

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Estrategias funcionales en una leñosa nativa y una invasora en las
Sierras Grandes de Córdoba: variación inter e intraespecífica en el
gradiente altitudinal**

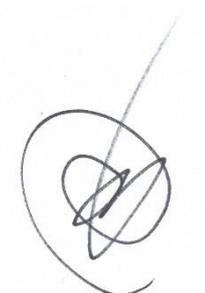
por

Biól. María Cecilia Ferrero



Director: Dr. Diego E. Gurvich

Co-Directora: Dra. Paula A. Tecco



Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC)



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA

Córdoba, Argentina

2018

COMISIÓN ASESORA

Dr. Diego E. Gurvich, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba – CONICET. Córdoba, Argentina.

Dra. Andrea C. Premoli, Laboratorio Ecotono, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA), Universidad Nacional del Comahue, CRUB – CONICET. S.C. de Bariloche, Argentina.

Dr. Sergio M. Zalba, Grupo de Estudios en Conservación y Manejo, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, CONICET. Bahía Blanca, Argentina.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

A las mujeres que con su ejemplo me enseñaron a seguir adelante

A Tomás, Manu y quien está por llegar,

*“Tu amor
Parábola de un mundo mejor
Tu amor me enseña a vivir
Tu amor me enseña a sentir
Tu amor”*

Agradecimientos

Quiero agradecer enormemente a todos los que hicieron posible la realización de esta Tesis, un proceso de aprendizaje difícil, pero enriquecedor en muchos sentidos de mi vida.

A mis directores Diego y Paula por acompañarme, por abrirme las puertas una y otra vez, por enseñarme y darme la oportunidad. Sin ustedes no habría sido posible.

A los miembros de mi comisión asesora, Dra. Premoli y Dr. Zalba, por su gran compromiso y predisposición durante estos años. Por sus aportes enriquecedores en cada espacio de discusión. También al Dr. Aguilar por sus comentarios alentadores en la evaluación de la Tesis.

Al Doctorado en Ciencias Biológicas de la UNC, por su calidad académica y organizativa. Especialmente a quienes trabajan arduamente contestando dudas, organizando reuniones, cursos y carrera de cada uno de nosotros con gran gentileza.

Al IMBIV por abrir sus puertas, por los recursos, las herramientas y el equipamiento. Pero más importante, por la calidez de las personas con las que me encontré. Algunas han sido fundamentales en la idea de seguir adelante por este camino.

Al Conicet por el financiamiento y, al fin, por la oportunidad.

Al Parque Nacional Quebrada del Condorito, por permitirme realizar gran parte de mi trabajo allí. Espero, algún día, devolver algo desde aquí.

A las personas que me acompañaron al campo y en la toma de datos: Valentina Saur Palmieri, Lore Luna, Iara Torgue, Seba Zeballos, Juancito Withworth-Hulse, Caro Furey. Todos hicieron el trabajo más fácil y mucho más agradable.

A Sole Pérez por el aguante con el trabajo en el invernadero, por ayudarme con los experimentos, pero también por las charlas y por ser una gran compañera de trabajo.

A mis compañeras de box Caro Furey y Euge Vidallé, por las discusiones, por acompañar en momentos difíciles, por las infinitas charlas en las que repasamos una y otra vez los porqués. Por hacer los días más llevaderos y divertidos.

Al compañero de mi vida, Tomás, por su apoyo incondicional en todas las decisiones y caminos que, a veces con locura, decidí emprender en estos años. Por los brazos abiertos cuando cayeron lágrimas, de dolor y también de felicidad. Por compartir conmigo la difícil tarea trabajar con pasión y compromiso y ser padres.

A Manuel, la fuerza motora de todo este esfuerzo.

A mi mamá, por su apoyo infinito. Por estar siempre, por ayudarnos con Manu. También a mi viejo y mis hermanos y hermana, que de una u otra forma me impulsaron a llegar al final.

A mis abuelos Héctor y Coca, quienes siempre me alientan a seguir adelante. Y que, además, pasaron horas y horas pelando toneladas de frutos de *Cotoneaster*, ¡gracias!

A Patricia, un pilar fundamental en el camino recorrido en estos años. Sin su compromiso profesional y humano hubiera sido una tarea imposible para mí.

A los amigos de la vida, fueron la inyección de energía necesaria en este difícil trabajo. Por su buena onda, por distraerme, por las charlas, los mates, las comilonas, las vacaciones, por no entender nada de mi tesis e igual preguntarme cómo voy. Lauri, Bea, Agus, Nati, Diego M., Vero, Diego G., Leti, Tefi, Julia, Lu, Ceci, Beli, Pau, Luci, Fabián.

Índice

Agradecimientos.....	iii
Índice de Tablas y Figuras.....	1
Resumen	3
Summary	5
Introducción General.....	7
1.1. Motivación.....	7
1.2. Antecedentes.....	9
1.2.1. Características de las especies exóticas invasoras	9
1.2.2. Perspectiva de estrategias funcionales	12
1.2.3. Invasiones en ecosistemas de montaña	14
1.3. Objetivo General de la Tesis	19
1.4. Objetivos Específicos y plan general de la Tesis.....	19
Metodología General de la Tesis.....	21
2.1. Área de estudio	21
2.2. Especies de estudio	25
2.3. Diseño de muestreo	29
Características climáticas del área de estudio.....	29
Selección de los individuos y determinación del gradiente local	30
Distribución y abundancia de las leñosas <i>Polylepis australis</i> y <i>Cotoneaster franchetii</i> en el gradiente altitudinal de las Sierras Grandes de Córdoba.....	37
3.1. Introducción.....	37
3.2. Metodología	41
3.2.1. Análisis de datos.....	43
3.3. Resultados	45
3.4. Discusión.....	51
Estrategias funcionales de la leñosa nativa <i>P. australis</i> y la leñosa invasora <i>C. franchetii</i> en el gradiente altitudinal: ¿estrategias convergentes o divergentes?	58
4.1. Introducción.....	58
4.2. Metodología	63
4.2.1 Caracterización funcional de las especies.....	63
4.2.1. Análisis de datos.....	69
4.3. Resultados	69
4.4. Discusión.....	73
Variación funcional intraespecífica de <i>Polylepis australis</i> y <i>Cotoneaster franchetii</i> en el gradiente altitudinal: ¿tiene la invasora mayor variabilidad intraespecífica que la nativa?	78

5.1. Introducción.....	78
5.2. Metodología	84
5.2.1. Medición de variables asociadas a la aptitud de las especies	85
5.2.2. Análisis de datos.....	87
5.3. Resultados	90
5.3.1. Patrones de variación intraespecífica de los caracteres funcionales con la altitud y el gradiente local	90
5.3.2 Comparación de los Índices de Plasticidad de los caracteres funcionales	97
5.3.3. Relación entre la variabilidad intraespecífica y la aptitud de las especies	99
5.4. Discusión	106
¿Cuáles son los patrones de cambio de las estrategias funcionales en la especie nativa y en la invasora en la altitud y en el gradiente local?	106
¿Tiene la invasora un mayor rango fenotípico que la nativa?	109
¿Estuvo la variabilidad intraespecífica asociada con la aptitud de las especies?	112
Variación funcional intraespecífica ¿respuestas adaptativas o plásticas? Una aproximación mediante experimentos de Jardín Común	115
6.1. Introducción.....	115
6.2. Metodología	120
6.2.1. Experimentos de jardín común	120
6.2.2. Análisis de Datos	122
6.3. Resultados	124
6.4 Discusión	128
Discusión General	133
<i>¿Cuál/es de los procesos propuestos en esta Tesis podrían estar explicando la invasión por C. franchetii en las Sierras Grandes de Córdoba?</i>	135
<i>¿Cómo podría continuar la invasión de C. franchetii en las Sierras Grandes de Córdoba?</i>	139
<i>¿Cuáles podrían ser algunos de los impactos de la invasión de C. franchetii en las Sierras Grandes de Córdoba?</i>	144
Conclusiones	146
<i>¿Cuáles son los principales aportes de la tesis en la comprensión de la invasión por C. franchetii en las Sierras de Córdoba?</i>	146
<i>¿Cuáles son los principales aportes de esta Tesis a la teoría de invasiones en general y en montañas en particular?</i>	147
Consideración final.....	148
Bibliografía.....	150
APÉNDICES	178

Índice de Tablas y Figuras

Tabla 2.1. Precipitación media anual (mm) de la serie 1992/2012 y de los años hidrológicos de interés para las mediciones de la Tesis, en diferentes altitudes del área de estudio.	33
Tabla 2.2. Temperatura (°C) media anual, media del mes más frío (julio) y del mes más cálido (enero) de la serie 1994/2003 y los años térmicos de interés para la Tesis, en diferentes altitudes del área de estudio.	34
Tabla 2.3. Coeficientes de correlación (r) entre las variables del ambiente local, medidas en cada individuo de cada especie, y la primer componente principal de cada análisis.	35
Tabla 3.1. Medidas resumen de la presencia y la cobertura de <i>P. australis</i> y <i>C. franchetii</i> en 120 parcelas censadas a lo largo de la transecta de estudio.	47
Tabla 3.2. Variables explicativas seleccionadas en las regresiones logísticas para datos de ocurrencia de la nativa <i>P. australis</i> y de la invasora <i>C. franchetii</i> en 120 parcelas censadas alrededor de la transecta de estudio.	48
Tabla 3.3. Variables explicativas seleccionadas en el modelo de regresión múltiple para los datos de (raíz de) cobertura de la nativa <i>P. australis</i> y de la invasora <i>C. franchetii</i> , considerando sólo las parcelas donde estaban presentes.	48
Tabla 4.1. Caracteres funcionales medidos, sus unidades e importancia ecológica.	67
Tabla 4.2. Valores <i>F</i> y <i>p</i> obtenidos para los factores fijos de los modelos lineales mixtos utilizados para comparar los atributos funcionales de las especies <i>P. australis</i> y <i>C. franchetii</i> .	71
Tabla 5.1. Valores del estadístico <i>F</i> y el <i>p-valor</i> asociado para cada uno de los factores fijos utilizados en el análisis de la variabilidad intraespecífica en caracteres funcionales de ambas especies en una transecta altitudinal y un gradiente edáfico local.	93
Tabla 5.2. Coeficientes de correlación entre los caracteres funcionales y cuatro medidas de aptitud de los individuos de la nativa <i>P. australis</i> en el gradiente altitudinal.	104
Tabla 5.3. Coeficientes de correlación entre los caracteres funcionales y cuatro medidas de aptitud de los individuos de la invasora <i>C. franchetii</i> en el gradiente altitudinal.	105
Tabla 6.1. Estadísticos correspondientes al modelo lineal mixto con el que se evaluó la existencia de diferencias significativas entre poblaciones provenientes de cuatro altitudes en seis caracteres funcionales y la biomasa aérea de <i>P. australis</i> y <i>C. franchetii</i> .	125
Tabla 6.2. Media \pm error estándar estimados de seis caracteres funcionales y la biomasa aérea en cuatro poblaciones altitudinales en renovales de 12 y de 18 meses de edad de la especie leñosa nativa <i>P. australis</i> .	126

Tabla 6.3. Media \pm error estándar estimados de seis caracteres funcionales y la biomasa aérea en cuatro poblaciones altitudinales en renovales de 12 y de 18 meses de edad de la especie leñosa invasora <i>C. franchetii</i> .	127
Figura 2.1. Ubicación de los sitios de estudio en las Sierras Grandes de Córdoba.	24
Figura 2.2. Especies de estudio.	28
Figura 2.3. Patrón de humedad del suelo a lo largo del año para los cuatro sitios altitudinales donde se realizó esta medición.	36
Figura 3.1. Probabilidad media de ocurrencia \pm error estándar en función de las variables explicativas cualitativas que fueron seleccionadas en la regresión logística de cada especie a partir de 120 parcelas en la transecta de estudio.	49
Figura 3.2. Raíz cuadrada de la cobertura media \pm error estándar en función de las variables explicativas cualitativas que fueron seleccionadas en la regresión múltiple de cada especie a partir de las parcelas donde las especies estaban presentes en la transecta de estudio.	50
Figura 4.1. Medias \pm error estándar (e.e.) estimados para ocho caracteres funcionales medidos en la leñosa nativa <i>P. australis</i> y la leñosa invasora <i>C. franchetii</i> en las Sierras Grandes de Córdoba, en dos años consecutivos.	72
Figura 5.1. Media estimada \pm e.e. de siete caracteres funcionales medidos en cuatro poblaciones altitudinales de la leñosa nativa <i>P. australis</i> en los años 2011 y 2012.	94
Figura 5.2. Potencial hídrico foliar mínimo medio (MPa) \pm e.e. en medido en tres altitudes y en suelos poco profundos (<25 cm) y suelos profundos (>25 cm) en las dos especies de estudio.	95
Figura 5.3. Media estimada \pm e.e. de siete caracteres funcionales medidos en cuatro poblaciones altitudinales de la leñosa invasora <i>C. franchetii</i> en los años 2011 y 2012.	96
Figura 5.4. Índices de Plasticidad (IP) para los ocho caracteres funcionales medidos en las especies <i>Polylepis australis</i> (verde) y <i>Cotoneaster franchetii</i> (naranja) obtenidos a partir de los valores de los individuos.	98
Figura 5.5. Media estimada \pm e.e. de las variables indicadoras de la aptitud de las especies nativa <i>P. australis</i> (verde) y exótica <i>C. franchetii</i> (naranja) medidas en cuatro poblaciones altitudinales.	101

Resumen

Las especies exóticas invasoras pueden alterar la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas invadidos, afectando su diversidad nativa y los servicios ecosistémicos que brindan. Existe un creciente registro de plantas invasoras que avanzan sobre los ecosistemas de montaña en todo el mundo. Debido a que los sistemas montañosos son fundamentales en la provisión de servicios ecosistémicos y que albergan una elevada biodiversidad, es de gran importancia evaluar los mecanismos que favorecen la expansión de plantas invasoras en la altitud. En este contexto, tanto las estrategias funcionales de una especie como su variabilidad intraespecífica tendrían relevancia en el éxito de la invasión ya que permiten dar una respuesta a la severidad climática y a la elevada heterogeneidad ambiental que caracterizan a los gradientes altitudinales. En esta Tesis se evaluó el rol de la variabilidad inter e intraespecífica de caracteres funcionales en la capacidad invasora de la principal leñosa exótica de las Sierras Grandes de Córdoba, *Cotoneaster franchetii* Bois. Para ello se utilizó un enfoque comparativo con la leñosa nativa dominante, *Polylepis australis* Bitter, a lo largo de un gradiente altitudinal. Como forma de contextualizar la comparación entre las especies, primero se estudiaron los patrones de distribución de ambas especies y su relación con variables ambientales a escala local en una transecta altitudinal, entre los 1270 y los 2050 m s.n.m. Posteriormente, se compararon las estrategias de uso de recursos y de uso del agua mediante la determinación de ocho atributos funcionales en cada una de las especies en el gradiente. La variabilidad intraespecífica se evaluó considerando tres aspectos diferentes: (a) la dirección del cambio en relación con el gradiente altitudinal y con un gradiente edáfico vinculado a la topografía, (b) la magnitud de esa variabilidad en cada especie y (c) la asociación con variables indicadoras de la aptitud (es decir, el potencial adaptativo de la variabilidad a nivel de especie). Finalmente, mediante un experimento de jardín común en invernadero se evaluó si la variabilidad intraespecífica de los caracteres funcionales observada a campo está determinada principalmente por componentes plásticos o por variación genética. La invasora *C. franchetii* fue más abundante a menores altitudes y *P. australis* a mayores altitudes. No obstante, se observó que ambas especies ocurrieron más frecuentemente en el mismo tipo de hábitat (sitios más protegidos del clima y de disturbios y con mayor disponibilidad hídrica). En cuanto a los atributos funcionales, *C. franchetii* presentó, en

promedio y en todo el gradiente, una estrategia más conservativa en el uso de recursos (una adquisición y ciclado más lento de los nutrientes) y más segura en el uso de agua (un tallo que privilegia evitar pérdida de funcionalidad del xilema por cavitación a costa de tener un flujo de agua menos eficiente) que *P. australis*. Ambas especies presentaron niveles similares de variabilidad intraespecífica en los caracteres funcionales. Sin embargo, en *P. australis* esta variabilidad se asoció en forma directa con el gradiente altitudinal y con el gradiente edáfico (más conservativa con la altitud y a menor desarrollo del suelo), mientras que en *C. franchetii* esa relación no se observó. En ambas especies se presentó una relación entre la variabilidad de sus caracteres y las variables de aptitud (principalmente en términos de crecimiento para *P. australis* y de peso de las semillas y germinación en *C. franchetii*). Notablemente, a pesar del menor ajuste de sus características a los gradientes estudiados, en términos generales, la invasora presentó mayor aptitud que la nativa en todo el gradiente altitudinal. El experimento de jardín común indicó, para ambas especies, un predominio de plasticidad fenotípica en la variabilidad de los caracteres funcionales. En conjunto, los resultados de la Tesis sugieren una invasión reciente de *C. franchetii* en el área de estudio y que su éxito no está determinado por un ajuste preciso de sus estrategias funcionales a los gradientes ambientales que ocupa, aun cuando predominan mecanismos de repuesta rápida (plasticidad) en esa variabilidad. Una estrategia más conservativa en el uso de los recursos y más segura en el transporte del agua junto con una mayor aptitud en comparación con *P. australis*, permitirían a *C. franchetii* establecerse exitosamente en un rango ambiental más amplio que la nativa, tanto en la altitud como en la heterogeneidad local, en este ecosistema altamente restrictivo. Asimismo, la elevada aptitud de *C. franchetii* y la preferencia por los mismos hábitats que *P. australis* indican un importante riesgo para la leñosa nativa y para los ecosistemas de altura de Córdoba en general, si la invasión continúa extendiéndose en la altitud.

Summary

It is well known that invasive alien species are affecting native biodiversity and disrupting important ecosystem services by changing ecosystems structure and processes. There is increasing evidence of plant invasions moving towards high elevation environments worldwide. Understanding the drivers of invasion success in these environments is of great value given that mountains ecosystems provide valuable services for lowland human settlements and bear high biodiversity. Functional strategies as well as their intraspecific variability allow species to adjust to the climatic severity and high environmental heterogeneity that characterize altitudinal gradients. Accordingly, functional variability is expected to be of great relevance for invasion success. The aim of this Thesis was to evaluate the role of functional trait inter- and intraspecific variability in the invasion success of *Cotoneaster franchetii* Bois, the main woody exotic species at the higher elevations of Córdoba mountains. For this purpose, a comparative approach with the native dominant woody species, *Polylepis australis* Bitter, was used along the altitudinal gradient. Distribution patterns of both species along an altitudinal transect (i.e., 1270 to 2050 m a.s.l.) were first studied in order to put the functional comparisons in context. Resource-use and water-use strategies of both species were compared along the altitudinal gradient and within the local environmental gradients of certain elevations (i.e., four elevations along each species distribution range). Intraspecific variability was assessed considering three main aspects: (a) the direction of the functional change in relation to the altitudinal and local gradients, (b) the magnitude of the variability in each species and (c) the relationship of that variability with three fitness variables (i.e., the adaptive potential of the intraspecific functional variability). In addition, the role of genetic variation and phenotypic plasticity in functional trait variability of each species were evaluated with a common garden experiment in a greenhouse. The abundance of the invasive *C. franchetii* was highest at the lower elevations while the native *P. australis* was more abundant at the upper part of the altitudinal gradient. Both species seemed to share habitat preferences since both showed highest frequencies of occurrence in the same habitats (i.e. topographies less exposed to climate harshness and disturbance and with higher water availability). In regard to the functional attributes, *C. franchetii* presented a more conservative functional strategy than *P. australis* along the complete altitudinal gradient

(i.e., *C. franchetii* acquires and liberates nutrients at a slower rate than the native species). Moreover, water-use strategy of the invasive species was safer in comparison with that of the native species (i.e., *C. franchetii* stems can maintain water flux even at low water potentials, avoiding xylem cavitation, at the expense of less efficient flux). Both species had similar levels of intraspecific variability of functional traits. However, in *P. australis* intraspecific variability patterns were associated with both environmental gradients (the altitudinal and local one) while for invasive *C. franchetii* such association was not observed. Additionally, intraspecific variability in functional traits were correlated with fitness variables in both species: mainly in terms of growth in *P. australis* and in terms of reproduction in *C. franchetii*. Notably, despite *C. franchetii* functional attributes appeared poorly adjusted to the studied environmental gradients, this invasive species presented higher fitness than the native throughout the altitudinal gradient. The common garden experiment showed that phenotypic plasticity was the main driver of functional traits intraspecific variability in both species. Overall, results suggest that *C. franchetii* invasion is recent in the study area and that the invasive success is not triggered by a close adjustment of its functional attributes to environmental gradients, even when the variability is mainly driven by plasticity. On the contrary, a more conservative resource-use strategy and a safer water-use strategy along with a higher performance in comparison with native *P. australis*, would allow *C. franchetii* to establish in a variety of environmental conditions in a generally restrictive ecosystem. These high performance and broad environmental tolerance, in addition to the similar habitat preference of the native *P. australis*, suggest an increasing spread of this invader in these mountains and an additional threat to the already retreated high mountain woodlands.

Capítulo 1

Introducción General

1.1. Motivación

Las invasiones biológicas son consideradas, en la actualidad, una de las problemáticas ambientales más relevantes y uno de los principales componentes del cambio global (Vitousek et al. 1996; Mack et al 2000; Netwing 2007a; Vilà et al. 2011). Existe en la literatura una cierta variedad en cuanto a las definiciones de especie exótica y de especie invasora (Valéry et al. 2008) e incluso se viene advirtiendo sobre las dificultades que esto genera a nivel de la construcción del conocimiento en la disciplina (ej. Richardson et al. 2000; Richardson y Pyšek 2006; Heger et al. 2013). En esta Tesis se sigue a las definiciones elaboradas por Richardson et al. (2000) y Pyšek et al. (2009) y se considera como *especies exóticas invasoras* a aquellas especies que han sido introducidas intencional o accidentalmente más allá de su rango natural de distribución y que en las áreas de introducción llegan a formar poblaciones autosustentables y persistentes sin asistencia humana, y con descendencia reproductiva que tiene el potencial de aumentar, más o menos rápidamente, su rango de distribución. Si bien las especies invasoras pertenecen a todos los taxones biológicos, este estudio, tanto metodológica como teóricamente, se enfoca en especies invasoras vegetales, principalmente plantas vasculares.

Al ingresar a un nuevo ambiente, las especies exóticas, en especial aquellas que se vuelven invasoras, interactúan con otros componentes del ecosistema afectando a la biodiversidad y las interacciones comunitarias (ej. Tecco 2006; Hoyos et al. 2010; Powell et al. 2011), a los ciclos de agua, nutrientes y energía (Ehrenfeld 2003; Jobbágy et al. 2013; Furey et al. 2014; LeMaitre et al. 2015) y otros factores como el régimen de disturbios, las condiciones climáticas y microclimáticas y al integridad física de los ambientes (Levine et al. 2003; Vilà et al. 2006; Charles y Dukes 2007; Netwing 2007a). Esos impactos alteran profundamente la estructura y funcionamiento de los ecosistemas y, en última instancia,

afectan, en general de manera negativa, a los servicios de provisión, de regulación y culturales que esos ecosistemas brindan a la sociedad (Mack et al. 2000; Charles y Dukes 2007; Pejchar y Mooney 2009). Asimismo, las invasiones biológicas pueden interactuar con otros procesos que alteran a los ecosistemas como los disturbios de origen antrópico, el cambio en el uso del suelo y el cambio global (Hobbs 2000; Tecco 2006; Thuiller et al. 2006, 2007; Vilà et al. 2007). Aunque no están medidos en todo el mundo, el creciente registro de los daños económicos vinculados a las invasiones por especies exóticas indica que los costos asociados a los impactos directos en los servicios ecosistémicos, así como los asociados al manejo de esas invasiones, llegan a ser muy elevados (cientos de millones de dólares en algunos casos; ej. Mack et al. 2000; Pimentel et al. 2005; Charles y Dukes 2007; Vilà et al. 2009). El incremento de las invasiones biológicas está conducido por la creciente conectividad a nivel mundial, principalmente ligada a la expansión del comercio mundial (Mack et al. 2000; Vilà et al. 2007). Los humanos son, entonces, la principal vía de dispersión de los propágulos de especies exóticas ya sea de manera intencional (por ejemplo, para el cultivo, horticultura o con fines ornamentales) o de manera accidental y prácticamente no quedan ambientes en el mundo que no se enfrenten a esta problemática (Mack et al. 2000; Thuiller et al. 2006, 2007; Vilà et al. 2007).

