Media, New York.