En el mismo sentido, la idea de que los ecosistemas de montaña son inherentemente más resistentes a las invasiones ha sido cuestionada (Pauchard et al. 2009, 2016; Alexander et al. 2011). Si bien, en general, el nivel de invasiones es aún bajo en comparación con otros ecosistemas (McDougall et al. 2011b), en todo el mundo existe un creciente registro de plantas exóticas que avanzan en la altitud, principalmente desde las tierras bajas que los rodean (Pauchard et al. 2009; Alexander et al. 2011; Pyšek et al. 2011; Marini et al. 2013; Guo et al. 2018). Este avance está conducido, al igual que las invasiones en general, por la creciente actividad y afluencia humana a mayores altitudes, con el consiguiente aumento en los niveles de disturbio, y por el cambio climático (Pauchard et al. 2009, 2016; Kueffer et al. 2013; Alexander et al. 2016; Petitpierre et al. 2016). De esa forma, se modifican los factores que se han considerado limitantes para las invasiones en montañas: las condiciones climáticas severas, la baja incidencia del disturbio antropogénico y la baja presión de propágulos (Pauchard et al. 2009, 2016).

Los ecosistemas de montaña albergan una elevada biodiversidad, incluidos

numerosos endemismos, asociada a la elevada heterogeneidad ambiental (Körner 2003). Por esa razón, estos ecosistemas forman parte de una gran proporción de las áreas protegidas del mundo (Kueffer et al. 2013). Además, son ambientes muy valiosos porque proveen importantes servicios ecosistémicos a nivel global. Por ejemplo, son la fuente de agua dulce de la mayoría de las regiones terrestres y llegan a significar entre el 90 y el 100% de la provisión de agua en regiones áridas y semiáridas (Díaz et al. 2001; Viviroli et al. 2003, 2011). Asimismo, brindan servicios culturales como turismo, recreación y tienen un elevado valor histórico y estético (Díaz et al. 2001; Kueffer et al. 2013). Entonces, dada su importancia ecológica, económica y sociocultural, el fenómeno de las invasiones por especies exóticas en sistemas montañosos y sus posibles impactos adquiere gran relevancia. En particular, el estudio de los patrones y procesos de las invasiones en estos ecosistemas, así como la identificación y la prevención de la dispersión y del establecimiento de especies potencialmente invasoras serían pasos claves en el control de esta problemática (Mack et al. 2000; McDougall et al. 2011a, b; Kueffer et al. 2013; Pauchard et al. 2016).

1.2. Antecedentes

1.2.1. Características de las especies exóticas invasoras

En el contexto de avance continuo de las invasiones biológicas, en las últimas décadas ha habido una explosión de trabajos buscando describir los mecanismos que explican su ocurrencia, sus interacciones con la biota nativa y, más actualmente, los mencionados impactos ecológicos y su valoración económico-cultural (Mack et al. 2000; Richardson y Pyšek 2006). Al mismo tiempo, el estudio de la dinámica de las invasiones se ha utilizado para poner a prueba distintas teorías ecológicas y evolutivas, donde estas especies constituyen “unidades de experimentación natural” (ver Callaway y Maron 2006; Sax et al. 2007). Gran parte del conocimiento de la ecología de las invasiones vegetales puede contextualizarse, a grandes rasgos, dentro de alguna de tres grandes “áreas de estudio”: el estudio de las características y estrategias que permiten a una especie volverse invasora (su *invasividad*, Richardson y Pyšek 2006), las características bióticas y abióticas del ambiente que lo vuelven susceptible a sufrir invasiones (su *invasibilidad*; Richardson y Pyšek 2006; Chytrý et al. 2008) y el estudio del impacto de dichas invasiones sobre los

componentes de los ecosistemas invadidos (ej. Parker et al. 1999; Levine et al. 2003; Vilà et al. 2011). En particular, el enfoque vinculado a la *invasividad* de las especies permitiría identificar especies potencialmente invasoras y planificar estrategias de prevención con suficiente anticipación (Netwing 2007b). En este sentido, uno de los objetivos más importantes en el estudio de las invasiones ha sido (y continúa siendo) determinar si existen propiedades que caractericen y definan a las especies invasoras en general (ej. Baker 1965; Rejmánek y Richardson 1996; Pyšek y Richardson 2007; van Kleunen et al. 2010a, b, 2015; entre otros). Para abordar este objetivo, el enfoque comparativo es uno de los más comunes y recomendados en la literatura (ej. Van Kleunen et al. 2010b, 2015). El abanico de comparaciones incluye a otros componentes de la comunidad nativa (por ejemplo, la misma forma de vida, las especies dominantes, especies con algún grado de parentesco, Funk 2008; Tecco et al. 2010, 2013; Drenovsky et al. 2012b; Zeballos et al. 2014a) así como a otras especies exóticas no invasoras o a la especie en cuestión en su rango nativo y su rango invasor (Poll et al. 2009; vanKleunen et al. 2010b; Matzek 2011, 2013; Heberling et al. 2015).

Vinculado a este enfoque, uno de los temas más estudiados actualmente es si las especies invasoras exitosas tienen estrategias de vida y/o estrategias funcionales (Grime 1977; Grime et al. 1997; Reich et al. 2003; Díaz et al. 2004, 2016) similares o diferentes a las de las nativas, y en qué sentido (ej. Leishman et al. 2007, 2010; Tecco et al. 2010; entre otros). Tradicionalmente se han sugerido algunas características que serían típicas de las invasoras en comparación con especies no invasoras. Por ejemplo, una elevada tasa de crecimiento, una elevada área foliar específica (AFE), un elevado contenido de nutrientes en la hoja, ciclos de vida más cortos y una elevada fecundidad; es decir, atributos asociados con una alta competitividad y aptitud. Varios estudios y revisiones apoyan esta caracterización de las especies invasoras (Daehler 2003; Leishman et al. 2007; Pyšek y Richardson 2007; van Kleunen et al. 2010b); sin embargo, es creciente el número de evidencias que la contradicen (Funk y Vitousek 2007; Leishman et al. 2010, Ordonez y Olff 2013; Tecco et al. 2013; Tabassum y Leishman 2016). Frente a estos resultados, se ha propuesto que tanto los atributos ventajosos como la convergencia o divergencia respecto a especies nativas es, en realidad, contexto dependiente (es decir, dependen del ambiente y de la escala de análisis) y que no existe, entonces, un conjunto universal de atributos que

identifique a todas las especies potencialmente invasoras bajo todas las condiciones ambientales (Tecco et al. 2013; Carboni et al. 2016; Funk et al. 2017). En particular, en los ecosistemas de montaña esta comparación prácticamente no se ha explorado.

Otra de las características que se atribuye a las especies invasoras es la de tener una elevada variabilidad fenotípica intraespecífica en caracteres que son relevantes en su relación con el ambiente y con la aptitud. (ej. “Genotipos de Propósito General”, Baker 1965; Daehler 2003; Rejmánek et al. 2005; Richards et al. 2006). Las especies exóticas que llegan a un nuevo ambiente deben enfrentarse a los desafíos y presiones que impone el nuevo entorno. Una mayor variabilidad intraespecífica permitiría a estas especies ajustarse rápidamente a esas nuevas presiones ambientales favoreciendo la colonización, el establecimiento y la expansión (Dietz y Edwards 2006; Theoharides y Dukes 2007; Davison et al. 2011). Además, especies con mayor variabilidad intraespecífica tendrían un nicho ecológico más amplio, lo que les permitiría ocupar una mayor diversidad de ambientes, tanto en el espacio como en el tiempo (Sultan 2000, 2001; Jung et al. 2010; Violle et al. 2012; Sides et al. 2014).

La magnitud de variabilidad intraespecífica de una especie en un carácter dado está determinada por su variabilidad genética y la plasticidad fenotípica de esos genotipos (y la interacción entre ambos; Richards et al. 2006; Albert et al. 2011). A su vez, en la invasión por plantas el componente genético estaría dado principalmente por un proceso de evolución rápida, conducido por las presiones selectivas del nuevo ambiente (Maron et al. 2004; Richardson y Pyšek 2006; Zenni et al. 2014). Existe evidencia empírica que apoya la importancia de ambos componentes en las invasiones (ej. Daehler 2003; Parker et al. 2003; Maron et al. 2004; Bossdorf et al. 2005; Davison et al. 2011). Sin embargo, Daehler (2003) y Gianoli y Valladares (2011) proponen que un objeto de estudio más adecuado en condiciones naturales y a nivel de especie es determinar el rango fenotípico completo de la especie exótica ya que es ese rango, cualquiera sea su origen, lo que va a permitir a una especie responder a los cambios ambientales en el espacio y el tiempo. Específicamente, la variabilidad intraespecífica aumentaría la invasividad de una especie exótica si produce fenotipos ventajosos en comparación con las nativas con las que podría competir. Esa ventaja podría darse en dos escenarios o una combinación de ambos: si se presenta una mayor aptitud promedio en un rango amplio de ambientes (es decir una elevada tolerancia

ambiental) o bien si provoca un incremento y una ventaja en la aptitud en comparación con las nativas en ambientes que le son favorables (Richards et al. 2006; Richardson y Pyšek 2006). Revisiones recientes evaluando la variabilidad intraespecífica de especies vegetales invasoras en comparación con no-invasoras han arrojado resultados contradictorios y han tenido dificultades para determinar si la variabilidad estaba relacionada con una mejor aptitud (Daehler 2003; Davison et al. 2011; Palacio-López y Gianoli 2011).

Los ambientes de montaña se caracterizan por presentar una elevada heterogeneidad espacial tanto en el gradiente altitudinal como a nivel local (por pequeños cambios en la topografía, exposición, orientación de la ladera, pendientes, entre otros; Körner 2003). Por lo tanto, una elevada variabilidad intraespecífica sería de especial importancia en las invasiones exitosas en este tipo de ecosistema (Alpert y Simms 2002; Albert et al. 2011; Molina-Montenegro et al. 2012; Lázaro-Nogal et al. 2015). Sin embargo, no existen demasiados registros de la variabilidad de caracteres morfo-funcionales de plantas invasoras en montañas y menos aún en especies leñosas en comparación con formas de vida no-leñosa (Zenni et al. 2014).

1.2.2. Perspectiva de estrategias funcionales

La perspectiva de estrategias funcionales de plantas brinda un marco conceptual apropiado para abordar la comparación entre invasoras y nativas, ya que se trata de características que son de relevancia ecológica al reflejar la relación de una especie con el medio que la rodea (Lavorel et al. 2007; Violle et al. 2007). Aunque existen numerosas acepciones de los que son los caracteres funcionales, en esta Tesis se trabaja con una de las definiciones más aceptadas en la literatura y que indica que los *caracteres funcionales* se refieren cualquier carácter morfológico, fisiológico o fenológico que impacta en desempeño de un individuo directamente o a través de un efecto en caracteres de aptitud (biomasa vegetativa, rendimiento reproductivo y supervivencia; Violle et al. 2007). Lavorel et al. (2007) agregan que deben ser relativamente fáciles de medir (*sensu* Hodgson et al. 1999) y que su determinación se debe poder estandarizar a fin de compararlos entre diversas formas de vida y condiciones ambientales (ej. Cornelissen et al. 2003b; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). El interés en estos caracteres reside en el rol que tienen en las funciones principales de la planta (crecimiento, reproducción, supervivencia), así como en

la repuesta a las condiciones ambientales (caracteres de respuesta) y en su impacto en la estructura y dinámica de comunidades y ecosistemas (caracteres de efecto; Díaz y Cabido 2001; Lavorel y Garnier 2002; Lavorel et al. 2007). Asimismo, se considera que estos caracteres reflejan compromisos (*trade-offs*) adaptativos y evolutivos entre diferentes funciones de la planta (Ackerly et al. 2000; Reich et al. 2003). Conjuntos de caracteres que covarían se han agrupado en “ejes de especialización” que describen estrategias funcionales alternativas que un organismo (en realidad una especie) puede desarrollar (Westoby et al. 1998, 2002; Westoby y Wright 2003; Wright et al. 2004) y que son consistentes a través de los diversos ambientes y formas de vida (Grime 1977; Grime et al. 1997; Díaz et al. 2004, 2016). Entre los compromisos más destacados se encuentra el eje de *adquisición de recursos o economía del carbono*. Allí se separan, por un lado, especies con atributos vinculados con el crecimiento y adquisición rápida de recursos (hojas delgadas, blandas, con altas concentraciones de nutrientes, con elevada área foliar específica y de vida corta) exitosas en ambientes productivos, y, por el otro, especies con atributos asociados con la conservación y retención de recursos (hojas de vida larga, gruesas y duras con alta concentración de compuestos de defensa y bajo contenido en nutrientes) exitosas en ambientes donde los recursos y las condiciones ambientales son más limitantes (Grime et al. 1997; Díaz et al. 2004, 2016; Wright et al. 2004). Otro eje de especialización funcional se relaciona con las *estrategias de uso del agua* de leñosas. A través de éste se explica el compromiso eficiencia-seguridad en el transporte de agua a través de la planta (Hacke y Sperry 2001; Hacke et al. 2006). En un extremo se encuentran especies con características que maximizan su eficiencia en la conducción de agua y, así, su capacidad fotosintética (elevado potencial hídrico, elevada conductancia, vasos de conducción de gran diámetro, entre otros) pero que deben disminuir la seguridad (pérdida de funcionalidad por cavitación). Dichas especies están vinculadas a ambientes con alta disponibilidad de agua. En el otro extremo, hay especies que maximizan la seguridad (mantienen el flujo de agua incluso a potenciales hídricos muy bajos, es decir cuando hay muy poca disponibilidad de agua en el suelo), pero deben limitar la eficiencia, lo que determinaría una tasa de crecimiento baja (Hacke et al. 2006). Este compromiso ha sido estudiado en especies leñosas pertenecientes a diversos ambientes (Ackerly 2004; Bucci et al. 2004; Ishida et al. 2008; Zeballos et al. 2014a). En conjunto, queda establecido el carácter adaptativo que tendrían estos caracteres y estrategias funcionales como respuesta

a las condiciones ambientales. Por lo tanto, es esperable que indagar tanto las estrategias funcionales promedio como en la variación intraespecífica de los caracteres funcionales de las especies invasoras en comparación con la de especies nativas, pueda brindar herramientas para comprender la dinámica de la invasión (ej. Tecco et al. 2010; Gross et al. 2013; Leffler et al. 2014; Funk et al. 2016) así como evaluar sus posibles impactos (ej. Levine et al. 2003, Drenovsky et al. 2012a, te Beest et al. 2015).

1.2.3. Invasiones en ecosistemas de montaña

Características generales de los ecosistemas de montaña

Los ecosistemas de montaña constituyen ambientes complejos que abarcan simultáneamente numerosos gradientes ambientales a cortas distancias (Körner 2003, 2007). Es decir, son ecosistemas que se caracterizan por una muy elevada heterogeneidad espacial. Esta Tesis toma como base conceptual la descripción realizada por Körner (2003) sobre los ecosistemas alpinos. Aunque no es enteramente aplicable ya que el área de estudio se encuentra por debajo del límite arbóreo (es decir, no puede considerarse alpino), se puede considerar una buena aproximación a los patrones y procesos más generales que ocurren allí. En esta sección, se hace una breve descripción de las características que se consideraron más importantes para el desarrollo de la Tesis, basadas, principalmente, en los trabajos de Körner (2003, 2007).

Los ambientes de montaña están dominados por el estrés climático y, por ende, la vegetación presenta numerosas adaptaciones en este sentido. Las presiones más importantes están dadas por las bajas temperaturas y la elevada radiación, ambos haciéndose más pronunciados con el aumento de la altitud. En cuanto a los cambios en el gradiente altitudinal, como se mencionó, se trata de un gradiente complejo donde algunas variables cambian de la misma manera en diferentes sistemas de montaña (porque se vinculan de manera directa con la altitud sobre el nivel del mar), mientras que otras se comportan de distintas formas según la región. Entre las variaciones comunes a todos los gradientes altitudinales se encuentran: (a) una disminución en la presión atmosférica y por lo tanto una menor presión parcial de oxígeno y dióxido de carbono, menor densidad del aire y una menor capacidad de retener humedad; (b) una disminución de la temperatura

de la atmósfera a un ritmo promedio de 0,6 °C cada 100 m de aumento de la altitud (menos marcado en áreas continentales); y (c) un aumento de la fracción de radiación UV-B en comparación con menores altitudes y un mayor contraste entre las superficies expuestas al sol y la sombra, principalmente cuando no hay nubes que contrarresten este efecto. Entre las variables para las cuales no hay cambios equivalentes entre regiones, una de las principales es la precipitación. Tampoco son equivalentes el largo de la temporada de crecimiento ni los patrones de viento y nubosidad. El cambio en la temperatura es el que mayor atención ha recibido y es sabido que tiene una gran relevancia ecológica (Sakai y Larcher 1987; Körner 2016). La baja temperatura termina afectando a toda la dinámica del ecosistema, incluyendo a componentes bióticos y abióticos. En las plantas el estrés por temperatura termina por impedir el desarrollo celular, la diferenciación de tejidos y puede provocar la muerte de diferentes órganos y tejidos. Existen numerosas adaptaciones al clima frío que incluyen mecanismos fisiológicos (ej. cambios en la composición de membranas celulares), morfológicos (ej. menor estatura y crecimiento achaparrado) y un ajuste muy preciso de la fenología de la planta para determinar períodos de crecimiento que eviten la exposición de órganos sensibles a temperaturas bajo cero (ej. a heladas tardías en la primavera y tempranas en el otoño). Asimismo, el ajuste fenológico determina el cese del crecimiento y el comienzo de un período de aclimatación de los tejidos a fin de hacer frente a las temperaturas del invierno (Lambers et al. 2008; Körner 2016).

A pesar de las condiciones estresantes en general, el clima final que experimentan la vegetación de las montañas depende mucho de la heterogeneidad local, la cual está vinculada principalmente a la topografía y el relieve. Por ejemplo, laderas en distintas orientaciones y pendientes tienen diferentes incidencias solares y, por lo tanto, mantienen distintos patrones de temperatura, diarios y estacionales. Asimismo, la topografía y el relieve influyen en los patrones de viento y, principalmente, en los patrones edáficos y la distribución de la precipitación, los cuales cambian a distancias muy cortas. Esta multiplicidad de microclimas y factores estresantes a pequeña escala junto con la diversidad de patrones edáficos explican, en gran medida, la elevada diversidad biológica en los ecosistemas de montaña. En general, la distribución de la vegetación está asociada muy estrechamente a la distribución de los suelos (ej. Cabido et al. 1987; Cingolani et al. 2003; Zeballos et al. 2014b).

En líneas generales, los suelos de los ecosistemas de montaña tienden a acumular materia orgánica (MO) en mayor proporción que suelos a menores altitudes, principalmente hasta la zona del límite arbóreo (a mayores altitudes, en la zona alpina y nival, la MO disminuye junto con la cobertura vegetal; Körner 2003, pero ver Hagerdon et al. 2010). La MO tiende a aumentar (mayormente en los horizontes más superficiales) porque los ciclos biogeoquímicos se vuelven más lentos con la disminución de la temperatura (por ejemplo, la actividad enzimática de la descomposición es más lenta y también la broza de la vegetación de montaña suele ser de baja calidad; Chapin et al. 2002; Körner 2003). Asimismo, otros factores como la exposición de la ladera, el tipo de roca madre, la edad de los suelos y la distribución de la precipitación pueden influir en la acumulación de MO y en la fertilidad del suelo. Por otro lado, la acumulación de MO produce una acidificación que, en conjunto con los patrones de distribución de la precipitación, afectan la disponibilidad de nutrientes para las plantas (por ejemplo, un pH del suelo bajo promueve la pérdida de minerales por lixiviación y también afecta los procesos biológicos que allí ocurren; Körner 2003; Lambers et al. 2008). De esa forma, la fertilidad del suelo varía mucho a pequeña escala y puede verse limitada por una baja actividad microbiana. Además, los suelos de montaña son muy susceptibles de erosionarse por las elevadas pendientes y los disturbios asociados con el agua, el viento y los ciclos de congelamiento y descongelamiento. Por otro lado, en cuanto a la disponibilidad de agua para las plantas, la distribución de este recurso es también muy heterogénea y depende de las características del suelo, de la precipitación en la temporada de crecimiento y de la cobertura vegetal. El estrés hídrico a bajas temperaturas se puede presentar por una falta de humedad del suelo o por el congelamiento del suelo. Sin embargo, en líneas generales, no hay dificultades hídricas en plantas de montaña, principalmente a mayores altitudes, porque, finalmente, las bajas temperaturas disminuyen mucho la demanda evaporativa.

Patrones de invasión en montañas

Como se mencionó más arriba, el proceso de invasión en montañas del mundo es un fenómeno reciente (McDougall et al. 2011a; Alexander et al. 2016). Sin embargo, ha recibido considerable atención debido a la preocupación por los posibles impactos en esos ecosistemas, así como por la idea de que aún se está a tiempo de evitarlas mediante su

manejo temprano (McDougall et al. 2011a,b; Kueffer et al. 2013). La mayoría de los estudios hasta el momento se han enfocado en los patrones de riqueza de especies exóticas en la altitud y la dinámica de su expansión y, al contrario, muchos menos trabajos han abordado las características de las especies que invaden estos ecosistemas o sus relaciones con las comunidades locales (Alexander et al. 2016, pero ver Pollnac y Rew 2014; Lembretches et al. 2017b). Existe un amplio registro, proveniente de una variedad de regiones del mundo, de que se produce una disminución de la riqueza de especies de plantas exóticas con la altitud (Alexander et al. 2011; Giorgis et al. 2011; Pyšek et al. 2011; Marini et al. 2013; Seipel et al. 2016; Guo et al. 2018). Este patrón coincide con la disminución de la presión de propágulos, el menor nivel de disturbios antropogénicos y el aumento en la severidad climática que se producen con el aumento de la altitud, los cuales serían los principales factores modeladores de las invasiones en montañas (Pauchard et al. 2009; Alexander et al. 2011, Marini et al. 2013). Asimismo, es conocido que las rutas y caminos, los cuales poseen elevados niveles de disturbio, son las principales vías de distribución de especies exóticas en estos ecosistemas (Pauchard y Alaback 2004; Arévalo et al. 2005; Pauchard et al. 2009; Alexander et al. 2009; Giorgis et al. 2011; Paiaro et al. 2011) y que la ocurrencia y riqueza de especies exóticas es mucho menor en áreas naturales o seminaturales adyacentes (Pollnac et al. 2012; Pollnac y Rew 2014). Por otro lado, además de la disminución de la riqueza, se ha observado un patrón de anidamiento de especies exóticas en la altitud, es decir, que las especies que alcanzan mayores altitudes son un subgrupo del conjunto de especies que se encuentran en las áreas más bajas (ej. Haider et al. 2010; Alexander et al. 2011; McDougall et al. 2011a; Marini et al. 2013; Zhang et al. 2015; Steyn et al. 2017). A partir de este fenómeno se ha propuesto que las especies exóticas que colonizan la altitud son, en realidad, especies generalistas, con una amplia tolerancia ambiental y climática (Haider et al. 2010; Alexander et al. 2011; Steyn et al. 2017). Asociado a esta hipótesis, se piensa que la plasticidad fenotípica y la evolución rápida (como adaptación local) tendrían un rol preponderante en la persistencia y expansión de las especies exóticas invasoras ya que les permitiría ajustar sus fenotipos en el gradiente altitudinal (Alexander et al. 2016). Según una revisión realizada por Alexander et al. (2016), hay evidencia de que ambos procesos ocurren en invasoras de ecosistemas de montaña (ej. Parker et al. 2003; Ansari y Daehler 2010; Monty y Mahy 2009; Haider et al. 2012); aunque también existen trabajos que reportan especies exóticas a grandes

altitudes que no muestran diferenciación genética ni elevada plasticidad (Poll et al. 2009; Trtikova et al. 2010; Steyn et al. 2017). Tanto la plasticidad como la adaptación local podrían tener un rol importante en el futuro de las invasiones si terminan facilitando una mayor expansión altitudinal y una mejor respuesta frente al cambio climático global (Chevin et al. 2010; Kueffer et al. 2013).

En conjunto, los antecedentes indican que los gradientes asociados a los cambios en la altitud junto con la importante heterogeneidad espacial a nivel local que se presentan en los ecosistemas de montaña permiten evaluar la respuesta funcional de las invasoras y compararlas con las de las nativas en diferentes condiciones ambientales. Además, se pueden evaluar las respuestas intraespecíficas a esta elevada variabilidad ambiental. De esta forma, los ecosistemas de montaña funcionan como experimentos naturales para evaluar algunas hipótesis propuestas para las invasiones en general y para evaluar si dichos procesos se aplican en invasiones en montañas en particular. Específicamente, las Sierras Grandes de Córdoba tienen gran valor debido a su función de cabecera de las principales cuencas hídricas de la provincia (Cingolani et al. 2015; Poca et al. 2017), así como por ser un ambiente con un elevado número de endemismos biológicos (Cabido et al. 2003). En el gradiente altitudinal asociado, además de la disminución de la temperatura con la altitud, se ha descrito un gradiente de humedad del suelo en sentido opuesto (es decir, menor humedad del suelo a bajas altitudes; Tecco et al. 2016). El área cuenta, también, con una importante heterogeneidad a nivel local vinculada a la topografía y las propiedades del suelo, con su correlato en diferentes comunidades vegetales que se presentan allí (Cabido et al. 1987; Cingolani et al. 2003, 2004). En estudios recientes realizados en estas montañas se detectaron varias especies leñosas invasoras establecidas por encima de los 1500 m s.n.m. (Giorgis et al. 2011). Si bien la frecuencia de estas leñosas fue en general baja, algunas llegaron dominar la vegetación en términos de cobertura en los sitios en los cuales estaban presentes. *Cotoneaster franchetii* es una de las principales leñosas invasoras de las Sierras Grandes de Córdoba (Giorgis et al. 2011; Giorgis y Tecco 2014) y comparte gran parte del rango altitudinal con *Polyelipsis australis*, la principal leñosa nativa de este ecosistema (Marcora et al. 2008). De esta manera, el gradiente altitudinal de las Sierras Grandes y la presencia de especies nativas e invasoras con rangos superpuestos brindan un

escenario interesante para indagar sobre los mecanismos que subyacen a la invasión por exóticas en montañas. Específicamente, en esta Tesis se utilizará el caso de estudio presentado para comparar las estrategias funcionales y la variabilidad intraespecífica de caracteres funcionales de las leñosas invasora *C. franchetii* y la nativa *P. australis* a lo largo del gradiente altitudinal y para analizar si dichos mecanismos favorecen el éxito de la especie invasora en el área de estudio. Además, se indagará mediante un experimento de jardín común en invernadero sobre los mecanismos que generan la variabilidad intraespecífica en cada una de las especies (plasticidad fenotípica o variación genética).

1.3. Objetivo General de la Tesis

Evaluar el rol de las estrategias funcionales y de la variabilidad intraespecífica de caracteres funcionales en la capacidad invasora de la leñosa exótica *Cotoneaster franchetii* en las Sierras Grandes de Córdoba, mediante un enfoque comparativo con la leñosa dominante *Polylepis australis*, a lo largo del gradiente altitudinal.

1.4. Objetivos Específicos y plan general de la Tesis

La presente Tesis está organizada en siete capítulos, incluyendo esta **Introducción General** (Capítulo 1). En el **Capítulo 2** se describe en detalle el área y las especies de estudio y se indica el diseño de muestreo general de la Tesis. En los siguientes cuatro capítulos se abordan los objetivos específicos:

- En el **Capítulo 3** se describe la distribución altitudinal y local de las dos especies de estudio para dar un marco general a las comparaciones que se realizan en los capítulos siguientes de la Tesis. Allí se **describen los patrones de ocurrencia y abundancia de la especie nativa *P. australis* y la invasora *C. franchetii* en la transecta de estudio y se indaga sobre factores bióticos y abióticos que podrían influir en esos patrones locales.**
- En el **Capítulo 4** se evalúa si existe convergencia o divergencia en las estrategias funcionales de las especies de estudio. Para ello **se determinan y comparan, en el gradiente altitudinal, los atributos funcionales vinculados a las estrategias de uso**

de recursos y transporte de agua que presentan la leñosa nativa *P. australis* y la leñosa invasora *C. franchetii*.

- En el **Capítulo 5** se analiza la contribución de la variabilidad intraespecífica en el éxito de la invasión de *C. franchetii* en el área de estudio. Para ello, **se describen y comparan los patrones de cambio en los caracteres funcionales de *C. franchetii* y *P. australis* con relación al gradiente altitudinal y a un gradiente edáfico local, se evalúa si la leñosa invasora tiene un mayor rango fenotípico que la leñosa nativa y, finalmente, se analiza si la variabilidad intraespecífica es potencialmente adaptativa evaluando su relación con tres variables de aptitud.**
- En el **Capítulo 6** se indaga sobre los procesos que generan la variabilidad intraespecífica observada en el campo, es decir, si predomina la plasticidad fenotípica o la variación genética, mediante un experimento de jardín común en invernadero con renovales hijos de una submuestra de las plantas evaluadas en el campo.

Finalmente, en la **Discusión General** (Capítulo 7) se integran los resultados más relevantes de la Tesis y se discute su implicancia en la invasión de *Cotoneaster franchetii* en las Sierras Grandes, así como en invasiones en montañas en general. Un mayor detalle de los objetivos específicos y el marco teórico que da sustento a hipótesis particulares y sus predicciones se presentan en cada capítulo.

Capítulo 2

Metodología General de la Tesis

En este capítulo se describen al área de estudio, las especies de estudio y el diseño general de muestreo que se comparte a través de los capítulos de la Tesis. Las metodologías específicas y los análisis de datos se detallan en los Capítulos correspondientes.

2.1. Área de estudio

El área de estudio comprende una transecta altitudinal entre los 1200 y los 2200 m s.n.m. en la ladera oriental de las Sierras Grandes de Córdoba, asociada al Camino a Altas Cumbres (ruta provincial 34; 31°35'S, 64°39'O – 31°36'S, 64°48'O; Figura 2.1). Las Sierras de Córdoba se componen por tres cordones montañosos que corren en dirección norte-sur. Las Sierras Grandes corresponden al cordón montañoso central y es el que alcanza las mayores altitudes. Posee un pico máximo a 2790 m s.n.m. (el cerro Champaquí), pero la mayor parte del cordón se encuentra por debajo de los 2400 m s.n.m. (Cingolani A.M. com. pers.). Al igual que los otros cordones, presenta laderas más abruptas hacia el oeste y más suaves hacia el este (Cabido et al. 1987). La vegetación corresponde al distrito del Chaco Serrano en la provincia fitogeográfica Chaqueña (Cabrera 1976), aunque la vegetación de las partes más elevadas presenta numerosos elementos andinos (Cabido et al. 1998). A grandes rasgos el área de estudio abarca una serie de pisos altitudinales de vegetación: desde el extremo superior del Bosque Serrano, pasando por un piso intermedio entre los 1100 y 1700 m s.n.m. donde dominan los pastizales y en algunos sectores los matorrales, hasta pastizales de altura alternados con parches de arbustales o bosques de *Polylepis australis*, a partir de los 1700 m s.n.m. (Cabrera 1976; Giorgis et al. 2017). El clima es templado y, en el rango altitudinal completo de las Sierras Grandes, entre 900 y 2700 m s.n.m., la temperatura media anual varía desde los 15,7 °C a los 7,4 °C (Marcora et al. 2008). La precipitación es estacional, concentrada entre octubre y abril, con una media anual que

varía aproximadamente desde los 750 mm a los 1000 mm en el gradiente altitudinal (Colladon 2014). No hay meses libres de heladas por encima de los 1800 m s.n.m. Nieva sólo ocasionalmente en invierno y en primavera y la nevada no persiste por más de dos o tres días (Cabido et al. 1987). Para el área de estudio se han descrito dos gradientes opuestos en la altitud, presentándose una disminución de temperatura del suelo (de 15,5 a los 6,4 °C en el rango completo de las Sierras) y un aumento de su humedad hacia las partes más elevadas del gradiente (Tecco et al. 2016). Asimismo, con la altitud hay un aumento del contenido de nitrógeno, de la materia orgánica y del carbono del suelo (Tecco et al. 2016).

Además de los cambios ambientales asociados a la altitud, en el área de estudio se presenta una importante heterogeneidad espacial (Cabido et al. 1987; Acosta et al. 1992; Cingolani et al. 2003). Se ha descrito un gradiente topo-edáfico que, junto al disturbio que produce la ganadería, explica la estructuración de las comunidades actuales de pastizales en las partes más altas del gradiente (Cingolani et al. 2003). Específicamente, se han determinado tres hábitats principales. Un hábitat más xérico ubicado en las posiciones topográficas altas, con pendientes más pronunciadas, suelos secos, con poca MO, nitrógeno y contenido de cationes y más proporción de roca expuesta (dada por pérdida de suelo). La disminución de la pendiente y el aumento de la humedad, MO, nitrógeno y cationes determinan un hábitat mésico y finalmente, en las posiciones topográficas bajas se encuentran suelos hidromórficos donde se ubican algunos céspedes y pastizales gruesos de *Poa*. Por otro lado, a una escala regional y a partir de los 1700 m s.n.m., Cingolani et al. (2004) identificaron distintas unidades de cobertura que alternan en el piso superior de las Sierras, determinadas por las condiciones físicas del paisaje y la acción del ganado: bosques de *P. australis* más o menos cerrados, pastizales de paja gruesa y de paja fina, céspedes y afloramientos rocosos graníticos con distintos grados de roca expuesta. En ese mismo trabajo y otro posterior (Cingolani et al. 2008), se determinó que los bosques de *P. australis* ocurren en terrenos escarpados, quebradas profundas y valles (mayormente entre 1800-1900 m s.n.m.). Los pastizales se encuentran en planicies onduladas con poco afloramiento rocoso, aunque el pajonal grueso ocurre únicamente a mayores altitudes y el fino está mucho más extendido vertical y horizontalmente. Los céspedes ocurren por encima de los 1900 m s.n.m. y están fuertemente vinculados a terrenos planos y a la actividad ganadera.

Por último, los afloramientos rocosos y la roca expuesta (se refiere a roca expuesta por erosión) ocurren en todo el paisaje, aunque predominan en posiciones topográficas altas y con mucha insolación, y la erosión aumenta con la presencia de ganado y caminos.

El principal uso del suelo es la ganadería extensiva (esencialmente vacas, también ovejas) utilizando los pastizales naturales del área. Como se explicó más arriba, el ganado es un importante estructurador de la vegetación en el área y es una de las principales fuentes de disturbio, junto con el fuego (Cabido et al. 1987; Cingolani et al. 2004, 2008; Renison et al. 2010; Giorgis et al. 2013). También hay actividad turística (pesca por temporada, recreación, caminatas), especialmente en la primavera-verano. En 1998 se creó allí el Parque Nacional Quebrada del Condorito con el fin de conservar la biodiversidad y como protección de la cabecera de las cuencas hídricas más importantes de la provincia (Cabido et al. 2003). Una importante extensión alrededor del Parque fue declarada Reserva Hídrica Provincial, aunque esa área mantiene el manejo tradicional de la ganadería, en manos de privados (Cingolani et al. 2008). Actualmente existe sólo un camino pavimentado que atraviesa las Sierras Grandes y que es el corredor principal entre las tierras bajas aledañas al este, donde se encuentra la ciudad de Córdoba, y al oeste de la provincia ("Traslasieras"), un importante corredor turístico, por lo cual el tránsito es continuo y llega a ser muy elevado en el verano (Paiaro et al. 2011). Asociados a este camino existen algunos asentamientos, como paradores, escuelas rurales y un hotel. En líneas generales puede considerarse que el disturbio antropogénico directo es mucho menor que en las llanuras que rodean a las montañas, donde vive gran parte de la población de la provincia. Sin embargo, la evidencia indica que el nivel de disturbio generado por la ganadería y el fuego es muy importante (Cingolani et al. 2003, 2004, 2008; Renison et al. 2010; Giorgis et al. 2013, 2017).

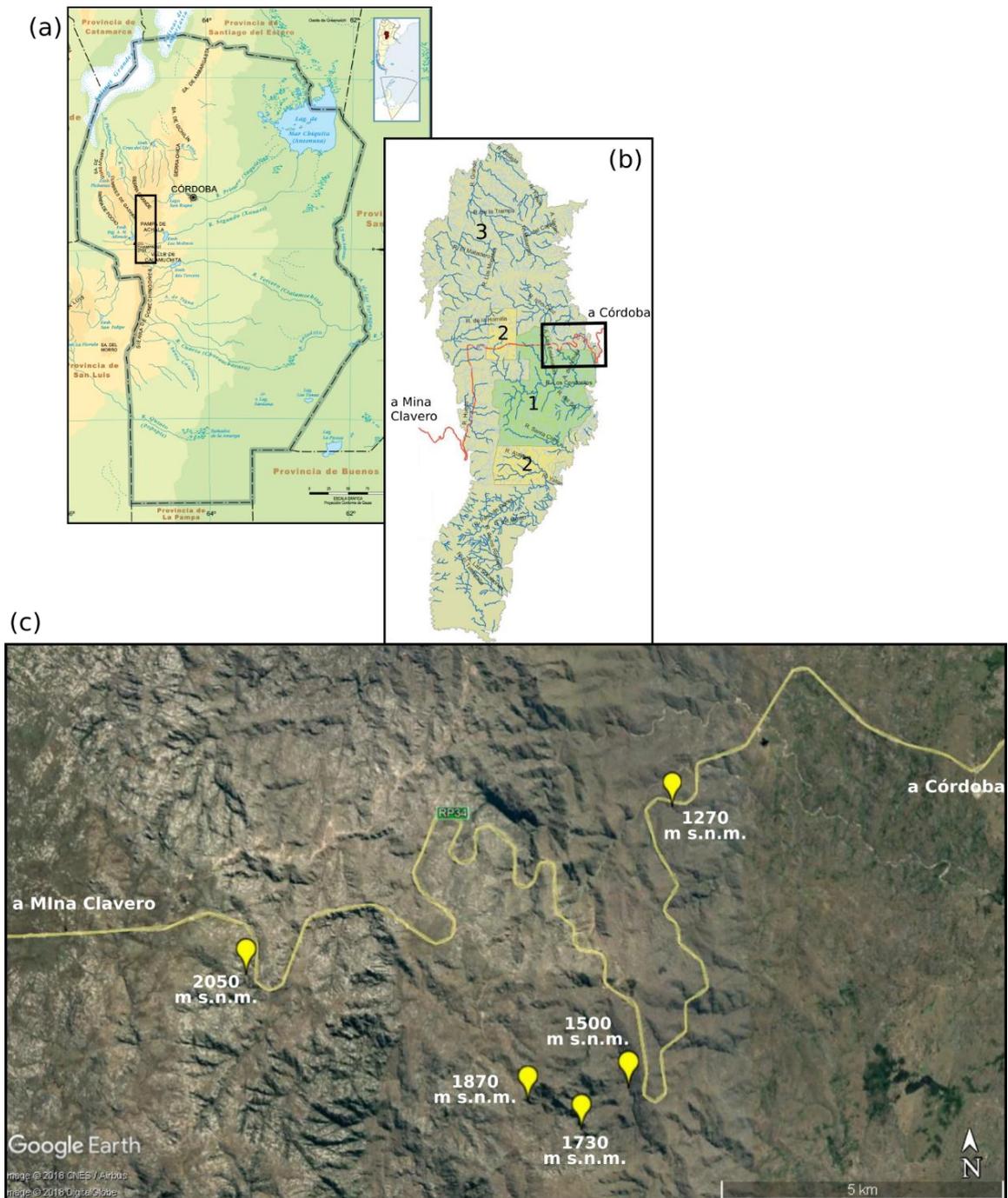


Figura 2.1. Ubicación de los sitios de estudio en las Sierras Grandes de Córdoba (a) Mapa de la provincia de Córdoba donde se indica la ubicación del área de estudio (cuadrado) (b) Detalle de las Sierras Grandes de Córdoba donde se observan el Parque Nacional Quebrada del Condorito (1), la Reserva Nacional Quebrada del Condorito (2) y la Reserva Hídrica Provincial Pampa de Achala (3). En el recuadro se indica la posición de la transecta altitudinal (c) Imagen satelital donde se observa la ubicación de los sitios de estudio en la transecta altitudinal. [Imágenes tomadas de la página web Mapoteca.educ.ar (<http://mapoteca.educ.ar/.files/index.html.1.1.html>); Rodríguez Groves y Peiroti (2004) Plan de Manejo Parque Nacional Quebrada del Condorito y Google Earth Pro v7.3.1].

2.2. Especies de estudio

Las especies de estudio fueron la nativa *Polylepis australis* Bitter y la invasora *Cotoneaster franchetii* Bois, ambas pertenecientes a la familia Rosaceae (Figura 2.2). Estas especies fueron seleccionadas por su importancia ecológica en el área de estudio y porque se encuentran actualmente coexistiendo en gran parte del gradiente altitudinal (ver Capítulo 3). *P. australis* es la leñosa dominante de las Sierras Grandes y es un componente distintivo del piso de vegetación más elevado del Chaco Serrano (específicamente, el piso de Pastizales de altura y bosquecillos de *P. australis*; Cabrera 1976). En el área se presentan otras dos leñosas nativas, *Maytenus boaria* y el arbusto *Escallonia cordobensis*; sin embargo, su abundancia es mucho menor que la de *P. australis*. Por otro lado, *C. franchetii* es una de las principales leñosas invasoras de la provincia de Córdoba (Giorgis y Tecco 2014). Se extiende por las Sierras de Córdoba desde área a menores altitudes, en el Bosque Serrano, y es de las pocas leñosas invasoras que actualmente llega a los pisos superiores de las Sierras Grandes (Giorgis et al. 2011). En particular, en el área de estudio ha sido registrada con una frecuencia y cobertura elevadas en comparación con otras invasoras leñosas, llegando a dominar la cobertura vegetal a escala local, y es, además, una de las exóticas que llega a mayor altitud (2012 m s.n.m.; Giorgis et al. 2011).

Polylepis australis

La especie nativa pertenece al género *Polylepis*, reconocido por ser el único grupo de leñosas arbóreas que crece por encima del límite arbóreo altitudinal (Simpson 1979; Kessler 2006). El género se distribuye a lo largo de los Andes tropicales desde el sur de Venezuela hasta las montañas del centro de Argentina (Simpson 1979; Kessler 2006). Las diferentes especies forman pequeños rodales por encima de la línea continua de bosque montano (aunque a veces formando parte de éste) y algunas llegan a altitudes entre los 4000 y los 5200 m s.n.m. Además, ocupan una variedad de ambientes fríos, desde climas áridos a húmedos (Simpson 1979; Kessler 2006). En Argentina, se han registrado cinco especies de *Polylepis* extendiéndose por ambientes altoandinos y de puna en las montañas del norte, hasta ambientes montanos húmedos en el centro del país (Renison et al. 2013). *Polylepis australis* es endémica de Argentina y en las Sierras Grandes de Córdoba alcanza el límite sur de su distribución actual (Renison et al. 2013; Kessler et al. 2014). En las Sierras

de Córdoba su distribución se extiende desde los 900 m s.n.m., aunque forma bosquecillos sólo a partir de los 1700 m s.n.m., donde dominan los pastizales de altura (Cabrera 1976; Marcora et al. 2008). Al igual que la mayoría de las especies del género, actualmente su distribución está restringida a terrenos escarpados, quebradas profundas y valles donde forma bosques cerrados o bosques más abiertos con pajonales y rocas (“arbustales”; Enrico et al. 2004; Renison et al. 2006; Cingolani et al. 2004, 2008). Existe evidencia que indica que los bosques de *P. australis* se encuentran seriamente reducidos en el presente, principalmente en respuesta a actividades de origen humano (tala, ganadería, incendios), y que, en cambio, su distribución fue más amplia en el pasado y podría ser una de las coberturas dominantes en el área en ausencia de esos disturbios (Renison et al. 2006; Cingolani et al. 2008). Los bosquecillos de *P. australis* son una unidad de conservación prioritaria en la zona (incluyendo el Parque Nacional Quebrada del Condorito y la Reserva Hídrica Provincial Pampa de Achala, ver Figura 2.1).

Es una especie perenne que puede crecer en forma arbórea o arbustiva dependiendo de las condiciones del terreno (Enrico et al. 2004). Alcanza entre 1,5 y 14 m de altura (Simpson 1979; Torres et al. 2008). Morfológicamente es muy variable, entre y dentro de las poblaciones (ver Simpson 1979 para más detalles). La fecundación es anemófila con predominio de la fecundación cruzada (Simpson 1979, Seltmann et al 2009a, b). El fruto es seco y con una sola semilla, es alado y es dispersado por la gravedad y el viento entre enero y marzo (Simpson 1979; Seltmann et al. 2007; Torres et al. 2008). La producción de frutos y semillas en esta especie es muy variable (entre 0 y 200.000 semillas por individuo) y principalmente relacionada con el tamaño del individuo (Pollice et al. 2013). Asimismo, el porcentaje de germinación también es variable y relativamente bajo, siempre menor que el 50% y más cercanas al 10-15% (en distintas condiciones de germinación; Renison y Cingolani 1998; Marcora et al. 2008; País Bosch et al. 2012).

Cotoneaster franchetii

Al contrario que para *P. australis* existe relativamente poca literatura sobre las características biológicas y ecológicas de *Cotoneaster franchetii*. Es una especie originaria del sudoeste asiático, incluyendo China, Tíbet y Tailandia. En su rango nativo es típica de matorrales y laderas abiertas en zonas montañosas rocosas, con una distribución altitudinal

entre los 1600 y los 1900 m s.n.m. (Lingdi y Brach 2003). Esta especie ha sido ampliamente utilizada como ornamental y se ha naturalizado en lugares de América del Norte, Nueva Zelanda y África, indicando que es una invasora a nivel global (Rejmánek y Richardson 2013). La historia de su invasión en el área de estudio es poco conocida. Sin embargo, su distribución actual hace suponer que al menos varias generaciones se han sucedido en las Sierras Grandes de Córdoba (Giorgis et al. 2011; Lett et al. 2015). Estudios genéticos en la especie indican, además, que han ocurrido múltiples introducciones en las Sierras de Córdoba (Lett et al. 2015)

Es una especie arbustiva, siempreverde o semi-siempreverde de entre 1 y 3 m de altura (Lingdi y Brach 2003). Se trata de una especie con flores pequeñas y blanquecinas, polinizada por insectos (Diptera, Hymenoptera) y, por lo tanto, en la que probablemente predomine la fecundación cruzada (Lett et al. 2015). Los frutos son pequeños pomos carnosos rojo-anaranjados, que usualmente contienen entre 3 y 4 semillas, pero pueden ser 2 ó 5 (obs. pers.; Lingdi y Brach 2003). Fructifica entre los meses de febrero y mayo en el área de estudio (Lett l., com. pers.) y es dispersada principalmente por aves (Díaz Vélez et al. 2018). Esta especie ha sido clasificada como muy tolerante al frío, y se la podría cultivar en áreas con temperaturas mínimas absolutas de hasta -23 °C (USDA Plant Hardiness Zone 6; Maráczí 2014).

(a)



(b)

(c)



(d)



Figura 2.2. Especies de estudio (a) Individuo de la leñosa nativa *Polylepis australis* (b) detalle del brote de *P. australis* (c) Individuo de la leñosa invasora *Cotoneaster franchetii* (d) detalle del brote de *C. franchetii*.

2.3. Diseño de muestreo

El trabajo se desarrolló en una transecta altitudinal asociada al Camino a Altas Cumbres (RP 34; 31°35'S, 64°39'O – 31°36'S, 64°48'O). Allí se seleccionaron cinco sitios altitudinales donde se encuentran presentes las especies de interés (Figura 2.1). Los sitios se ubican a 1270, 1500, 1730, 1870 y 2050 m s.n.m. (Figura 2.1). Los cuatro sitios de mayor altitud están ubicados dentro del Parque Nacional Quebrada del Condorito. El sitio más bajo se ubica en la estancia La Higuera, donde se realiza actividad ganadera de baja intensidad en el sitio de estudio y, al momento del inicio del muestreo, no se había registrado ramoneo de los individuos en estudio. Todos los muestreos de la tesis se organizaron con relación a estos sitios altitudinales. Cabe aclarar que la distribución altitudinal de las especies no fue la misma. *P. australis* estuvo presente en los sitios a 1500, 1730, 1870 y 2050 m s.n.m., y no se encontró en el sitio más bajo a 1270 m s.n.m. En cambio, *C. franchetii* estuvo ausente en el sitio de mayor altitud, a 2050 m s.n.m., y presente en los sitios a 1270, 1500, 1730 y 1870 m s.n.m. De esta forma, se trabaja en tres sitios (1500, 1730 y 1870 m s.n.m.) donde ambas especies coexisten y dos sitios (1270 y 2050 m s.n.m.) donde está presente sólo una de las especies. A pesar de que en los extremos de la transecta las especies no se encontraron coexistiendo, se priorizó evaluar la variación de los caracteres de cada una en el mayor rango altitudinal posible. Si bien los detalles de la ocurrencia y abundancia de cada especie en el transecta de estudio se abordan en el Capítulo 3, en cada sitio hubo una población suficientemente grande como para seleccionar 20 individuos de las especies de estudio, dentro de un área de aproximadamente 500 m × 500 m. Asimismo, los individuos estuvieron distribuidos de manera tal que se pudiera abarcar un gradiente edáfico-topográfico lo más amplio posible en cada sitio (desde suelos profundos, generalmente en fondos de valle, a suelos muy poco profundos y rocosos, generalmente asociados a posiciones topográficas altas; ver apartado “Selección de los individuos y determinación del gradiente local”). Sobre estos individuos se hicieron posteriormente todas las mediciones descriptas en los Capítulos 4 y 5 y la colección de semillas para la producción de renovales descripta en el Capítulo 6 de esta Tesis.

Características climáticas del área de estudio

Para tener una mejor caracterización de las condiciones climáticas y ambientales

durante los años de muestreo, se recolectaron datos de temperatura y precipitación para el área de estudio y se realizaron mediciones de humedad del suelo durante un año completo. Los datos climáticos (años 2009 a 2012 y medias históricas) se obtuvieron a partir de anuarios pluviométricos y de temperatura elaborados por el Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA-INA) y de datos provistos por esa misma institución para completar información faltante. Los anuarios contienen estadísticas de temperatura entre los años 1994 y 2003 (Colladon 2004) y pluviométricas 1992-2012 (Colladon 2014) para la cuenca del Río San Antonio, la cual incluye a la transecta de estudio. Se observó que el año climático 2010-2011 fue particularmente seco en comparación con las medias de la serie (de hecho, fue el año con menor precipitación de la serie 1992-2012; Tabla 2.1; Colladon 2014). Además, ese mismo año se presentó una temperatura media anual y del mes de julio más frías que la serie (Tabla 2.2). El año 2009-2010 tuvo una tendencia similar al año climático 2010-2011, pero menos pronunciada. El año 2011-2012, en líneas generales, fue similar a la serie, aunque también presentó temperaturas más bajas en julio (Tabla 2.1 y 2.2).

Selección de los individuos y determinación del gradiente local

En cada uno de los sitios altitudinales se seleccionaron 20 individuos de cada especie presente. Para hacer más homogéneo el estado de desarrollo de los individuos, se seleccionaron plantas sanas (sin signos severos de enfermedades o de herbivoría; Pérez-Harguindeguy et al. 2013) y cuya altura fuera no menor a 1,5 m y no mayor a 3 m. Se utilizó este rango de altura de las plantas (y no una en particular) ya que, dependiendo del sustrato en que se encuentren, los individuos pueden crecer más o menos en altura a igual estado de desarrollo (Suarez et al. 2008). En todos los casos, se procuró una separación suficiente entre los individuos muestreados para reducir la probabilidad de medir plantas hermanas y así abarcar la mayor variabilidad posible: en general entre 5 y 6 metros (Torres et al. 2008), pero pudiendo ser otros valores según la abundancia de la especie. La selección de individuos se realizó en diciembre de 2010 y en febrero-marzo de 2011.

Los individuos se seleccionaron intentando abarcar un gradiente edáfico vinculado a la topografía a escala local que va desde situaciones más favorables, entendidas como un suelo más profundo en sitios con poca pendiente o fondos de valle (y que indican una

mayor disponibilidad de recursos como nutrientes y agua); hasta situaciones menos favorables, entendidas como suelos menos profundos en sitios de pendientes pronunciadas o cimas de lomas donde los recursos son menos abundantes (Cingolani et al. 2003). Esta selección se hizo a fin de abarcar una mayor heterogeneidad ambiental en cada sitio altitudinal, como manera de reflejar situaciones más reales y para analizar la variabilidad intraespecífica a escala local. Para caracterizar los microhábitats donde las especies se encuentran, se midieron variables ambientales y de vegetación en parcelas circulares de 2 m de radio alrededor de la base cada uno de los individuos seleccionados (Tabla 2.3). Se tomó este diámetro por considerar que reflejaría un área donde las raíces de las plantas elegidas estarían tomando recursos. La pendiente y la orientación de la ladera se determinaron utilizando un clinómetro. La profundidad del suelo se determinó introduciendo en el suelo una estaca de longitud mayor a 1 m hasta que la misma llegaba a la roca. Esta medida se hizo 4 veces por parcela y a una profundidad no mayor de 90 cm. Las coberturas de los distintos estratos de vegetación y de roca, suelo desnudo y broza (Tabla 2.3) se determinaron visualmente. Se consideraron coberturas no superpuestas, es decir que sólo se trabajó con hasta un 10% de superposición (110 % de cobertura en total). La altura promedio de la vegetación se determinó como una media de las alturas ponderadas por las coberturas de la vegetación.

Las variables del ambiente local medidas en los individuos de todas las altitudes se analizaron mediante un análisis de componentes principales (ACP) para cada especie por separado. De esta manera se corroboró la presencia del gradiente edáfico vinculado a la topografía que se había propuesto, el cual quedó sintetizado en la componente principal 1 del análisis de cada especie (CP1; Tabla 2.3). En líneas generales, para ambas especies, en el extremo negativo del eje se ubicaron los sitios con mayor cobertura de roca, menor profundidad del suelo y menor altura promedio de la vegetación, mientras que hacia el extremo positivo se ubicaron los sitios con mayor profundidad del suelo, menor cobertura de roca, mayor altura promedio de la vegetación y mayor cobertura de gramíneas en mata, para *P. australis*, y arbórea para *C. franchetii* (Tabla 2.3). El CP1 representando este gradiente en cada especie se utilizó luego para analizar la variabilidad intraespecífica a nivel local (Capítulo 5).

Por último, para corroborar los patrones de disponibilidad de agua tanto en la

altitud (según Tecco et al. 2016) como en el gradiente local de interés, se determinó el valor de humedad de suelo a campo, utilizando un TDR. Para este muestreo se seleccionaron 15 plantas por sitio altitudinal, de cualquier de las dos especies de estudio, distribuidas en tres profundidades del suelo promedio que fueran representativas del gradiente topo-edáfico. Los intervalos de profundidad del suelo fueron: menor a 20 cm, entre 20 y 40 cm y mayor a 40 cm. En cada planta se realizaron 4 mediciones de humedad debido a la elevada heterogeneidad de los micrositios donde se encuentra cada individuo. Para poder realizar esta medición en todos los sitios el mismo día, se excluyó del muestreo al sitio a 1750 m s.n.m. En resumen, en cada medición se determinó la humedad del suelo en cuatro sitios altitudinales y en cada sitio en cinco individuos en tres profundidades del suelo, cuatro veces por individuo. El muestreo de humedad se realizó cada dos meses, desde julio de 2012 hasta mayo de 2013, inclusive (Figura 2.3). La tendencia general fue que, a lo largo del año, la humedad el suelo aumente en todas las altitudes desde el invierno al verano. La menor humedad del suelo se presentó en el sitio a 1500 m s.n.m. y la mayor en el sitio a 1870 m s.n.m., manteniéndose esta tendencia en todas las profundidades del suelo. Por último, en los suelos más profundos de todas las altitudes hubo mayor humedad a lo largo de todo el año, mientras que en suelos poco profundos y medio profundos la humedad fue más similar para todas las altitudes a lo largo del año (Figura 2.3). De esta manera se corroboraron los patrones esperados en cuanto a disponibilidad hídrica en cada situación de estudio, para un año completo y según lo esperado por bibliografía (Cingolani et al. 2003; Tecco et al. 2016).

Tabla 2.1. Precipitación media anual (mm) de la serie 1992/2012 y de los años hidrológicos de interés para las mediciones de la Tesis, en diferentes altitudes del área de estudio. Cada altitud corresponde a una estación meteorológica del CIRSA-INA (Colladon 2014).

Altitud (m s.n.m.)	Serie	Año hidrológico		
		2009-2010	2010-2011	2011-2012
2384	1007,8	909	990	755
2380	946,2	879	755	783
2200	888,9	817	730	892
1700	880,4	841	711	1042
1625	881,6	793	684	791
1555	805,9	739	598	816
1200	789,4	809	632	743
1040	723,1	572	542	773

Tabla 2.2. Temperatura (°C) media anual, media del mes más frío (julio) y del mes más cálido (enero) de la serie 1994/2003 y los años térmicos de interés para la Tesis, en diferentes altitudes del área de estudio. Cada altitud corresponde a una estación meteorológica del CIRSA-INA (Colladon 2004 y datos provistos por CIRSA-INA).

Altitud (m s.n.m.)	Período	Temperatura media (°C)		
		Anual	Julio	Enero
2200	serie	8,6	4,9	12,1
2150	serie	10,8	7,2	14,6
	2009/2010	11,6	5,8	16,7
	2010/2011	10,8	5,0	13,9
	2011/2012	12,1	8,5	15,0
1700	serie	11,3	8,5	16,7
	2009/2010	11,0	6,0	17,2
	2010/2011	11,2	5,7	15,9
	2011/2012	12,4	7,1	16,6
1625	serie	13,2	8,4	17,5
	2009/2010	11,2	5,6	16,5
	2010/2011	10,5	5,0	15,4
	2011/2012		5,9	20,2
1555	serie	14,9	10,9	20,4
	2009/2010	12,3	6,6	17,5
	2010/2011	11,6	6,1	16,3
	2011/2012		7,1	20,8
980	serie	15,8	10,2	20,8
	2009/2010	14,8	7,6	21,8
	2010/2011		8,6	22,8
	2011/2012	15,1	10,5	19,6

Tabla 2.3. Coeficientes de correlación (r) entre las variables del ambiente local, medidas en cada individuo de cada especie, y la primer componente principal de cada análisis. En negrita las variables con mayor coeficiente de correlación para ambas especies.

	Unidad	CP 1 <i>P. australis</i>	CP 1 <i>C. franchetii</i>
Variables físicas			
Pendiente	%	-0,2466	0,2171
Orientación de la pendiente (E-O)	SEN (ángulos respecto al N)	-0,1923	-0,0095
Orientación de la pendiente (N-S)	COS (ángulos respecto al N)	-0,3066	-0,3456
Profundidad del suelo promedio	cm	0,7009	0,7121
Variables de vegetación			
Altura promedio de la vegetación	cm	0,6157	0,5892
Cobertura arbórea	%	0,2229	0,6378
Cobertura arbustiva	%	-0,0281	0,2881
Coberturas de hierbas dicotiledóneas	%	0,0814	-0,1636
Cobertura de gramíneas en mata	%	0,6782	-0,0003
Cobertura de gramínoideas	%	-0,5579	-0,4282
Cobertura de helechos	%	0,2942	0,6212
Cobertura de roca	%	-0,8578	-0,7378
Cobertura de suelo desnudo	%	-0,0141	-0,3494
Cobertura de broza	%	0,2560	0,0727

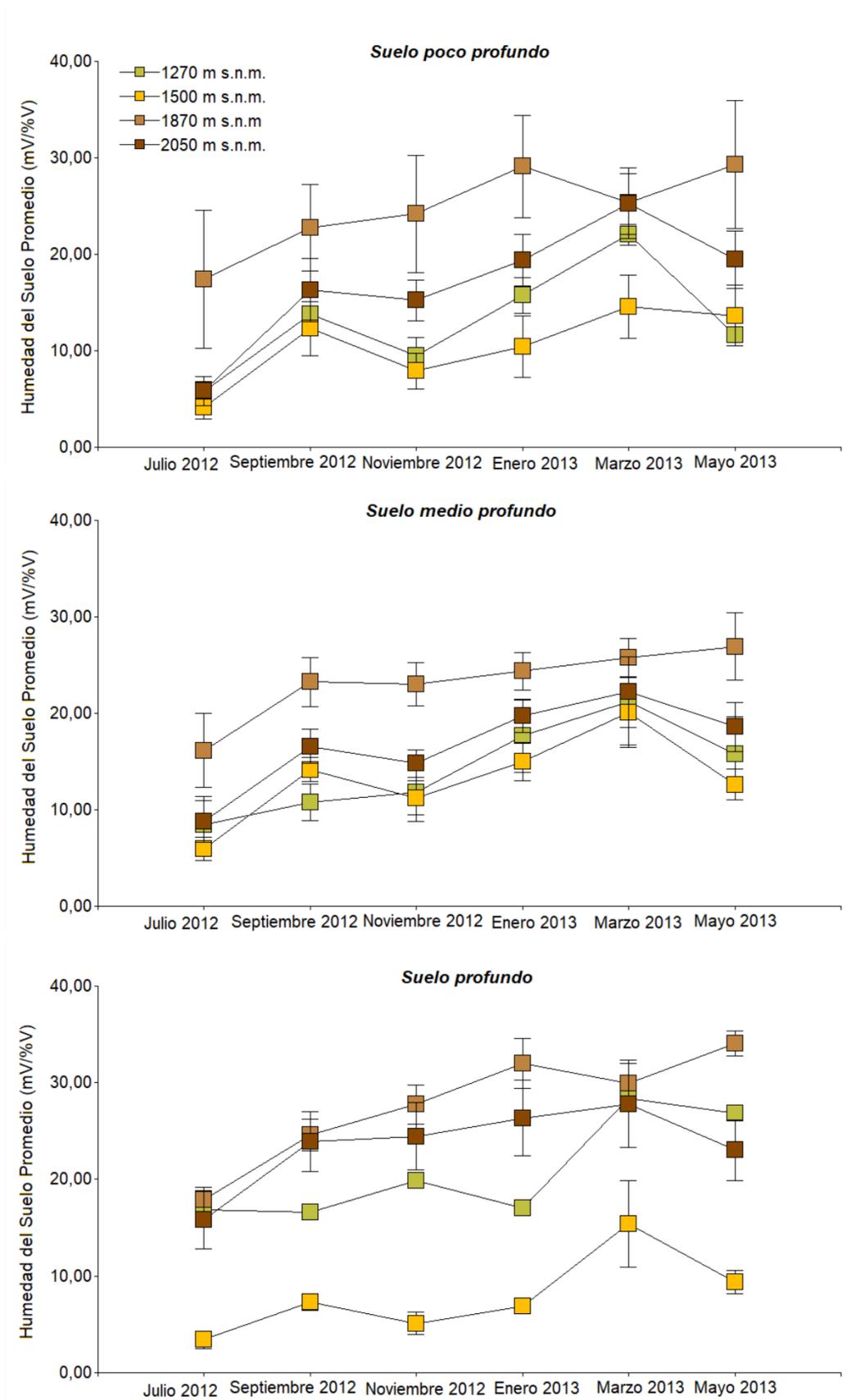


Figura 2.3. Patrón de humedad del suelo a lo largo del año para los cuatro sitios altitudinales donde se realizó esta medición (a) para suelos poco profundos, <20 cm (b) suelos de profundidad media, entre 20 y 40 cm y (c) suelos profundos >40 cm.

Capítulo 3

Distribución y abundancia de las leñosas *Polylepis australis* y *Cotoneaster franchetii* en el gradiente altitudinal de las Sierras Grandes de Córdoba

3.1. Introducción

La mayoría de los estudios sobre invasiones por plantas exóticas en montañas se han enfocado en los patrones altitudinales de la riqueza de especies asociados a caminos y rutas. Al contrario, existe, actualmente, escasa información sobre los patrones de distribución horizontales, así como sobre los mecanismos a escala local que los determinan y sobre los factores que actúan a nivel especie-específicos (Pollnac y Rew 2014; Pouteau et al. 2014). Por este motivo es que las principales hipótesis sobre la distribución y las características de las especies exóticas que invaden exitosamente estos ambientes se han elaborado partir de esos patrones de riqueza descritos en la altitud. En este sentido, en numerosos sistemas de montañas del mundo se ha registrado que la riqueza de especies exóticas disminuye con la altitud (ej. Pauchard et al. 2009; Haider et al. 2010; Guo et al. 2018; aunque ver Paiaro et al. 2011). A partir de este patrón, Alexander et al. (2011) elaboraron la Hipótesis de Filtros Ecológicos Direccionales (*Directional Ecological Filtering*), en la cual proponen que la riqueza de especies exóticas a lo largo de un gradiente donde aumenta la severidad ambiental es el resultado del filtrado continuo de especies con nichos climáticos cada vez más amplios. En base a esta idea predicen que las especies invasoras que colonizan grandes altitudes son sólo aquellas con amplias tolerancias ambientales (en vez de especialistas frente a las condiciones de la altitud) y que han conseguido extenderse desde las tierras bajas adyacentes donde, en general, la actividad humana y la presión de propágulo son altas. Además, indican que este patrón de disminución de la riqueza de especies exóticas con la altitud no se observaría si los focos de invasión fueran a partir de

especies especialistas en el clima de montaña e introducidas directamente a mayores altitudes. Existe numerosa evidencia que apoya esta teoría (ej. Haider et al. 2010; Pollnac et al. 2012; Seipel et al. 2012; Marini et al. 2013; Tecco et al. 2016) y, a través de ella, quedan establecidos el rol primordial que tienen las características climáticas, la actividad humana como fuente de propágulos y el tiempo necesario para la expansión y/o adaptación de especies generalistas. Por otra parte, y en relación con los factores mencionados, se ha establecido que la expansión de exóticas invasoras en montañas ocurre, principalmente, a través de caminos y rutas (aunque también a partir de asentamientos humanos). Allí, el tránsito humano sumado a los elevados niveles de disturbio favorece a la dispersión de propágulos exóticos y su establecimiento, actuando como verdaderas vías de distribución (Pauchard y Alaback 2004; Pauchard et al. 2009; Haider et al. 2010, 2018; Paiaro et al. 2011; Pollnac et al. 2012; Lembrechts et al. 2017a). Este patrón de distribución de invasoras en la altitud es diferente al que se registra habitualmente para las especies nativas. Estas últimas muestran, en general, distribuciones limitadas a diferentes rangos altitudinales más o menos amplios y, por ello, dan lugar a patrones de reemplazo de especies y/o ensambles comunitarios con la altitud (Brown 1984; Cabido et al. 1998; Körner 2003; Becker et al. 2007; McCain y Grytnes 2010) Asimismo, a diferencia de lo esperado para las especies exóticas bajo la Hipótesis de Filtros Ecológicos Direccionales, las especies nativas tendrían algún grado de especialización vinculado al rango altitudinal que ocupan (repuestas morfo-fisiológicas, aclimatación e incluso la evolución de plasticidad fenotípica y/o adaptación local en ese rango; Körner 2003; Premoli et al. 2007; Premoli y Brewer 2007).

Como se mencionó más arriba, al contrario de los patrones en la altitud, se sabe mucho menos de los factores que influyen en la expansión horizontal de las especies exóticas tanto en términos de riqueza de especies como a nivel especie-específico (Pollnac y Rew 2014; Pouteau et al. 2014). En el contexto presentado para sistemas montañosos, se trataría de la expansión desde caminos y rutas hacia las áreas naturales adyacentes. Es esperable que cuando una especie invasora comienza a ocupar lugares alejados de caminos, otros factores, además del clima y la presión de propágulos en relación con la altitud, comiencen a modular su ocurrencia y abundancia (Chytrý et al. 2008; Pollnac et al. 2012; Pollnac y Rew 2014). En sistemas de montaña, la elevada heterogeneidad ambiental

(por ejemplo, la dada por la topografía y la microtopografía y por la vegetación, entre otros) produce una multiplicidad de condiciones ambientales que pueden afectar la dinámica invasora a escalas más locales (ej. Lembrechts et al. 2017b); sin embargo, es un tópico prácticamente no explorado. Lembrechts et al. (2017b) evaluaron en un clima frío el efecto de la topografía, la vegetación y el disturbio en el establecimiento y aptitud de seis especies exóticas (hierbas y pastos) y encontraron que condiciones bióticas y abióticas que dan como resultado microclimas más cálidos (es decir, condiciones más benignas) aumentaron la aptitud de las especies exóticas. Los autores propusieron que esos parches con características ambientales más favorables pueden funcionar como vías de expansión del rango invasor, tanto vertical como horizontalmente. Además, determinaron que factores como una mayor presión de propágulos y un mayor disturbio son beneficiosos y, quizás, necesarios para la expansión de especies exóticas a nivel local. En otro de los pocos trabajos que abordan esta temática, Pollnac y Rew (2014) encontraron que la expansión de una invasora herbácea en zonas naturales estuvo principalmente influenciada por la comunidad vegetal nativa, específicamente, la riqueza y cobertura de especies nativas. Ambos estudios sugieren una mayor importancia de las interacciones bióticas a escala local y destacan la importancia de incluir factores a esa escala al abordar la dinámica de las invasiones en montañas, ya que pueden actuar facilitando o dificultando la expansión de las especies exóticas. Cabe mencionar que los trabajos específicos en especies invasoras con forma de vida leñosa son aún más escasos, tanto en la evaluación de su expansión sobre aéreas naturales como también en sus patrones altitudinales (pero ver Giorgis et al. 2011,2016; Tecco et al. 2016).

En las Sierras Grandes de Córdoba, se han evaluado patrones de distribución de especies exóticas tanto asociadas a rutas (Paiaro et al. 2011) como a una escala regional (Giorgis et al. 2011, 2016). En el trabajo de Giorgis et al. (2011) se evaluó específicamente la ocurrencia de invasoras leñosas (incluida *C. franchetii*) en una amplia región de las Sierras Grandes, ubicada al sur del área de estudio de esta Tesis. En ese trabajo se determinó que la invasión por leñosas en las Sierras Grandes es reciente y que, en relación con ello, la ocurrencia de estas exóticas está mediada principalmente por la presión de propágulos. Específicamente, la ocurrencia fue más probable cerca de fuentes de propágulos como los poblados a menores altitudes, rutas y caminos, y otros asentamientos humanos. La

ocurrencia de leñosas invasoras fue también más probable en posiciones topográficas bajas y pendientes mayores, sugiriendo un efecto negativo del disturbio (principalmente ganadería y fuego) en estas especies. Paiaro et al (2011), en la misma área de estudio que esta Tesis, estudiaron las comunidades asociadas a una ruta de montaña y encontraron que *C. franchetii* se asoció fuertemente a los taludes de relleno (un área contigua al borde de la ruta, donde el disturbio tienen niveles menores que el borde propiamente dicho ya que, luego de construido el camino, no se hace mantenimiento periódico sobre ellos). Asimismo, los autores mencionan el riesgo inminente de su expansión hacia las áreas naturales adyacentes debido a su mecanismo de dispersión (por aves; Díaz Vélez et al. 2018) y su agresividad. 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.

Los patrones de distribución de *P. australis* en las Sierras de Córdoba son, por el contrario, bien conocidos. Esta especie se extiende en la altitud desde los 900 m s.n.m. (aunque formando bosques continuos recién a partir de los 1600-1700 m s.n.m.; Marcora P., com. pers.) y cubre el rango completo de las Sierras Grandes (hasta los 2700 m s.n.m.; Marcora et al. 2008). Su óptimo ecológico es en las altitudes intermedias, entre 1750 y 2100 m s.n.m. (Renison et al. 2006; Marcora et al. 2008). Los bosques de *P. australis* se encuentran actualmente restringidos a zonas de pendiente pronunciada y en posiciones topográficas medias o bajas. A veces en terrenos más planos, en fondos de valles y quebradas profundas (Cingolani et al. 2004, 2008). Puede formar bosques cerrados en suelos profundos y protegidos del estrés hídrico y del viento. Los bosques abiertos o “arbustales” se encuentran, en general, en los sitios con mayor pendiente y suelos menos desarrollados y condiciones más estresantes (Cingolani et al. 2004; Renison et al. 2006). Se piensa que la distribución actual esta 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 2002, 2006; Cingolani et al. 2008).

En este capítulo se pretende describir los patrones de ocurrencia y abundancia de la especie nativa *P. australis* y la invasora *C. franchetii* en la transecta de estudio. Además, se quiso indagar sobre factores bióticos y abióticos que podrían influir en esos patrones locales y compararlos entre las dos especies. Si bien el objetivo a cumplir es con fines

descriptivos, necesarios para dar contexto a la Tesis, los resultados son de interés debido a los pocos estudios que abordan patrones locales de invasoras en montañas y, en particular, en especies leñosas. Además, como se mencionó más arriba, si bien los patrones de *P. australis* son bien conocidos, no se conoce nada sobre los factores a escala local que puedan influir en la ocurrencia y abundancia de *C. franchetii* y, por lo tanto, es una primera descripción de los hábitats que esta especie está ocupando. Finalmente, comprender los patrones de distribución de ambas especies en el gradiente altitudinal del área de estudio es de gran importancia para comprender la variación de los caracteres funcionales y de la aptitud, desarrollados en los capítulos siguientes.

3.2. Metodología

Para cumplir con los objetivos planteados se realizaron censos de las leñosas *P. australis* y *C. franchetii*. Esos censos se organizaron alrededor de los mismos sitios altitudinales seleccionados para el muestreo de los individuos de las especies de estudio (ver Capítulo 2). Las parcelas donde se realizaron los censos se eligieron utilizando el software Google Earth, a partir de imágenes satelitales del año 2012 (2011 para el sitio más bajo). Para ello primero se ubicaron los sitios altitudinales de la tesis (cinco sitios a 1270, 1500, 1730, 1870 y 2050 m s.n.m.; Capítulo 2) y se delimitó, alrededor de cada uno de ellos, un rectángulo de 1 × 2 km. El lado más corto se determinó en el sentido del cambio de altitud (este-oeste) a fin de mantener la separación altitudinal entre los rectángulos correspondientes a los distintos sitios. Mediante un proceso de aleatorización, en cada rectángulo se seleccionaron 120 puntos. En cada punto se trazó una parcela cuadrada de 30 × 30 metros y se determinaron: coordenadas, altitud, posición topográfica (cima, ladera sur, ladera norte o valle), orientación (en caso de ser una ladera) y el desnivel en 30 m. Luego, de esos 120 puntos, en cada rectángulo se seleccionaron cinco puntos en cada posición topográfica conformando un total de 20 puntos donde luego se realizaron los censos (aunque alrededor del sitio a 1870 m s.n.m. se seleccionaron 10 puntos en cada posición topográfica). Para elegir estos puntos finales, se tuvo en cuenta que sean claramente clasificables en su posición topográfica, que se mantuvieran dentro de un rango altitudinal que no se superpusiera con otro de los rectángulos, que no hubiera parcelas

muy cercanas entre sí (más de 100 m de distancia) y que existiera un acceso relativamente fácil (principalmente por su distancia a la ruta o camino).

Los censos a campo se realizaron durante septiembre y octubre de 2013. Con las coordenadas obtenidas en la imagen satelital, se ubicaron los puntos en el campo utilizando un GPS. En cada coordenada se trazó un cuadrado de 30 × 30 metros y se determinó el número de individuos adultos y la cobertura de *P. australis* y *C. franchetii*. Además, se midieron las siguientes variables: pendiente (%), orientación (en las parcelas correspondientes a ladera sur y ladera norte), rugosidad (m), la altura máxima y promedio de la vegetación, la cobertura (%) arbórea, arbustiva, de vegetación tipo pajonal (gramíneas altas y en mata), de gramínoideas y herbáceas (vegetación baja) y de roca, y se registró la presencia de otras plantas invasoras. Las coberturas se determinaron visualmente y se consideraron coberturas no superpuestas, por lo que sólo se aceptó hasta un 10% de superposición (hasta un 110 % de cobertura en total). La altura máxima de la vegetación se determinó con una cinta métrica, y la altura promedio se estimó visualmente como una media de la altura ponderada por las coberturas de la vegetación.

Las variables incluidas buscaron describir principalmente características del hábitat de las especies (Giorgis et al. 2016). La topografía, además, da indicios del microclima que experimentan la especie, así como características del suelo (Cingolani et al. 2003; Renison et al. 2006; Giorgis et al. 2016). A nivel regional, en el área de estudio, la presión de propágulos tiene una gran relevancia en las invasiones por leñosas (Giorgis et al. 2011). En este análisis, se considera sólo la presión de propágulos vinculada a la altitud y, en cambio, consideramos que las parcelas censadas se encuentran a una distancia más o menos homogénea de otras fuentes de propágulos como asentamientos humanos y caminos. Todas las parcelas se ubicaron a 1 km aprox. de alguna fuente de propágulos, una distancia que se consideró razonablemente homogénea dado que *C. franchetii* es principalmente dispersada por aves (Díaz Vélez et al. 2018). Los bordes de rutas se excluyeron de los censos, aunque no los taludes de relleno (Paiaro et al. 2011).

3.2.1. Análisis de datos

Para caracterizar la presencia y abundancia de las especies en la transecta de estudio se realizaron una serie de análisis complementarios. Un primer análisis consistió en determinar la importancia de las variables medidas a campo en la ocurrencia de cada una de las especies en las parcelas censadas. Un segundo análisis se realizó para evaluar la influencia de las variables predictoras en la abundancia de cada especie en las parcelas donde estaban presentes. Finalmente, en un tercer análisis se comparó explícitamente la abundancia de ambas especies a lo largo del gradiente altitudinal estudiado.

Para el primer análisis, se realizó una regresión logística múltiple (es decir, un modelo lineal generalizado con respuesta binaria) para cada especie por separado. En este análisis se utilizó como variable respuesta la ocurrencia de cada especie (es decir, presencia o ausencia) y se incluyeron todas las parcelas censadas (n=120). 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 cobertura de la otra especie de estudio (es decir, la cobertura de *C. franchetii* cuando el modelo se corre para *P. australis* y viceversa) y dos componentes principales obtenidos a partir de un análisis de componentes principales realizados a partir de las variables medidas a campo en cada parcela y que resumieron las características de hábitat (Apéndice 3.1). Las dos primeras componentes separaron tres tipos de parcelas. A lo largo de la componente principal 1 (CP1) se observaron, en el extremo positivo, parcelas con mayor pendiente y rugosidad y cobertura de roca y arbustos, y, en el extremo negativo, parcelas con topografía más plana y con mayor cobertura de pajonal (Apéndice 3.1). Es decir, que esa componente separó parcelas con más pendiente y más rocosas de parcelas más planas y con mayor cobertura de 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 gramíneas), mientras que hacia el extremo más negativo se ubican las parcelas con más pajonal o roca (Apéndice 3.1). En la regresión logística se incluyeron, también, la forma cuadrática de altitud, ya que una inspección visual de los datos sugirió algunas relaciones unimodales, y la interacción entre la topografía y la altitud. Se verificó que los coeficientes de correlación entre variables continuas y el de contingencia entre variables discretas sea menor que 0,5 para evitar variables altamente

correlacionadas. El conjunto de variables que mejor explicaba la presencia de las especies se seleccionó mediante el método de selección hacia atrás (*backward stepwise*). En cada paso se eliminó la variable con mayor p-valor y se verificó que estuviera acompañado con una disminución de los valores de AIC y BIC. Cuando los p-valor no significativos fueron menores a 0,2 (o sea, entre 0,05 y 0,2), se complementó con una prueba de razón de verosimilitud para corroborar si la inclusión de dicha variable era o no significativa en el ajuste del modelo.

En el segundo análisis, se evaluó la influencia de las variables predictoras sobre la abundancia de cada especie mediante un modelo de regresión múltiple para cada especie cuya variable respuesta fue la cobertura y en el cual se incluyeron solamente las parcelas donde se registró presencia de las especies (n=23 para *P. australis* y n=37 para *C. franchetii*). La variable respuesta fue transformada a raíz cuadrada para ambas especies a fin de cumplir con el supuesto de normalidad de los errores. Se utilizaron las mismas variables explicativas que en el modelo logístico y se incorporaron los términos cuadrados para CP1 y CP2. 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 (Pinheiro y Bates 2004, Di Rienzo et al 2017b).

Finalmente, se comparó la abundancia de las dos especies en la transecta altitudinal de estudio. Para ello se trabajó con los datos de cobertura en las parcelas donde alguna de las especies estuvo presente (n=47 parcelas, en un modelo normal). 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 base 10 (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 sólo la relación lineal con la altitud y no la relación cuadrática (incluida en los modelos para cada especie por separado).

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software Infostat v.2017 (Di Rienzo et al. 2017a)

3.3. Resultados

Polylepis australis estuvo presente en 23 de las 120 parcelas censadas (19,2%) y, en los censos, se la detectó a partir de las parcelas asociadas al sitio a 1730 m s.n.m., indicando su baja frecuencia en el sitio de muestreo más bajo para esta especie, a 1500 m s.n.m. (Tabla 3.1). La ocurrencia llegó hasta el 50% de las parcelas asociadas al sitio a 1730 m s.n.m. Por su parte, *Cotoneaster franchetii* estuvo presente en 37 de las parcelas censadas (30,8%) y ocurrió en las parcelas asociados a los cuatro sitios más bajos (i.e. de 1270 a 1870 m s.n.m.). Su frecuencia llegó al 70 y 75 % de las parcelas censadas en las altitudes intermedias (Tabla 3.1). La cobertura alcanzada fue algo mayor en la nativa que en la invasora: *P. australis* tuvo, en líneas generales, coberturas promedio más elevadas que *C. franchetii* (incluso cuando se consideran tanto las parcelas donde estuvo presente como donde no estuvo presente) y alcanzó valores máximos más elevados que la invasora en todas las altitudes (Tabla 3.1). Los datos del número de individuos (datos no mostrados) indican que la mayor cobertura promedio está, en general, asociada a un mayor número de individuos promedio por parcelas. Es decir, *C. franchetii* tiene una tendencia a estar presente en más parcelas, pero con una abundancia menor que la nativa *P. australis*.

La ocurrencia de la nativa *P. australis* estuvo asociada a cinco variables explicativas (Tabla 3.2). La probabilidad de ocurrencia aumentó con la altitud y con el CP1, es decir hacia parcelas con más pendiente y rocas y con menos cantidad de gramíneas en mata. Al contrario, la probabilidad de ocurrencia disminuyó con el CP2, es decir que una mayor cobertura de plantas herbáceas y gramíneas en la parcela se asoció negativamente con la ocurrencia de *P. australis* (Tabla 3.2). Además, la probabilidad de ocurrencia de esta especie fue mayor en valles y laderas sur, en comparación con posiciones en cimas y ladera norte, y cuando no se registraron invasoras en la parcela censada (Figura 3.1).

La ocurrencia de la invasora *C. franchetii* estuvo asociada a tres de las variables predictoras incluidas. Se asoció de manera unimodal con la altitud, con una probabilidad de ocurrencia mayor en altitudes intermedias. Al igual que *P. australis* la probabilidad de ocurrencia de esta especie es mayor hacia los parches con mayor pendiente y cobertura de roca, y menos cobertura de gramíneas (relación positiva con el CP1, Tabla 3.2) y en posiciones de valle y ladera sur en comparación con cimas y ladera norte (Figura 3.1).

Cuando se evaluó el efecto de las variables explicativas en la cobertura de *P. australis*, considerando sólo las parcelas donde estuvo presente se descartó únicamente la variable CP1. El modelo explicó aprox. el 70% de la variabilidad en la cobertura de la especie (Tabla 3.3). La cobertura de *P. australis* fue mayor a 1730 y a 2050 m s.n.m. y en parcelas con coberturas intermedias de plantas herbáceas y graminoides, pero también de roca y de gramíneas en mata (relación cuadrática negativa con altitud y cuadrática positiva con CP2, Tabla 3.3). La cobertura de *P. australis* se relacionó negativamente con la de *C. franchetii* (Tabla 3.3). Además, la cobertura promedio fue mayor en la ladera sur y los valles en comparación con cimas y ladera norte, coincidiendo con el patrón de ocurrencia (Figura 3.2). Al contrario, la cobertura fue mayor en las parcelas donde sí se registraron otras especies invasoras, aunque la ocurrencia allí fue menor (Figura 3.2). En el caso de la invasora *C. franchetii* sólo dos variables explicativas fueron seleccionadas y el modelo final explicó sólo un 17% de la variabilidad en su cobertura en las parcelas donde estuvo presente (Tabla 3.3). La cobertura se relacionó de manera unimodal con la altitud, siendo mayor en los sitios intermedios y coincidiendo con el patrón de ocurrencia (Tablas 3.2 y 3.3). Además, hubo una relación negativa, pero sólo marginalmente significativa (p -valor $<0,1$) con la cobertura de *P. australis* (Tabla 3.3).

Finalmente, cuando se comparó la cobertura de las dos especies en la altitud se obtuvo un efecto significativo de la interacción especie \times altitud ($F=63,76$; $p<0,0001$). La cobertura de *P. australis* tuvo una tendencia a aumentar con la altitud ($\beta_{P.aus}= 0,0009$), mientras que la cobertura de *C. franchetii* tuvo una tendencia a disminuir con la altitud ($\beta_{C.fra}= -0,0013$). De esta forma se corroboró que la cobertura promedio 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 (ver Tabla 3.1).

Tabla 3.1. 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” sitio de estudio al cual están asociadas las parcelas censadas. “Presencia” corresponde a los datos de ocurrencia, explicada a través de la frecuencia absoluta (F.A.) y la frecuencia relativa al total de parcelas censadas alrededor del sitio (F.R.). La cobertura se expresa en porcentaje de la parcela censada. La media considera sólo las parcelas con cobertura (y entre paréntesis considerando todas las parcelas censadas).

Especie	Sitio	Presencia		Cobertura (%)		
		F.A.	F.R. (%)	Media	Mínima	Máxima
<i>P. australis</i>	1250	0	0,0	-	-	-
	1500	0	0,0	-	-	-
	1730	10	50,0	18,4 (9,2)	1,0	45,0
	1870	6	15,0	4,3 (0,6)	0,1	18,0
	2050	7	35,0	11,1 (3,9)	0,5	32,0
<i>C. franchetii</i>	1250	4	20,0	1,6 (0,3)	0,5	3,0
	1500	14	70,0	8,8 (6,2)	0,1	35,0
	1730	15	75,0	2,3 (1,7)	0,2	5,0
	1870	4	10,0	1,9 (0,2)	1,0	3,0
	2050	0	0,0	-	-	-

Tabla 3.2. Variables explicativas seleccionadas en las regresiones logísticas para datos de ocurrencia de la nativa *P. australis* y de la invasora *C. franchetii* en 120 parcelas censadas alrededor de la transecta de estudio. Los coeficientes β se presentan sólo para las variables explicativas continuas.

Espece	V. Explicativa	gl	F	p-valor	β
<i>P. australis</i>	Altitud	1	7,68	0,0065	0,01
	Topografía	3	3,22	0,0256	
	CP1	1	11,84	0,0008	1,31
	CP2	1	4,81	0,0304	-0,92
	Invasoras	1	5,95	0,0163	
<i>C. franchetii</i>	Altitud	1	20,67	<0,0001	0,14
	Altitud ²	1	20,87	<0,0001	-4,50E-05
	Topografía	3	4,30	0,0065	
	CP1	1	11,97	0,0008	1,22

Tabla 3.3. Variables explicativas seleccionadas en el modelo de regresión múltiple para los datos de (raíz de) cobertura de la nativa *P. australis* y de la invasora *C. franchetii*, considerando sólo las parcelas donde estaban presentes (n=23 en *P. australis*, n= 37 en *C. franchetii*). Los coeficientes β se presentan sólo para las variables explicativas continuas.

Espece	V. Explicativa	g.l.	F	p-valor	β	R ²
<i>P. australis</i>	Altitud	1	8,78	0,0110	-0,1467	0,70
	Altitud ²	1	7,69	0,0158	3,60E-05	
	Topografía	3	45,12	<0,0001		
	CP2	1	17,12	0,0012	-1,0175	
	CP2 ²	1	16,77	0,0013	-1,1647	
	Invasoras	1	46,66	<0,0001		
	Cobertura <i>C. franchetii</i>	1	42,48	<0,0001	-0,6207	
<i>C. franchetii</i>	Altitud	1	4,53	0,0408	0,0263	0,17
	Altitud ²	1	4,55	0,0405	-8,40E-06	
	Cobertura <i>P. australis</i>	1	3,04	0,0908	-0,0149	

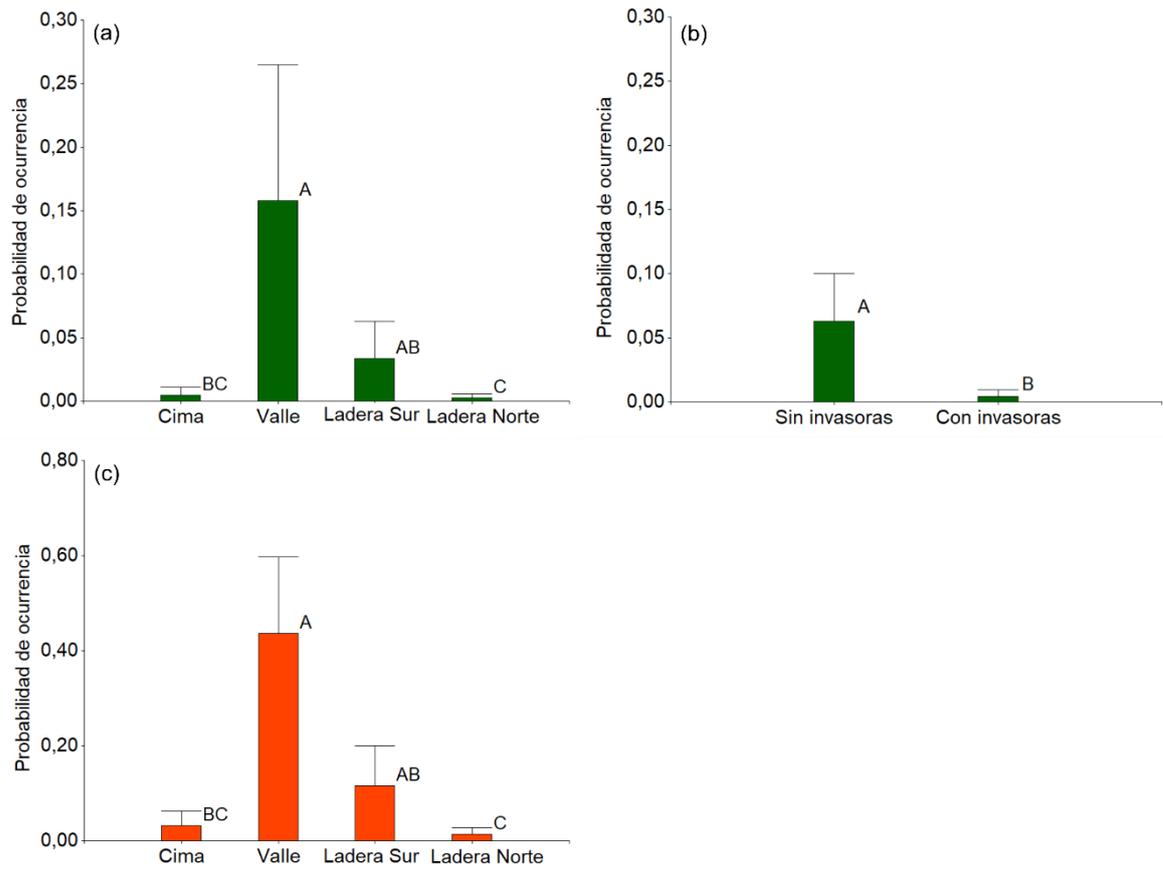


Figura 3.1. Probabilidad media de ocurrencia \pm error estándar en función de las variables explicativas cualitativas que fueron seleccionadas en la regresión logística de cada especie a partir de 120 parcelas en la transecta de estudio. **(a)** Probabilidad de ocurrencia de la leñosa nativa *P. australis* en cada topografía **(b)** Probabilidad de ocurrencia de *P. australis* en presencia o no de especies invasoras (diferentes a *C. franchetii*) y **(c)** Probabilidad de ocurrencia de la leñosa invasora *C. franchetii* en cada topografía. Letras distintas corresponden a diferencias estadísticamente significativas (Prueba *posthoc* LSD-Fisher, $p < 0,05$).

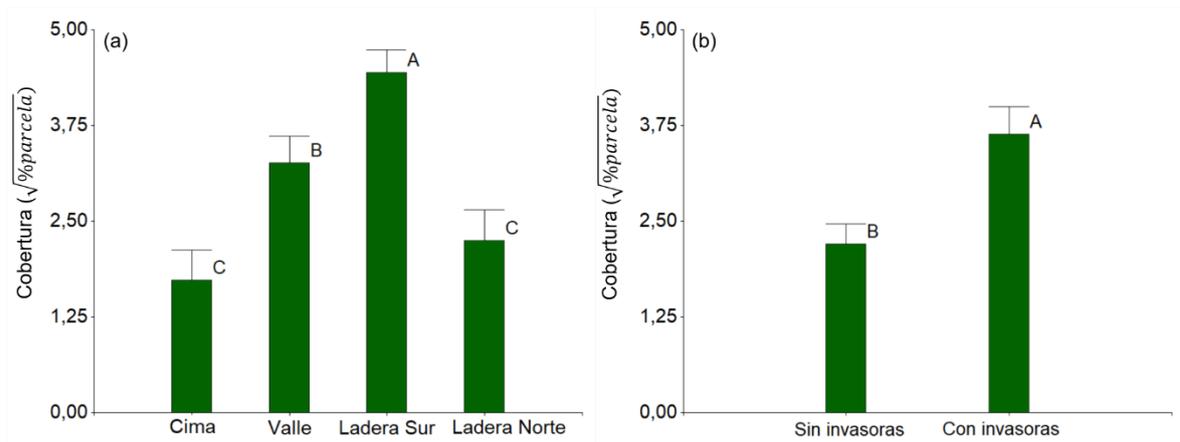


Figura 3.2. Raíz cuadrada de la cobertura media \pm error estándar en función de las variables explicativas cualitativas que fueron seleccionadas en la regresión múltiple de cada especie a partir de las parcelas donde las especies estaban presentes en la transecta de estudio. **(a)** Raíz de la cobertura de la leñosa nativa *P. australis* en cada topografía **(b)** Raíz de la cobertura de *P. australis* en presencia o no de especies invasoras (diferentes a *C. franchetii*). En la regresión múltiple de la leñosa invasora *C. franchetii* no fue seleccionada ninguna variable cualitativa (ver texto y Tabla 3.3). Letras distintas corresponden a diferencias estadísticamente significativas (Prueba *posthoc* LSD-Fisher, $p < 0,05$).

3.4. Discusión

Los patrones de distribución de las especies en la transecta indican que *C. franchetii* estuvo presente en más parcelas y en un mayor rango altitudinal, pero con una abundancia menor que la nativa *P. australis* (en términos de cobertura, Tabla 3.1). Además, se observó que existe una separación altitudinal de ambas especies: *C. franchetii* fue más abundante en los sitios más bajos del gradiente y *P. australis* en los sitios más elevados (Tabla 3.1). Estos resultados están en línea con los antecedentes ya planteados para ambas especies donde *a priori* es esperable que *C. franchetii* este más distribuida en las zonas más bajas (Alexander et al. 2011; Giorgis et al. 2011), mientras que *P. australis* se asocia a mayores altitudes (Marcora et al. 2008; Renison et al. 2010). El patrón de distribución de *C. franchetii*, en el cual se observa una elevada presencia, pero baja cobertura refuerza la idea de una invasión en estadios tempranos ascendiendo a través de los valles. Asimismo, la elevada ocurrencia de *C. franchetii* en la transecta altitudinal y en particular en algunas altitudes, donde llega al 70-75% de ocurrencia, sugiere un elevado potencial invasor de la especie tanto en la altitud como a nivel local, tal como ya se mencionaba en el trabajo de Giorgis et al. (2011). Por otra parte, los patrones observados en el campo parecen consistentes con los mecanismos de dispersión de las especies. *Polylepis. australis* se expande formando pequeños *stands* a partir de las semillas que van cayendo de los árboles cercanos o son dispersadas por el viento a cortas distancias (mayormente a menos de 6 m de distancia de la planta madre; Torres et al. 2008). Esto explicaría por qué se presenta con mayores coberturas en las parcelas donde está presente. Los frutos de *C. franchetii* son dispersados por aves (Díaz Vélez et al. 2018), lo cual explicaría un patrón espacialmente más difuso (más ocurrencia, pero en menor abundancia) y con niveles más importantes de dispersión a larga distancia en comparación con *P. australis* (en un rango altitudinal más amplio).

En cuanto a las variables que explican la distribución y abundancia, los resultados obtenidos para *P. australis* coinciden con las descripciones que se han realizado para la especie en distintos hábitats del área de estudio (Cingolani et al. 2004, 2008; Renison et al. 2006; Marcora et al. 2008). La presencia y cobertura de *P. australis* estuvieron ampliamente explicadas por las variables medidas sugiriendo un ajuste estrecho con su entorno, esperable en la distribución de las especies nativas (Rouget y Richardson 2003). Además,

los factores que influyeron en ambas medidas fueron prácticamente los mismos, con algunas diferencias interesantes. Su ocurrencia fue mayor con la altitud, coincidiendo con los patrones altitudinales descritos para la especie (Marcora et al 2008; Renison et al 2010). Los resultados también indicaron que crece en lugares protegidos del ganado y el fuego (pendientes escarpadas y rocosas) y con elevada humedad en el suelo (fondos de valle y laderas Sur) coincidiendo con los trabajos previos de Cingolani et al. (2004, 2008) y Renison et al. (2006, 2010). La relación negativa de la ocurrencia de *P. australis* con el CP2 (el cual separa las parcelas con predominio de cobertura de herbáceas y gramíneas, hacia el extremo positivo, de las parcelas con predominio de pajonal o roca) probablemente refleje el efecto negativo del pastoreo sobre esta especie (Teich et al. 2005; Giorgis et al. 2010), ya que es conocido que la presencia de ganado provoca la formación de céspedes, principalmente en las mayores altitudes donde está presente la especie (desde los 1700 m s.n.m.; Cingolani et al. 2003, 2004). Se debe mencionar que las parcelas censadas asociadas a los sitios a 1730 y 1870 m s.n.m. se encontraron todas dentro del Parque Nacional Quebrada del Condorito donde no hay ganadería desde 1997, por lo tanto, esta idea necesita mayor exploración para ser confirmada (por ejemplo, un diseño que incluya explícitamente parcelas con y sin ganadería). La relación negativa de la ocurrencia de *P. australis* con la presencia de invasoras coincide con resultados que indican que la especie nativa tiene preferencia por sitios con baja influencia humana y, por lo tanto, con menor presión de propágulos de exóticas (Renison et al. 2006). Es decir, esa relación negativa no estaría dada, al menos por el momento, por una exclusión competitiva entre las especies sino, más bien, por una preferencia de hábitats diferente entre la nativa y las exóticas. Esta idea se refuerza al observar que en las parcelas donde está presente *P. australis*, la cobertura no se ve afectada por la presencia de invasoras, sino que es incluso mayor (Figura 3.2). Por otra parte, la disminución de la cobertura de *P. australis* en el sitio a 1870 m s.n.m. es difícil de explicar ya que se trata de sitios cercanos a su óptimo altitudinal. Diversos estudios han registrado mayor abundancia y aptitud a esa altitud (ej. Renison et al. 2006, 2010; Marcora et al. 2008) por lo que se trataría de algún factor local asociado a ese sitio en la transecta. Una posible explicación es que hay una leve tendencia a presentar mayor cantidad de puntos con pajonal y menor pendiente (menor valor promedio del CP1 para los puntos asociados a esa altitud, Apéndice 3.1). Además, como se mencionó, todas las parcelas asociadas a ese sitio altitudinal están dentro del Parque Nacional Quebrada del

Condorito, bajo exclusión ganadera. Por lo tanto, podría tratarse de “bosques” que estuvieron históricamente menos protegidos por su posición topográfica y que con la constitución del Parque han comenzado a recuperarse, pero son menos longevos que los bosques presentes en topografías más protegidas en los puntos asociados a 1780 y 2050 m s.n.m. y por ello tienen menor cobertura. El dato más interesante del análisis de la cobertura es la falta de correlación con el CP1 (el cual separa laderas rocosas de parcelas más planas y con mayor cobertura de gramíneas en mata) y la relación cuadrática con el CP2 (el cual separa las parcelas con mayor cobertura de herbáceas y gramíneas de las que tienen más roca o pajonal), ya que se diferencian de las relaciones registradas para la ocurrencia de esta especie. Si bien la probabilidad de ocurrencia es mayor en las parcelas con más roca y pendiente y menos pajonal (relación positiva con el CP1), su cobertura es mayor en los sitios con características intermedias de los tres tipos de hábitat identificados (relación cuadrática con CP2). Esto indicaría que condiciones intermedias son más favorables para el desarrollo de la especie, mientras que las condiciones más extremas en sitios de pendientes pronunciadas y rocas son los más favorables para su establecimiento por brindar mayor protección frente al disturbio, como indican estudios previos (Renison et al. 2002, 2006; Cingolani et al. 2008).

En cuanto a *C. franchetii*, en general la distribución estuvo explicada por un número menor de variables que *P. australis*. La ocurrencia se relacionó con algunas variables de hábitat, pero la abundancia lo hizo únicamente con la altitud. Esto sugiere que, en líneas generales, la distribución de la invasora está menos ajustada a las características ambientales locales que la nativa, aunque se presentan algunos hábitats donde la especie ocurre más frecuentemente y, por lo tanto, que podrían actuar como vías de dispersión (*sensu* Lembrechts et al. 2017b). Específicamente, en la altitud, *C. franchetii* tuvo mayor probabilidad de ocurrir y fue más abundante en las altitudes intermedias (entre los 1500-1730 m s.n.m., Tablas 3.2). Este patrón altitudinal puede interpretarse de dos maneras diferentes. Por un lado, es posible que las altitudes intermedias correspondan a un óptimo de la especie invasora y que por ello su establecimiento y crecimiento sean óptimos allí. De hecho, *C. franchetii* es característica de ambientes montañosos rocosos y de rangos altitudinal similares en su hábitat nativo (aunque no hay referencias exactas sobre la latitud del hábitat nativo, referencias de recolección indican latitudes entre los 23 y 33° N; Lindgi

y Branch 2003; Lett et al. 2015; Li et al. 2017). Además, Tecco et al. (2016) ya habían sugerido para las Sierras Grandes de Córdoba que altitudes intermedias (1300 a 1700 m s.n.m.) serían óptimas para el desarrollo de invasoras leñosas por sus condiciones climáticas (condiciones intermedias de temperatura y humedad del suelo) y porque en la actualidad prácticamente no existen bosques nativos a esa altitud (Marcora et al. 2013). En este caso, la distribución de la invasora no estaría determinada por la presión de propágulos sino por las características ambientales más “adecuadas” para la especie. Este fenómeno no sería esperable para invasiones en estadios tempranos (Rouget y Richardson 2003; Giorgis et al. 2011), aunque podría serlo en el marco de su establecimiento en ambientes naturales (es decir, más alejados de caminos). Otra interpretación posible es que en la transecta estudiada existe un foco de introducción de la especie en esas altitudes y que se está expandiendo desde allí, provocando una mayor ocurrencia y cobertura en esos focos. Existen ciertos elementos que hacen suponer que esta última hipótesis es probable. Por un lado, efectivamente vinculados a los 1500 m s.n.m. existen dos asentamientos humanos (un parador de montaña y una escuela rural) que podrían actuar como fuentes de propágulos (por ejemplo, por utilizar a *C. franchetii* como planta ornamental). Por otro lado, esta propuesta coincide con las teorías más aceptadas en cuanto a la distribución de invasoras (Pauchard et al. 2009; Alexander et al. 2011): como invasora reciente su distribución esta principalmente determinada por la presión de propágulos a partir de los focos de introducción, y en esta transecta en particular esos focos de introducción estarían también en altitudes intermedias del gradiente. Al no tener réplicas altitudinales no se puede evaluar si este patrón se repite o si es un caso particular y así verificar estas hipótesis. Sin embargo, como ya se mencionó, el trabajo de Giorgis et al. (2011) en las Sierras Grandes y a una escala regional, indica que la ocurrencia de leñosas invasoras en general (e incluyendo a *C. franchetii*) efectivamente sigue un patrón lineal con la altitud, lo cual daría indicios de tratarse de un patrón específico de la transecta de estudio. Bajo esta última hipótesis, los resultados sugieren que en la altitud la distribución de *C. franchetii*, y en especial su abundancia, está fuertemente determinada por la presión de propágulos. Este resultado es esperable ya que es conocido que en invasiones recientes (tal como se ha indicado para *C. franchetii*; Giorgis et al. 2011, 2013) la principal fuerza modeladora de su dinámica es la presión de propágulos (ej. Rouget y Richardson 2003; Giorgis et al 2011; Marini et al. 2013).

Por otra parte, a nivel de ocurrencia en distintos hábitats se detectó una importancia de ciertos factores locales, tal como se observó en otros estudios donde se evaluó la expansión de invasoras a hábitats naturales en montañas (Pollnac et al. 2012; Pollnac y Rew 2014; Lembrechts et al. 2017b). Los resultados indican que *C. franchetii* se está expandiendo a través de topografías más protegidas de las condiciones ambientales y del disturbio, los mismos hábitats donde *P. australis* ocurre más frecuentemente y es más abundante (Cingolani et al. 2004; Renison et al. 2006, 2010, 2013). Giorgis et al. (2011) ya habían detectado un patrón similar a escala regional para invasoras leñosas en general. Este patrón es contrario a numerosos estudios que sugieren que las invasoras se expanden gracias al disturbio de rutas y caminos (Arévalo et al. 2005; Pauchard et al. 2009; Haider et al. 2010; Paiaro et al. 2011; Lembrechts et al. 2017a) como también favorecidas por éste en las áreas naturales adyacentes (Pollnac y Rew 2014; Lembrechts et al. 2017b). Una posible explicación es que la gran mayoría de estos patrones se han descrito plantas herbáceas o en gramíneas y no en leñosas. La mayoría de esas herbáceas que crecen al lado de rutas pueden describirse como ruderales, ya que se benefician por elevados niveles de disturbio (Grime 1977). Por su forma leñosa y según los resultados de esta tesis (ver capítulos siguientes), *C. franchetii* es una especie conservativa y es posible que no se beneficie directamente con el disturbio (Grime 1977; Grime et al. 1997; Díaz et al. 2004). Giorgis et al. (2011) no encontraron una influencia significativa del disturbio en la distribución de leñosas invasoras en el área de estudio, mientras que Paiaro et al. (2011) detectó que *C. franchetii* se asoció más a los taludes de relleno donde el disturbio es menor que al borde de la ruta propiamente dicho (ver introducción del capítulo). Además, las rutas y caminos tendrían un rol primordial como vías de dispersión accidental de semillas, por ejemplo, pegadas en las ruedas de los vehículos (Pauchard y Alaback 2005; Pauchard et al. 2009). Al contrario, el principal mecanismo de dispersión de los frutos de *C. franchetii* es mediante la frugivoría por aves generalistas (Díaz Vélez et al. 2018). Las topografías donde hay más probabilidad de ocurrencia tienen además condiciones climáticas más benignas localmente: menor exposición, mayor humedad del suelo y protección frente a los vientos (Cingolani et al. 2003; Renison et al. 2010). La disponibilidad hídrica puede ser un factor limitante en las menores altitudes en el sistema de estudio (ver la descripción del área de estudio en Capítulo 2, Tecco et al 2016). Por lo tanto, estas topografías podrían actuar como rutas para la expansión de *C. franchetii*, tal como propusieron Lembrechts et al (2017b) en

su sistema de estudio. Finalmente, la ocurrencia de *C. franchetii* se asoció a una menor cobertura de pajonales y también a una menor altura de la vegetación (correlación altura promedio de la vegetación vs PC1, $r\text{-Pearson} = -0,2477$, $p=0,0073$). Es sabido que las gramíneas en mata de gran porte ejercen fuerte competencia por la luz en el sistema de estudio y que la riqueza de especies allí se ve disminuida (Acosta et al. 1992; Cingolani et al. 2014). Esto sugiere que *C. franchetii* se establecería más fácilmente en sitios donde la vegetación tiende a ser más escasa: allí encontraría menor competencia en los estadios iniciales del ciclo de vida, contando con más acceso a la luz y a recursos que puedan ser limitados. Sería de importancia estudiar las condiciones óptimas de crecimiento de renovales de *C. franchetii* para corroborar esta hipótesis. Los patrones descritos refuerzan la idea de que se deben evaluar condiciones climáticas locales y de hábitat a escala local para describir completamente el proceso de invasión en montañas, tal como sugirieron Lembrechts et al. (2017b) y Pollnac y Rew (2014). En conjunto los patrones de ocurrencia y abundancia indican que *C. franchetii* se está expandiendo en el área más o menos rápidamente a través de topografías más protegidas (valles y laderas sur), que la invasión es más o menos reciente (por su amplia ocurrencia, pero baja abundancia y por la relevancia de la presión de propágulos en la altitud) y que, además, una vez que la especie está presente en un sitio (se establece), su abundancia sólo dependería del tiempo de permanencia ya que parece no estar limitada por las condiciones del ambiente local, sugiriendo una elevada capacidad invasora por parte de *C. franchetii*.

Un punto que destacar es la coincidencia de los hábitats de ocurrencia para ambas especies. Si bien el análisis de la distribución altitudinal indica que las especies aún no coexisten completamente en la altitud (Tabla 3.1), la velocidad y agresividad de la invasión de *C. franchetii* sugieren un riesgo para *P. australis*. Es conocido que *P. australis* tiene una distribución restringida en la altitud y a ciertas condiciones topográficas y de hábitat (probablemente resultado de la contracción de sus poblaciones por el disturbio antropogénico, el fuego y la ganadería) y también ciertas limitaciones reproductivas (Cingolani et al. 2004, 2008; Marcora et al. 2008; Torres et al. 2008; Pollice et al. 2013; Renison et al. 2013). Estas características la colocan en un estado de vulnerabilidad si la expansión de *C. franchetii* continúa, principalmente hacia mayores altitudes. En este sentido, la relación negativa entre las coberturas de estas especies en los parches donde

están presentes refuerza esta idea. Esa relación negativa fue de hecho más relevante para *P. australis* que para *C. franchetii* (Tabla 3.3). Sin embargo, esta relación entre las especies de estudio merece una evaluación específica para dilucidar si, efectivamente, hay una acción negativa de una sobre la otra. Por otra parte, la coincidencia de hábitats preferidos por *P. australis* y *C. franchetii*, es de gran relevancia para los objetivos centrales de la tesis ya que la coexistencia tanto en la altitud como en hábitats específicos da robustez a la comparación de las características funcionales y de la variabilidad intraespecífica que se abordan en los capítulos siguientes de esta Tesis.

En conclusión, los resultados indican que aún existe una separación altitudinal de las especies y que la nativa *P. australis* continúa siendo dominante sobre la invasora en las mayores altitudes. Sin embargo, los resultados indican que la invasión de *C. franchetii* está en un estado de invasión inicial, pero que sólo con el paso del tiempo puede llegar a ser muy abundante localmente. Además, en particular, la expansión altitudinal de *C. franchetii* puede constituir un riesgo directo para *P. australis* ya que se observó que ambas especies se ven favorecidas en los mismos hábitats. Por otra parte, la expansión de *C. franchetii* estaría ocurriendo a través de topografías más protegidas climáticamente y con menor historia de disturbio, un patrón opuesto a la mayoría de la literatura de invasiones en montañas (la cual indica un efecto positivo del disturbio sobre la dispersión de especies exóticas). De esta forma, se sugiere la necesidad de evaluar condiciones climáticas y de hábitat a escala local a fin describir completamente el proceso de invasión en montañas, así como la de considerar especies con diferentes formas de vida. Finalmente, los resultados expuestos en este capítulo deben ser corroborados experimentalmente, pero sugieren una invasión de difícil manejo, donde probablemente el mejor tratamiento sea eliminar las fuentes de propágulos.

Capítulo 4

Estrategias funcionales de la leñosa nativa *P. australis* y la leñosa invasora *C. franchetii* en el gradiente altitudinal: ¿estrategias convergentes o divergentes?

4.1. Introducción

En el contexto de la comprensión de los procesos de invasión, así como en la prevención de la dispersión y el establecimiento de especies potencialmente invasoras, se vienen realizando numerosos esfuerzos a fin de identificar atributos generales que definan cuáles especies pueden volverse invasoras y cuáles no, antes de su dispersión en nuevos ambientes (ej. Baker 1965; Rejmánek y Richardson 1996; Pyšek y Richardson 2007; van Kleunen et al. 2010a, b, 2015; entre otros). Uno de los principales enfoques en la ecología de invasiones ha sido la comparación de las especies exóticas invasoras de una región con la flora nativa o con otras exóticas no invasoras, y sus variantes (por ejemplo, del mismo o de diferentes grupos funcionales, considerando sólo las especies más abundantes o todas, considerando el efecto de la filogenia o no; Funk 2008; Tecco et al. 2010, 2013; van Kleunen et al. 2010b; Drenovsky et al. 2012b; Zeballos et al. 2014a; Funk et al. 2016, entre otros). De ahí que una de las cuestiones más importantes que aparecen al pensar en los atributos de las exóticas invasoras exitosas es si son similares o diferentes a las especies nativas y en qué sentido para un conjunto de características que son relevantes en el desempeño, la permanencia y dispersión de esas especies en el ambiente invadido, es decir, atributos que definen sus estrategias de vida y/o estrategias funcionales (Grime 1977; Grime et al. 1997; Reich et al. 2003; Díaz et al. 2004, 2016). Como se mencionó en la introducción general de la Tesis, históricamente se han establecido características asociadas con una elevada competitividad y aptitud como típicos de las especies invasoras: elevada tasa de

crecimiento, elevada área foliar específica (AFE), elevado contenido de nutrientes foliares, ciclo de vida más cortos, elevada plasticidad fenotípica y/o capacidad de evolución rápida, elevada fecundidad, entre otros. Varios estudios y revisiones apoyan esta caracterización de las especies invasoras (ej. Daehler 2003; Leishman et al. 2007; Pyšek y Richardson 2007; van Kleunen et al. 2010b). Sin embargo, el creciente registro de datos sobre caracteres de invasoras y nativas ha comenzado a mostrar evidencias contradictorias (Funk y Vitousek 2007; Leishman et al. 2010; Ordonez y Olff 2013; Tecco et al. 2013; Tabassum y Leishman 2016) y los esfuerzos en definir un conjunto universal de atributos que identifique a las especies potencialmente invasoras se han visto limitados.

Frente a estos resultados, algunos autores proponen que los atributos que serían ventajosos para una especie exótica dependen, en realidad, de las características del ambiente invadido y de la escala de análisis (ej. Tecco et al. 2013; Carboni et al. 2016; Funk et al. 2017). Esta idea tiene sus fundamentos en la teoría de reglas de ensamble comunitario (*community assembly rules*, en inglés; Keddy 1992; Weiher y Keddy 1995), la cual intenta explicar la coexistencia de las especies que se encuentran en una comunidad. La teoría hace énfasis en que, en una comunidad dada, podemos encontrar una estructura (o un patrón) de características funcionales que indican la existencia de “fuerzas” (reglas) que la explican y la definen, en contraposición a un ensamble dado mayormente por procesos estocásticos de migración y extinción (Hubell 1997, 2001). Keddy (1992) visualiza este ensamble como una serie de filtros que van eliminando especies de un pool regional hasta seleccionar las que finalmente observamos en una comunidad particular. Es importante notar que esta propuesta del ensamble comunitario se basa en atributos de las especies y no en su identidad taxonómica ni sus relaciones filogenéticas, lo cual la hace generalizable a una diversidad de ambientes y especies. La propuesta de Keddy (1992) incluía “filtros” de cualquier tipo, desde el clima y el régimen de disturbios hasta las relaciones bióticas con otros organismos (por ejemplo, competencia, facilitación, etc). Actualmente, las reglas de ensamble son vistas como procesos diferentes que pueden generar convergencia o divergencia en los atributos funcionales de las especies (Weiher y Keddy 1995; Grime 2006; Cornwell y Ackerly 2009). En particular, la idea de “filtros ambientales” (*environmental filtering*, en inglés) hace hincapié en la acción de las condiciones abióticas sobre las especies residentes en un ecosistema, proponiendo un

efecto homogeneizador sobre los atributos morfo-funcionales (Keddy 1992; Díaz et al. 1998). Por otra parte, la idea de similitud limitante (*limiting similarity*, en inglés) propone que, para evitar la exclusión competitiva, las especies de la comunidad tienden a diferenciarse y explotar nichos diferentes (MacArthur y Levins 1967; Pacala y Tilman 1994). Estos mecanismos no son excluyentes, sino que domina uno u otro según el ecosistema, el estadio de la sucesión y también la escala de análisis (Díaz et al. 1999; Grime 2006; Cornwell y Ackerly 2009; Lohbeck et al. 2014; Kraft et al. 2015). Por ejemplo, se piensa que cuando las condiciones ambientales son más severas, los filtros abióticos más fuertes generarían una convergencia en las características de las especies de la comunidad. Al contrario, en condiciones más benignas predominarían los efectos de las relaciones interespecíficas, principalmente la evitación de la exclusión competitiva y por ello una mayor divergencia de las características comunitarias (Weiher et al. 1998; Cornwell et al. 2006; Cornwell y Ackerly 2009; Lohbeck et al. 2014). Asimismo, en análisis a escalas regionales se ha encontrado un mayor predominio de los filtros ambientales, mientras que a escalas cada vez más locales y específicas, se manifiesta el efecto del control de la competencia (Díaz et al. 1998; Funk et al. 2008).

El proceso de invasión puede ser visto, entonces, como un problema del ingreso de nuevas especies a una comunidad, es decir, un problema de ensamble de comunidades. Con una variedad de denominaciones desde la perspectiva de las invasiones (Catford et al. 2009), estas reglas de ensamble comunitario se han puesto a prueba repetidamente (por ejemplo, Convergencia vs Divergencia, Cleland 2011; Diferenciación de Nicho vs Filtro por hábitat, Gross et al. 2013). Una perspectiva en este sentido es la presentada por Tecco et al. (2010) donde los autores resumen dos escenarios posibles para las invasoras exitosas. Por un lado, la hipótesis de “Esforzarse más” que las nativas (*“Try-harder”*, en inglés) donde se propone que las exóticas invasoras poseen características que le permiten lidiar mejor con las condiciones ambientales locales y por lo tanto tienen una ventaja en la adquisición y uso de los recursos disponibles sobre las nativas (es decir, se basa en la idea de diferenciación de nicho, pero dando una dirección a esas diferencias). Por el otro lado, la hipótesis de “Unirse a los locales” (*“Join-the-locals”*, en inglés) espera que plantas invasoras y nativas, principalmente las más abundantes, tengan atributos funcionales similares, dándole mayor relevancia a la idea de los filtros impuestos por el ambiente. En ese mismo

trabajo, Tecco et al. (2010) encontraron que el predominio de uno u otro fenómeno dependía de la escala de análisis y del grupo funcional estudiado (herbáceas o leñosas). En resumen, la convergencia o divergencia de atributos funcionales entre invasoras y nativas dependería de cuál proceso de ensamble comunitario predomina en el ambiente de estudio. Así, en un ambiente rico en recursos se puede esperar divergencia en las estrategias funcionales debido al predominio de las interacciones bióticas por sobre las limitaciones del ambiente. En particular, bajo la hipótesis de “Esforzarse más”, las invasoras exitosas presentarían una estrategia funcional aún más adquisitiva que las nativas con las que convive, lo cual les permitiría capturar más rápidamente los recursos y ser altamente competitivas (Leishman et al. 2007). Al contrario, en un ambiente donde uno o más recursos son limitantes o las condiciones abióticas son severas, se puede esperar una mayor convergencia en los atributos hacia estrategias funcionales que permitan hacer frente a esas restricciones, es decir la hipótesis de “Unirse a los locales”. Sin embargo, Funk y Vitousek (2007) y Funk (2008) han propuesto que aún bajo condiciones limitantes sería ventajoso diferenciarse de las nativas. En particular, hacia una estrategia más conservativa lo cual permitiría a las invasoras ser más eficientes y retener los recursos escasos por más tiempo asegurando la supervivencia y la reproducción, aún a costa de un crecimiento lento (es decir, bajo la hipótesis de “Esforzarse más”).

Como se mencionó en la introducción general de la tesis, los sistemas montañosos de todo el mundo presentan un creciente registro de especies de plantas invasoras (Pauchard et al. 2009, 2016; Alexander et al. 2016) a pesar de la severidad climática asociada a la altitud (Körner 2003). En líneas generales, las montañas son globalmente descritas como ambientes fríos, con baja productividad, un ciclado de nutrientes lento y por ello, con suelos que pueden estar limitados en nutrientes (Körner 2003). En las Sierras Grandes de Córdoba, en particular, se han descrito dos gradientes opuestos en la altitud que dan lugar a un patrón complejo de estrés ambiental (Tecco et al. 2016). Por un lado, el patrón global de aumento de la severidad climática asociada a la disminución de la temperatura con la altitud y, por el otro, un gradiente de disponibilidad hídrica, la cual aumenta hacia las mayores altitudes (Tecco et al. 2016, ver Capítulo 2 para una descripción más detallada del área de estudio). Por otra parte, hay un incremento de la calidad del suelo con la altitud, al menos en términos de MO, N total, carbono y humedad (Tecco et al.

2016). Si bien puede suponerse que la disponibilidad de esos nutrientes es más limitada con la altitud por el cambio de temperatura (y los impactos asociados en la dinámica del suelo y los nutrientes; Körner 2003), en general, se trata de un sistema productivo, donde hay buen desarrollo de los suelos (aunque de manera variable con la topografía) y donde la disponibilidad de nutrientes no constituye un estrés en sí mismo (Cabido et al. 1987; Cingolani et al. 2003; Vaieretti et al. 2010, 2013). Bajo estas condiciones, se desconoce si predomina la influencia de los “filtros ambientales” por sobre los procesos de “similitud limitante” ni si dicha influencia se refleja en un mayor o menor predominio de convergencias o divergencias en los atributos funcionales de las especies que coexisten en estas montañas (pero ver Dainese y Bragazza 2012; Gross et al. 2013).

Como se describió en el capítulo anterior, la leñosa nativa dominante de este sistema (*P. australis*; Cingolani et al. 2004, 2008) y una de las principales invasoras de las partes altas de las Sierras (*C. franchetii*; Giorgis et al. 2011) coexisten en un amplio rango de hábitats en el gradiente altitudinal. Dado que ambas especies constituyen los principales componentes del ensamble leñoso en ciertas áreas de estas montañas, las reglas de ensamble descritas previamente (Weiher y Keddy 1995; Díaz et al. 1999) pueden servir de marco general a partir del cual se indague en la existencia de convergencias o divergencias en los atributos funcionales de las mismas a lo largo de los gradientes ambientales en los cuales se distribuyen. Es por ello que en este capítulo se quieren caracterizar y comparar los atributos funcionales, con relación a las estrategias de uso de recursos y transporte de agua, que presentan la leñosa nativa *P. australis* y la leñosa invasora *C. franchetii* para enfrentar las condiciones ambientales restrictivas que se imponen en el área de estudio, tanto en general como cada uno de los sitios altitudinales donde coexisten. Entonces, según lo revisado, varias hipótesis son posibles en la comparación funcional de las dos especies. (1) Un escenario de convergencia funcional como resultado de un predominio de los filtros ambientales de carácter abiótico, que se traduciría en una similitud en los atributos funcionales de ambas especies (escenario “unirse a las locales”); o alternativamente (2) un escenario de divergencia funcional en la cual la coexistencia este posibilitada por una explotación diferencial de los recursos. Esta divergencia podría, a su vez, darse en dos sentidos distintos: (2.a) Que *C. franchetii* se ajuste a la descripción histórica de las especies invasoras y presente atributos funcionales relacionados a un crecimiento más rápido y una

más rápida adquisición y liberación de nutrientes y un transporte eficiente del agua (Baker 1965; Leishman et al. 2007; van Kleunen et al. 2010b; un escenario “histórico”); (2.b) tal como proponen otros estudios vinculados a ambientes con elevados niveles de estrés ambiental (Funk y Vitousek 2007; Funk 2008), es esperable que *C. franchetii* posea atributos que le permitan enfrentar la severidad climática del sistema de manera más eficiente, es decir, que presente una estrategia funcional más conservativa y más segura en el transporte de agua que la especie nativa (escenario “Intentarlo más”).

4.2. Metodología

A fin de evaluar la convergencia o divergencia de las estrategias funcionales de las especies se evaluó la existencia de diferencias en sus atributos funcionales vinculados al uso de nutrientes y de agua, siguiendo el Diseño de Muestreo descrito en el Capítulo 2. La comparación se hizo a dos escalas. Por un lado, sobre los atributos promedio a nivel de especie, es decir, utilizando el promedio entre todas las poblaciones de cada especie. Por otro, a nivel de población, es decir, en cada uno de los sitios altitudinales donde las especies coexisten (1500, 1730 y 1870 m s.n.m.). En el caso de las variables medidas dos años, las diferencias se evaluaron en ambos años. A continuación, se detallan las metodologías utilizadas para la caracterización funcionales de las especies.

4.2.1 Caracterización funcional de las especies

La caracterización funcional de las especies se realizó en dos años consecutivos durante los meses de verano (temporada de crecimiento 2011 y temporada de crecimiento 2012, Apéndice 4.1). En ambos años, se trabajó con los mismos 20 individuos de cada especie presente en cada sitio altitudinal (en total, 80 individuos por especie, medidos en dos años consecutivos). Para realizar las mediciones de caracteres funcionales se utilizaron ramas que estuvieran expuestas al sol debido a que existen muchos caracteres que son particularmente plásticos en respuesta a la luz (Cornelissen et al. 2003b; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). A cada individuo se le cortaron dos ramas terminales, de entre 30 y 40 cm de largo, en buen estado y con todas las hojas expandidas. La caracterización funcional se realizó durante dos años seguidos a modo de control y, por lo tanto, no se

elaboró una hipótesis explícita para la variación entre años (aunque implícitamente no se esperaba encontrar variación entre años). Los caracteres funcionales medidos se detallan en la Tabla 4.1 con una explicación de su significado ecológico. Todos los caracteres se midieron siguiendo protocolos estándar de Cornelissen et al. (2003b) y Pérez-Harguindeguy et al. (2013) y en caso necesario se complementaron con los detallados en las publicaciones de Ackerly (2004) y Pickup et al. (2005).

Potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_h)

Esta variable se midió en una submuestra de los individuos seleccionados y sólo en la temporada 2012. Esa submuestra estuvo compuesta por seis individuos de cada especie por sitio altitudinal, excluyendo el sitio 3 (es decir, para *C. franchetii* se midió en los sitios a 1270, 1500 y 1870 m s.n.m., y en *P. australis* en los sitios a 1500, 1870 y 2050 m s.n.m.). De esos seis individuos, tres estuvieron presentes en suelos profundos (mayor a 25 cm) y tres en suelos poco profundos (menor a 25 cm), como representación del gradiente edáfico local. A cada individuo se le midió el potencial hídrico en dos hojas utilizando el método de la Bomba de Scholander (bomba de presión; ver Lambers et al. 2008). Se trabajó con una submuestra de individuos, sitios y profundidades del suelo debido a las dificultades metodológicas que implica la medición de esta variable. De todas formas, en la submuestra quedaron incluidos los extremos del gradiente altitudinal y edáfico considerado para de cada especie

Área foliar (AF) y Área foliar específica (AFE)

Se tomaron dos hojas sanas y completamente expandidas de las ramas cortadas de cada planta, intentando que sean representativas del tamaño medio de las hojas de la rama. Las mediciones se hicieron sobre la lámina, sin pecíolo en el caso de *C. franchetii* y sin raquis en el caso de *P. australis*, siguiendo el protocolo de Ackerly (2004). Ambas hojas se escanearon a una resolución de 300 ppp y se procesaron con el software ImageJ (Rasband 2011) y se determinó el área de cada una. Luego, las hojas se pusieron a secar en estufa a 70 °C por 72 horas o a 60 °C por 96 horas, hasta peso constante, para determinar su peso seco y calcular el AFE (relación área foliar/peso seco de la hoja).

Proporción de área foliar (PAF) y Relación Área foliar total/Área de conducción (AF:AC)

Para realizar estas mediciones a cada individuo, se trabajó con una rama terminal de entre 25 y 30 cm de longitud. Se separaron las hojas y el tallo, dejando peciolos y raquis con el tallo. Para calcular el área foliar total, se tomaron todas las hojas de las ramas terminales y se pusieron a secar en estufa a 70 °C por 72 horas hasta llegar a un peso constante y luego se las pesó y se las relacionó con el valor de AFE para obtener el área foliar total (masa de las hojas × AFE = área foliar total; Pickup et al. 2005). En el extremo proximal (el más alejado del brote) de las ramas, se retiró la corteza y se midieron dos diámetros del tallo con calibre digital para obtener el área de conducción. Luego el tallo correspondiente también se puso a secar en estufa a 70 °C por 72 horas hasta llegar a un peso constante y luego se pesó para obtener su peso seco. Finalmente se calculan las variables deseadas:

$$AF: AC = \frac{\text{Área foliar}}{\text{Área de Conducción}}$$

$$PAF = \frac{\text{Área foliar}}{\text{Masa del tallo (hojas + ramas)}}$$

El área de conducción se calculó aplicando la fórmula del área de la elipse, es decir $\text{área} = \pi \times (\text{diámetro}_1/2) \times (\text{diámetro}_2/2)$.

Densidad de leño (DL)

Este carácter se midió siguiendo el protocolo de Ackerly (2004). Para ello se tomó de las ramas traídas del campo un segmento de tallo de entre 3,5 y 5 cm de longitud entre los 30 y 40 cm desde el punto más distal de las mismas (el extremo con brote). Se buscó que el segmento fuera lo más ancho posible y tomado de un sector que no involucre entrenudos. Al segmento se le retiró la médula y la corteza para eliminar lo que no se considera área de conducción. Al segmento se le midió el volumen en una probeta, con el

método de desplazamiento de agua, luego se lo puso a secar por 72 horas a 70 °C o 96 horas a 60 °C para obtener su peso seco y se calculó la densidad del leño (masa seca/volumen)

Contenido saturado de agua de tallo (CSAt) y Contenido de materia seca de la hoja (CMSH)

De otro segmento de rama terminal tomado de cada individuo, se eligieron dos hojas completamente expandidas y sanas con sus pecíolos y un segmento de aproximadamente 5 cm de tallo o leño a 30-40 cm del extremo distal de la rama. Al segmento de tallo se le retiró la corteza y se le dejó la médula. Todas las muestras fueron puestas a hidratar durante 24 horas y con poca luz para que se saturen con dicho líquido y luego se determinó el peso saturado (una vez hidratadas a las hojas se les retiró el peciolo). Las muestras luego fueron secadas en estufa a 70 °C por 72 horas hasta llegar a peso constante y se las volvió a pesar para obtener el peso seco de las mismas. El contenido saturado de agua (Bucci et al. 2004) y el contenido de materia seca de la hoja (Hodgson et al. 2011):

$$CSAt = \frac{(masa\ saturada - masa\ seca)}{masa\ seca} \times 100$$

$$CMSH = \frac{masa\ seca}{masa\ saturada}$$

Tabla 4.1. Caracteres funcionales medidos, sus unidades e importancia ecológica.

Caracter (abreviatura; unidad)	Descripción
Potencial hídrico foliar mínimo (mediodía) (Ψ_h; MPa)	Refleja el máximo déficit hídrico que una planta debe tolerar manteniendo las funciones fisiológicas y, por ello, genera asociaciones con otros caracteres hidráulicos. De esta forma es un buen indicador de la estrategia hidráulica completa de la planta (Bhaskar y Ackerly 2006).
Relación Área Foliar Total/Área de Conducción (AF:AC; $\text{mm}^2.\text{mm}^{-2}$)	Es un carácter importante para la estrategia de uso del agua de las plantas (Wright et al. 2006). Se relaciona con el compromiso eficiencia-seguridad del transporte de agua y nutrientes por el tallo para abastecer a las hojas (con el consecuente efecto en la fotosíntesis; Wright et al. 2006; Pérez-Harguindeguy et al. 2013).
Proporción de área foliar (PAF; $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$)	Es la relación entre el área foliar y la biomasa asignada a una rama completa. Es el componente morfológico de la tasa relativa de crecimiento (RGR, en inglés). Una planta con mayor PAF podría crecer más rápidamente que una con menor PAF (Pickup et al. 2005; Wright et al. 2006)
Área foliar (AF; mm^2)	Importante en la captación de energía y el balance de agua. (Cornelissen et al. 2003). Hojas más grandes tienen capas límite más gruesas y, por ello, se sobrecalientan más fácilmente que hojas más chicas, provocando mayores costos de respiración y transpiración (Givnish 1978). En general, el estrés por diversos factores (ej: calor, frío, sequía, nutrientes y radiación) implica hojas con menor área (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).
Área foliar específica (AFE; $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$)	Se correlaciona con la tasa de crecimiento relativo y la capacidad fotosintética (Cornelissen et al. 2003). Indicador del eje de economía de carbono de la hoja (Westoby et al. 2002; Díaz et al. 2004; Wright et al. 2004; Pérez-Harguindeguy et al. 2013)
Densidad de leño (DL; $\text{mg}.\text{mm}^{-3}$)	Central en el equilibrio entre la tasa de crecimiento relativo de la planta y la protección del tallo frente a patógenos, herbívoros y factores abióticos (Cornelissen et al. 2003). Además, se vincula con características del transporte y almacenamiento de agua, la regulación de déficit hídricos en la hoja y la evitación de la pérdida de turgor y de funcionalidad por cavitación (Stratton et al. 2000, Ackerly 2004; Bucci et al. 2004; Perez-Harguindeguy et al. 2013)

Tabla 4.1. (Continuación) Caracteres funcionales medidos, sus unidades e importancia ecológica.

Caracter (abreviatura; unidad)	Descripción
Contenido saturado de agua de leño (CSAt; %)	Estima la capacidad de almacenamiento de agua del tallo. La misma contribuye al total de agua perdida por transpiración en el día manteniendo máximas tasas de transpiración y las estomas abiertos por más tiempo. Es decir que reduce las limitaciones hidráulicas en el intercambio gaseoso (Stratton et al. 2000, Ackerly 2004; Bucci et al. 2004; Perez-Harguindeguy et al. 2013)
Contenido de materia seca de la hoja (CMSH; mg.g⁻¹)	Se relaciona de manera inversa con el SLA y tiene propiedades similares a ese carácter. LDCM sería un mejor indicador de la estrategia de uso de recursos de las especies y de gradientes de fertilidad del suelo que el SLA cuando no hay influencia de gradientes de luz. Se recomienda medir ambos caracteres (Hodgson et al. 2011; Pérez-Harguindeguy et al. 2013)

4.2.1. Análisis de datos

Las diferencias a nivel de especies en cada uno de los caracteres funcionales se evaluaron mediante modelos lineales mixtos. Para los caracteres AF:AC, PAF, AFE, AF, DL, CSAt y CMSH se evaluaron los efectos fijos de la especie, el año y su interacción. Además, se agregaron las covariables: altura del individuo (cm), altitud (m s.n.m.) y profundidad del suelo (cm). Estas covariables son conocidas por tener efectos en los atributos de las especies (Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Capítulo 5 de esta Tesis) y se incorporaron a fin de controlar sus efectos en la variabilidad de los caracteres. Las interacciones de estas covariables con el factor especie fueron evaluadas y se dejaron en el modelo sólo si fueron significativas. Los modelos incluyeron también el efecto aleatorio del Individuo. Para el carácter potencial hídrico foliar, el modelo evaluó el efecto de la especie sólo en el año en el que fue medido (2012) y con las covariables ya mencionadas.

Para la comparación en los tres sitios altitudinales donde *P. australis* y *C. franchetii* coexisten se utilizó para cada carácter funcional medido un modelo lineal mixto que incluyó el efecto fijo de la especie, el sitio altitudinal y el año y sus interacciones dobles y triples. Además, se incluyeron las covariables profundidad promedio del suelo y altura de la planta. Las interacciones de las covariables con el factor especie se incluyeron en los modelos sólo si fueron significativas. El efecto del individuo también se incluyó aquí como un factor aleatorio. En el caso del potencial hídrico foliar mínimo, el modelo fue el mismo, pero sin el factor fijo año ni el factor aleatorio individuo.

Los análisis de datos fueron realizados utilizando el software Infostat v. 2017 (Di Rienzo et al. 2017a).

4.3. Resultados

En general, *C. franchetii* se diferenció de la nativa con atributos asociados a una estrategia más conservativa. Específicamente, presentó, en ambos años, un área foliar específica significativamente menor, hojas significativamente más pequeñas y una menor proporción de área foliar que la nativa *P. australis* (AFE, AF y PAF, respectivamente; Tabla 4.2; Figura 4.1). Asimismo, en ambos años, la invasora se diferenció significativamente de la nativa con mayor inversión en tejido de conducción para un área foliar dada (es decir,

menor AF:AC; Figura 4.1), menor contenido de agua en los tallos (CSAt; Figura 4.1), mayor contenido de materia seca en la hoja (CMSH; Figura 4.1), menores potenciales hídricos foliares (Figura 4.1) y leño más duro (DL; Tabla 4.2, Figura 4.1). Las diferencias entre las especies en sus caracteres funcionales indican que la exótica *C. franchetii* tiene una estrategia funcional asociada a un uso más conservativo de los recursos, con una adquisición y liberación más lenta de los nutrientes (menor PAF, AF, AFE y mayor DL y CMSH). Además, la invasora presentaría una adquisición “más segura” del agua, asociado a sus menores valores de Potencial hídrico foliar, CSAt, AF, AF:AC y un mayor DL. Con respecto a las diferencias registradas en los atributos entre años, se destaca que ambas especies mostraron una tendencia general a tener atributos aún más conservativos en el año 2012 en comparación con el año previo. No obstante, estos cambios funcionales ocurridos dentro de cada especie no modificaron la divergencia funcional interespecífica general (Figura 4.1).

En cuanto a la comparación de las especies en cada uno de los sitios altitudinales donde coexisten (1500, 1730 y 1870 m s.n.m.) se mantuvieron todas las diferencias descriptas para los promedios generales por especie. Si bien la magnitud de las diferencias presentó algunas diferencias entre años o entre sitios altitudinales, la tendencia general fue que la invasora *C. franchetii* presentara atributos funcionales asociados a una estrategia más conservativa en el uso de los recursos y segura en el transporte de agua, en comparación con la nativa *P. australis*, en cada uno de los sitios evaluados (resultados en Apéndice 4.2.).

Tabla 4.2. Valores F y p obtenidos para los factores fijos de los modelos lineales mixtos utilizados para comparar los atributos funcionales de las especies *P. australis* y *C. franchetii*. Se indican las covariables o las interacciones que fueron significativas en el modelo de cada caracter. AF:AC, relación área foliar-área de conducción; PAF, proporción de área foliar; AF, área foliar; AFE, área foliar específica; DL, densidad de leño; CSAt, contenido saturado de agua del tallo; CMSH, contenido de materia seca de la hoja; Ψ_h , potencial hídrico foliar mínimo; H, altura de la planta; A, altitud; PS, profundidad del suelo promedio, E, Especie.

Caracter	Especie		Año		Especie × año		Covariables
	F	p	F	p	F	p	
AF:AC	24,21	<0,0001	42,53	<0,0001	12,75	0,0005	H, E×A, PS
PAF	25,08	<0,0001	60,08	<0,0001	0,23	0,633	H, E×A, E×PS
AF	155,10	<0,0001	8,11	0,005	1,71	0,1924	H, A, E×PS
AFE	38,17	<0,0001	94,26	<0,0001	8,20	0,0048	E×A
DL	124,08	<0,0001	55,97	<0,0001	14,28	0,0002	-
CSAt	417,67	<0,0001	23,80	<0,0001	6,36	0,0127	A, PS
CMSH	667,73	<0,0001	11,52	0,0009	0,01	0,9223	H, A, PS
Ψ_h	24,52	<0,0001	-	-	-	-	-

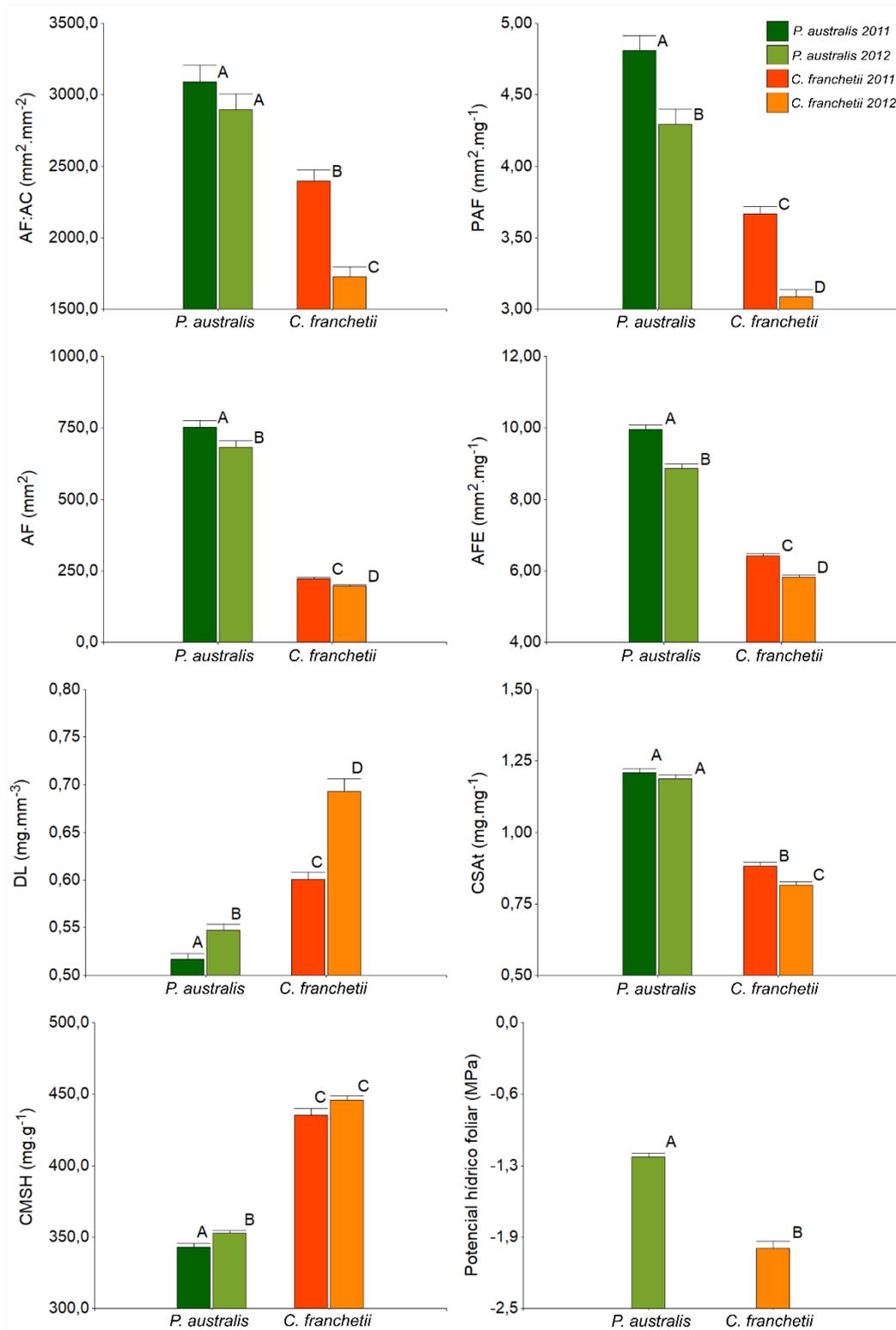


Figura 4.1. Medias \pm error estándar (e.e.) estimados para ocho caracteres funcionales medidos en la leñosa nativa *P. australis* y la leñosa invasora *C. franchetii* en las Sierras Grandes de Córdoba, en dos años consecutivos. El Potencial hídrico foliar fue medido un solo año. Medias que no comparten letras son significativamente diferentes (LSD-Fisher, $p < 0,05$). AF:AC, relación área foliar-área de conducción; PAF, proporción de área foliar; AF, área foliar; AFE, área foliar específica; DL, densidad de leño; CSAt, contenido saturado de agua del tallo; CMSH, contenido de materia seca de la hoja (ver Tabla 2.4).

4.4. Discusión

Los resultados obtenidos indicaron que la invasora *C. franchetii* tiene una estrategia funcional promedio divergente respecto a la nativa *P. australis*. En particular, *C. franchetii* tiene una estrategia funcional asociada a un uso más conservativo de los recursos, con una adquisición y liberación más lenta de los nutrientes (menor PAF, AF, AFE y mayor DL y CMSH; Wrigth et al. 2004; Díaz et al. 2016). Además, la invasora presenta una adquisición “más segura” del agua, asociados a su menor Ψ_h , CSA_t, AF, AF:AC y su mayor DL. La leñosa nativa, entonces, tiene el conjunto de atributos opuestos, los cuales configuran una estrategia más adquisitiva en el uso y liberación carbono y nutrientes y más “eficiente” en el uso de agua. Esta tendencia se mantuvo en los dos años de medición y tanto en la comparación a nivel de especie como cuando se compararon poblaciones en los sitios altitudinales donde las especies coexisten. Los atributos observados son esperables en el ecosistema de estudio, donde las bajas temperaturas generan condiciones que dificultan el crecimiento y la absorción de nutrientes del suelo, al menos en comparación con ambientes a menor altitud (Körner 2003, 2012). Entonces, los resultados se ajustan a la hipótesis de “intentarlo más” que la nativa y sería esperable que la divergencia en los caracteres le permita a *C. franchetii* “aprovechar” nichos no explotados por la nativa, en un ambiente caracterizado, además, por una elevada heterogeneidad ambiental (Cabido et al. 1987; Cingolani et al. 2003, 2004, 2008). Se debe mencionar, sin embargo, que en el capítulo previo de esta Tesis se determinó que la ocurrencia de ambas especies estaba asociada a los mismos hábitats en el gradiente altitudinal. Una posible explicación en este sentido es que los atributos de *C. franchetii* en realidad permitirían que ocupe una mayor diversidad de hábitats que *P. australis*, incluyendo los hábitats ocupados por la nativa (Capítulo 3). Específicamente, dada la divergencia funcional las especies no tendrían nichos completamente separados. *C. franchetii* podría, más bien, ocupar ambientes similares a *P. australis* y, además, ambientes más estresantes (por ejemplo, con mayor estrés hídrico como ocurre a menores altitudes o con mayor estrés térmico como ocurre a mayores altitudes). En resumen, la divergencia funcional permitiría a *C. franchetii* tener una mayor tolerancia ambiental que *P. australis*. Dados estos resultados y la invasión incipiente de *C. franchetii* en el área (Giorgis et al. 2011, Capítulo 3 de esta Tesis) sería necesario evaluar

específicamente el desempeño de esta especie en distintos hábitats a fin de corroborar esta hipótesis (van Kleunen et al. 2015, ver Capítulo 5 y Discusión General).

Desde el punto de vista de la teoría de ensamble comunitario (Keddy 1992; Weiher y Keddy 1995) los resultados contradicen la idea de que en ambientes más severos predomine una convergencia en las estrategias de las especies como resultado del efecto homogeneizador de los filtros abióticos (Weiher et al. 1998; Cornwell et al. 2006; Cornwell y Ackerly 2009; Lohbeck et al. 2014). Es decir, en este sistema de estudio, bajo esa hipótesis, *C. franchetii* y *P. australis* deberían haber presentado estrategias convergentes, es decir, al menos superpuestas en algunos de sus caracteres o ejes de especialización. No obstante, a diferencia de la mayoría de los trabajos que encuentran estrategias más adquisitivas en las invasoras con respecto a las residentes (ej. Leishman et al. 2007; van Kleunen et al. 2010b; Tecco et al. 2010; Zeballos et al. 2014a), en este sistema la divergencia estuvo dada por una estrategia más conservadora en la invasora con respecto a la nativa dominante. Este patrón es coherente con la idea de que aún en condiciones limitantes sería ventajoso para las invasoras mantener diferencias con especies coexistentes nativas, en el sentido que les permita usar más eficientemente los recursos disponibles (Funk y Vitousek 2007; Funk 2013). En el mismo sentido que en esta Tesis, Funk y Vitousek (2007) encontraron que las invasoras tuvieron mejores estrategias para lidiar con la escasez de recursos en comparación con las nativas, incluyendo numerosas formas de vida y varios grupos taxonómicos. Entonces, desde el marco teórico de las invasiones, la invasividad estaría dada por divergencia funcional o “intentarlo más” con respecto a las especies residentes, pero dicha divergencia se reflejaría en atributos relacionadas al rápido crecimiento y adquisición de recursos en ambientes ricos en recursos (Leishman et al. 2007; Tecco et al. 2010) y de mayor eficiencia en ambientes más estresantes (Funk y Vitousek 2007). Esta hipótesis ha sido más ampliamente comprobada en ambientes ricos en recursos, donde las invasoras han mostrado más consistentemente estrategias relacionadas al rápido crecimiento y adquisición de recursos (Huenneke et al. 1990; Leishman et al. 2007; Tecco et al. 2010; van Kleunen et al. 2010b). Sin embargo, en este tipo de ambientes es donde se han realizados la mayoría de los trabajos. En este sentido, los resultados presentados aquí vienen a reforzar la evidencia en favor de que la divergencia puede darse aún en ambientes donde la presión abiótica es alta (donde predominan los filtros abióticos).

La divergencia funcional observada entre *C. franchetii* y *P. australis* en las Sierras Grandes podría reinterpretarse como convergencia a escala regional si se contrasta con los atributos funcionales descritos para otras leñosas invasoras y nativas de ecosistemas vecinos al área de estudio (i.e. Espinal, Chacho Seco, Chaco Serrano; Cabrera 1976; Tecco et al. 2010, 2013; Zeballos et al. 2014a). En términos generales los estudios de Tecco et al. (2010) y Zeballos et al. (2014a) encontraron patrones de divergencia en los cuales el conjunto de leñosas invasoras reunía atributos más adquisitivos en el uso de recursos y eficientes en el transporte de agua, en comparación con el conjunto de leñosas nativas. Sin embargo, si bien se trata de una comparación cualitativa, cuando se contrastan esos atributos registrados con los de *P. australis* y *C. franchetii* se observa que ambas especies poseen estrategias convergentes: se ubican en el grupo de conservativas en el uso de los recursos y eficientes en el transporte de agua (Tecco et al. 2010, Zeballos et al. 2014a). En este sentido, en un trabajo posterior, Tecco et al. (2013) restringiendo el análisis al Chaco Serrano (un ecosistema méxico), identificaron dos grupos de leñosas invasoras, uno más adquisitivo que las leñosas nativas y otro más conservativo convergiendo con la estrategia del grupo nativo y donde ya se había incluido a la invasora *C. franchetii*. Una estrategia de transporte de agua más eficiente en relación con la descrita para los bosques secos de pedemonte es esperable si se considera la disminución progresiva de estrés hídrico que caracteriza el gradiente altitudinal de las Sierras de Córdoba (Tecco et al. 2016). De hecho, *P. australis* tiene un potencial hídrico foliar mínimo menor a cualquiera de los reportados por Zeballos et al. (2014a). Asimismo, la estrategia más conservadora en la economía foliar para *P. australis* y *C. franchetii* en la comparación regional es coherente con el ambiente de montaña, donde la temperatura se vuelve un factor limitante para el crecimiento y para el ciclado y la disponibilidad de nutrientes en general (Körner 2003). En conjunto, el contraste de los datos obtenidos con los patrones descritos para ecosistemas adyacentes sugiere que, a una escala mayor (regional), ambas especies parecen converger en sus estrategias de uso y conservación de recursos.

Lo anteriormente expuesto sugiere que el proceso dominante en la invasión depende de la escala de análisis. De esa forma, los resultados se ajustan a lo propuesto por la misma teoría de ensamblaje comunitario: a escalas mayores, predominan los filtros climáticos y abióticos en general, que impulsan el “filtrado” de especies con atributos

similares, que permiten hacer frente a las condiciones ambientales que lo rodean. A escalas menores, las interacciones bióticas impulsan una diferenciación entre especies, principalmente en el sentido de aprovechar nichos diferentes (Keddy 1992; Díaz et al. 1999). En el área de estudio, la elevada heterogeneidad espacial podría facilitar este proceso de exclusión. Numerosos trabajos han reportado este tipo de patrones con la escala de análisis (ej. Ackerly y Cornwell 2007; de Bello et al. 2013a, b; Carboni et al. 2016). En particular, Carboni et al. (2016) evaluó este fenómeno en pastizales invadidos de Francia y encontró que las especies exóticas más abundantes y extendidas presentaban características ecológicas similares a las nativas cuando se hacía una evaluación a escala de hábitat, pero que las estrategias aparecían diferentes a escalas más pequeñas (plots). En ese trabajo, además, se estableció que eran las diferencias entre grupos, más que los valores de los atributos, las que más contribuían a explicar el éxito de la invasión.

En conclusión, a la escala de análisis de la Tesis, *C. franchetii* tiene atributos más conservadores que la nativa en el eje de economía foliar y una estrategia de transporte de agua más segura. Sin embargo, es posible que, si incluyéramos a ambas especies en un conjunto de especies a nivel regional, sus estrategias de uso de recursos y de uso de agua sean similares (ver Tecco et al. 2010, 2013; Zeballos et al. 2014a). De alguna manera los resultados sugieren que *C. franchetii* es lo suficientemente similar a *P. australis* para hacer frente a las condiciones climáticas y ambientales impuestas por la altitud y que, además, podría hacerlo de una forma que le permitiría ocupar un rango ambiental más amplio y que incluye al de la especie nativa *P. australis*. Estudios futuros podrían enfocarse explícitamente en la competencia entre ambas especies para evaluar si, efectivamente, el grado de divergencia funcional evita la exclusión competitiva o, por el contrario, es cuestión de tiempo para que *C. franchetii* ocupe espacios ahora ocupados por la nativa *P. australis* (MacDougall et al. 2009). Finalmente, dados estos resultados y lo ya reportado por Tecco et al. (2013), *C. franchetii* tendría el potencial de expandirse en un amplio rango altitudinal, desde las tierras bajas hasta las mayores altitudes de las Sierras, bajo una estrategia conservativa más o menos equivalente a la de las nativas. El éxito de esta invasora pone en cuestión la visión histórica de las invasoras exitosas, al menos en los aspectos aquí explorados, y refuerza la idea de que la búsqueda de atributos que permitan predecir

especies potencialmente invasoras es altamente dependiente de la escala de análisis y del ambiente en cuestión.

Capítulo 5

Variación funcional intraespecífica de *Polylepis australis* y *Cotoneaster franchetii* en el gradiente altitudinal: ¿tiene la invasora mayor variabilidad intraespecífica que la nativa?

5.1. Introducción

La variabilidad intraespecífica es la variabilidad fenotípica total en algún carácter o conjunto de caracteres observada en los individuos de una especie bajo distintas condiciones ambientales (Albert et al. 2011; Violle et al. 2012). Es uno de los mecanismos más importantes que poseen las especies para enfrentar la heterogeneidad ambiental (Sultan 2000, 2001; Alpert y Simms 2002). El aporte de la variabilidad intraespecífica en diversos procesos ecológicos, como la coexistencia de especies (Miner et al. 2005; Jung et al. 2010; Violle et al. 2012; Hart et al. 2016), el ensamble comunitario (Jung et al. 2010; Siefert 2012), la teoría de nichos (Ackerly y Cornwell 2007; Sides et al. 2014; Mitchell et al. 2016) y las invasiones biológicas (ver revisiones de Richards et al. 2006; Davison et al. 2011; Palacio-López y Gianoli 2011), se ha convertido en un tema de creciente interés. Este interés parte de la hipótesis de que especies con mayor variabilidad intraespecífica tienen un nicho ecológico más amplio, lo que les permitiría ocupar una mayor diversidad de ambientes, tanto en el espacio como en el tiempo (Sultan 2001; Violle et al. 2012; Sides et al. 2014; Lázaro-Nogal et al. 2015). La variabilidad intraespecífica tiene particular importancia, entonces, en la respuesta de las especies vegetales a distintos gradientes ambientales. El rol de la variabilidad intraespecífica en diferentes tipos de caracteres (morfológicos, fisiológicos, reproductivos, entre otros) se ha determinado en relación con gradientes simples de nutrientes, luz o agua (ej. Navas y Garnier 2002; Grassein et al. 2010; Ramirez-Valiente et al. 2010; Drenovsky et al. 2012b; Matzek 2011,2012; Lázaro-Nogal et al. 2015) así como en relación con gradientes complejos como la altitud y la latitud (ej.

Premoli et al. 2007; Premoli y Brewer 2007; Fajardo y Piper 2010; Thomas 2011; Hulshof et al. 2013; Liao et al 2016; Marcora et al. 2016).

A pesar de los importantes avances en esta materia en diversas ramas de la ecología vegetal, en la literatura existen cierta ambigüedad en el uso de los conceptos de *Plasticidad Fenotípica* y de *Variabilidad Intraespecífica*, que es importante aclarar. La variabilidad fenotípica de una especie está mediada por dos procesos no excluyentes: (1) la variabilidad genética, es decir entre los genotipos de la propia especie y (2) la plasticidad fenotípica propia de cada genotipo, es decir la plasticidad fenotípica en sentido estricto. Ambos mecanismos y su interacción determinan la magnitud de la variabilidad fenotípica de una especie, para un carácter de interés (Richards et al. 2006; Albert et al. 2011). Entonces, en sentido estricto, la *Plasticidad Fenotípica* se define como la habilidad de un genotipo de expresar diferentes fenotipos cuando está sujeto a diferentes condiciones ambientales (Richards et al. 2006). En este sentido, es una propiedad de los genotipos y, en particular, de algún carácter en cuestión frente a ciertas condiciones ambientales (Richards et al. 2006). Sin embargo, en los estudios ecológicos comparativos, donde también hay una referencia habitual al concepto *Plasticidad Fenotípica*, el interés se centra en las especies y por ello la variación fenotípica se mide a través de la exposición de los individuos o poblaciones de una especie (y no de genotipos) a diferentes ambientes. Gianoli y Valladares (2011) proponen, entonces, una definición más amplia de la *Plasticidad Fenotípica* (*PF sensu lato*) indicando que se puede entender como “la variación fenotípica inducida por el ambiente que se encuentra en las poblaciones naturales” como forma de adaptación a condiciones ambientales heterogéneas. Esta definición más amplia (también llamada *Plasticidad a nivel de especie*) hace hincapié en el fenotipo expresado por diferentes individuos y en el rango fenotípico completo de la especie en el espacio y en el tiempo (respecto a algún o algunos caracteres), independientemente de los mecanismos que lo generaron (plásticos, genéticos o su interacción), ya que es ese rango el que tiene mayor relevancia ecológica (Daehler 2003; Gianoli y Valladares 2011). De esta manera, este enfoque más laxo, del concepto de plasticidad fenotípica es equivalente al de *variabilidad fenotípica intraespecífica* de las especies. Para evitar ambigüedades, en esta Tesis se trabaja con el concepto de *variabilidad intraespecífica* (aunque en el siguiente capítulo se

indagará sobre los mecanismos subyacentes de esa variabilidad, retomando el concepto de *plasticidad* en sentido estricto).

Desde el inicio del estudio de las invasiones por plantas, se ha considerado a una elevada variabilidad fenotípica intraespecífica como una característica recurrente y distintiva de las especies que logran establecerse y dispersarse en nuevas áreas (por ej. “Genotipos de Propósito General”, Baker 1965; Daehler 2003; Rejmánek et al. 2005; Richards et al. 2006). Una mayor variabilidad fenotípica dentro de la especie permitiría a las invasoras acomodarse rápidamente a los nuevos ambientes favoreciendo la colonización, como así también, y en particular, el establecimiento y dispersión en ambientes altamente heterogéneos, como los sistemas de montaña (Dietz y Edwards 2006; Theoharides y Dukes 2007; Davison et al. 2011; Alexander et al. 2016). Sin embargo, para que dicha variabilidad intraespecífica en caracteres morfo-fisiológicos contribuya al potencial invasor de una especie (es decir, en su invasividad) es necesario que tenga un impacto positivo en la aptitud de la especie. Específicamente, la variabilidad intraespecífica aumentaría la invasividad de una especie exótica si produce fenotipos ventajosos, es decir, con una mayor aptitud, en un rango amplio de ambientes (una homeostasis de la aptitud); o bien si provoca un incremento y una ventaja en la aptitud en comparación con las nativas en ambientes que le son favorables (un “oportunismo”; Alpert 2000; Daehler 2003; Richards et al. 2006; Richardson y Pyšek 2006). Sólo cuando este tipo de relación entre variación y aptitud está presente, la variabilidad intraespecífica podrá contribuir a un mayor éxito reproductivo y una posible persistencia y expansión poblacional en el nuevo ambiente (Richards et al. 2006). Numerosos estudios han registrado la ocurrencia de variabilidad fenotípica en especies vegetales invasoras en respuesta a diferentes gradientes ambientales (ver revisiones Daehler 2003; Davison et al 2011; Palacio-López y Gianoli 2011; Liao et al 2016). En un número menor de ocasiones se ha intentado vincular explícitamente esa variabilidad intraespecífica a una ventaja en la aptitud (Richards et al. 2006; Funk 2008; Drenovsky et al. 2012b, Molina-Montenegro et al. 2012, 2016; Lázaro-Nogal et al. 2015).

Históricamente se ha propuesto que las especies invasoras tienen una mayor variabilidad fenotípica que las especies nativas o no invasoras en caracteres relevantes para el proceso de invasión (Daehler 2003; Rejmánek et al. 2005). Sin embargo, revisiones recientes comparando la variabilidad intraespecífica de especies vegetales invasoras y no-

invasoras han arrojado resultados contradictorios. Davison et al (2011) detectaron mayor variabilidad intraespecífica en las invasoras, pero no pudieron determinar que se tradujera en una mayor aptitud de la especie. Palacio-López y Gianoli (2011) no detectaron diferencias entre ambos grupos de especies, al menos en los caracteres analizados. En una revisión anterior, Daehler (2003) había encontrado una tendencia a que las invasoras presentaran mayor plasticidad fenotípica (aunque no aclara si plasticidad en sentido estricto o laxo) que sus contrapartes nativas, pero no las pudo relacionar con una ventaja en la aptitud.

En los ambientes de montaña, existe una elevada heterogeneidad espacial relacionada con importantes cambios ambientales en cortas distancias dados tanto en el gradiente altitudinal como a nivel local (por pequeños cambios en la topografía, exposición, orientación de la ladera, pendientes, entre otros; Körner 2003). Es esperable, entonces, que las especies desarrollen una elevada variabilidad intraespecífica como respuesta a la elevada heterogeneidad ambiental (Albert et al. 2011; Alpert y Simms 2002; Valladares et al. 2007; Molina-Montenegro et al. 2012; Lázaro-Nogal et al. 2015). En particular, los cambios en la altitud implican un gradiente de estrés dado por el aumento en la severidad del climática (principalmente disminución de la temperatura) y sus consecuencias en procesos biológicos y del suelo (ej. congelamiento, ciclado lento de nutrientes, acumulación de MO, entre otros; Körner 2003, 2007). Es conocido que especies de diversos taxones han desarrollado características morfo-fisiológicas similares (evolución paralela) en respuesta a los cambios ambientales impuestos por la altitud (ej. Körner et al. 1989; Körner 2003, 2016; Swenson y Enquist 2007; Read et al. 2014; Pescador et al. 2015). Con el aumento de la altitud se ha observado que las especies presentan atributos relacionados a la conservación de recursos (por ejemplo, menor área foliar y área foliar específica, menor altura), un crecimiento más lento y un alto grado de especialización fenológica (Chapin y Körner 1996; Körner 2003, 2016; Read et al. 2014). La idea de que a mayor altitud las especies desarrollan atributos asociados a la conservación de los recursos coincide con lo esperado bajo la hipótesis de estrategias de uso de recursos (Grime 1977; Díaz et al 2004, 2016), la cual propone que las especies desarrollan este tipo de estrategia frente a un mayor estrés ambiental. La amplia convergencia de estos patrones en montañas hace suponer que la variabilidad en estrategias funcionales relacionadas al uso de los recursos

tiene un valor adaptativo (es decir, se traduce en una mejor aptitud promedio para la especie). Estos patrones de cambio se han observado principalmente a nivel interespecífico, es decir, comparando los atributos de las especies que van reemplazándose en la altitud (ej. Hernández-Calderón et al. 2014; Read et al. 2014; Pescador et al. 2015). Sin embargo, los estudios a nivel intraespecífico sugieren que también se presentan a nivel de especie (ej. Cabrera et al. 1998; Fajardo y Piper 2010; Premoli y Mathiassen 2011; Read et al. 2014; Pescador et al. 2015; Pfennigwerth et al. 2017). Entonces, por un lado, sería esperable que las especies de montaña presenten elevada variabilidad intraespecífica y que tomen estrategias más conservadoras hacia los ambientes más estresantes tanto en la altitud como a nivel local. Por otra parte, la evidencia actual respecto a las características de especies invasoras en montañas sugiere que son especies con amplia tolerancia ambiental y climática, incluso mayor que la de especies nativas ya que comúnmente provienen desde las áreas adyacentes de menor altitud (Haider et al. 2010; Alexander et al. 2011, 2016; Guo et al. 2018) y es esperable que esa tolerancia ambiental esté promovida por una elevada variabilidad intraespecífica (Alexander et al. 2016).

En el área de estudio se han descrito dos gradientes que ocurren simultáneamente: uno estrés térmico dado por la disminución de la temperatura con la altitud y otro, en sentido opuesto, de estrés hídrico, dado por una disminución de la humedad del suelo a menores altitudes (Tecco et al. 2016; Capítulo 2 de esta Tesis). Además, en el área de estudio existe un importante gradiente edáfico asociado a la topografía que se traduce en parches con diferentes comunidades vegetales: desde suelos más desarrollados en topografías planas de fondos de valle y con alto contenido de humedad hacia zonas con suelos poco desarrollados con más cobertura de roca y condiciones más xéricas en cimas y laderas (Acosta et al. 1992; Cabido et al. 1987; Cingolani et al. 2003; Capítulo 2 de esta Tesis). Entonces, dados estos antecedentes y que *Cotoneaster franchetii* es una invasora exitosa que ocupa un amplio rango altitudinal en el área de estudio (Giorgis et al. 2011, 2016; Capítulo 2 y Capítulo 3) puede hipotetizarse que esta especie presenta variabilidad intraespecífica en caracteres funcionales en respuesta a diversos gradientes ambientales de las Sierras Grandes y que esa variabilidad tiene un impacto positivo en el éxito de la invasión. De este modo, con el objetivo de analizar la contribución de la variabilidad intraespecífica en el éxito de la invasión de *C. franchetii* en

las Sierras Grandes de Córdoba, en este capítulo se abordan las siguientes preguntas e hipótesis:

- 1) *¿existe variabilidad intraespecífica asociada al gradiente altitudinal y al gradiente edáfico local en las especies de estudio?* Dada la elevada heterogeneidad de los ambientes de montaña en general y del área de estudio en particular es esperable que ambas especies presenten variación intraespecífica asociada tanto a la altitud como al gradiente edáfico local
- 2) En caso de detectarse esa variación, *¿Cuáles son los patrones de cambio en las estrategias funcionales en la especie nativa y en la invasora en el gradiente altitudinal y en un gradiente edáfico local?* Siguiendo los patrones registrados en caracteres funcionales de diversas especies de montaña y los gradientes descritos en el área de estudio, se espera que las especies desarrollen una estrategia más conservadora en el uso de los recursos y a una estrategia más eficiente en el uso de agua con el aumento de la altitud. Además, es esperable que ambas especies respondan, también, al gradiente edáfico local con una estrategia más adquisitiva en el uso de recursos y más eficiente en el uso de agua hacia condiciones con mayor profundidad del suelo y menor cobertura rocosa.
- 3) *¿tiene la invasora un mayor rango fenotípico que la nativa?* Dados los antecedentes mencionados sobre invasoras en montañas (Alexander et al. 2011, 2016), se espera encontrar un mayor rango fenotípico en *C. franchetii* en comparación con la nativa *P. australis*, tanto en el gradiente altitudinal completo como en el gradiente edáfico local.
- 4) *¿está la variabilidad funcional intraespecífica asociada a una mejor aptitud en cada una de las especies?* Los caracteres funcionales son, por definición, importantes en la aptitud de las especies y en su desempeño en el medio biótico y abiótico que las rodea (Lavorel et al. 2007). Por lo tanto, dada la naturaleza de los caracteres medidos, es esperable que la variación fenotípica intraespecífica esté correlacionada de manera significativa con medidas indicadoras de aptitud de ambas especies, sugiriendo un valor adaptativo de dicha variabilidad.

Específicamente, los objetivos de este capítulo son:

- a. Analizar si existe variación intraespecífica en los caracteres funcionales vinculados al uso de recursos en cada una de las especies en respuesta a cambios ambientales asociados al gradiente altitudinal y a un gradiente edáfico local.
- b. Comparar los patrones de cambios de los caracteres funcionales de *C. franchetii* y *P. australis* en el gradiente altitudinal y en el gradiente edáfico local
- c. Determinar cuál de las dos especies presenta mayor rango fenotípico en dichas situaciones mediante un índice de plasticidad.
- d. Describir los patrones de cambio en las variables indicadoras de la aptitud en el gradiente altitudinal y en el gradiente local en ambas especies de estudio.
- e. Determinar si la variabilidad intraespecífica en respuesta al gradiente altitudinal está asociada con los indicadores de la aptitud de ambas especies, para analizar si la variación fenotípica es potencialmente adaptativa.

5.2. Metodología

Para cumplir con los objetivos específicos de este capítulo se realizó una caracterización funcional de ambas especies en la altitud, siguiendo el diseño de muestreo descrito en el Capítulo 2 y las metodologías descritas en el Capítulo 4. A los 20 individuos seleccionados de cada especie en cada sitio altitudinal ($n=80$ por especie), se midieron siete caracteres funcionales: AF:AC, PAF, AFE, AF, DL, CSA_t y CMSH (ver Tabla 4.1). Las mediciones se repitieron en dos años consecutivos en los mismos individuos (temporada 2010-2011 y temporada 2011-2012, ver Apéndice 4.1.), como un control a fin de conocer si los patrones se mantenían en el tiempo. Además, se midió el potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_h) a una submuestra de esos individuos (9 individuos por especie, en tres profundidades del suelo) y excluyendo para esta medición al sitio a 1780 m s.n.m.

Por otra parte, se midieron tres variables indicadoras de la aptitud de las especies: crecimiento interanual del tallo, peso de semillas en dos años y porcentaje de germinación. El crecimiento se midió para la temporada 2011-2012 a todos los individuos de ambas especies (ver Apéndice 4.1). El peso de las semillas se determinó para todos los individuos que produjeron frutos, durante dos años consecutivos (Apéndice 4.1). El porcentaje de germinación se determinó para una submuestra de individuos en cada sitio altitudinal (9

individuos por especie, provenientes de tres ambientes del gradiente edáfico local). A continuación, se detallan las metodologías utilizadas para la determinación de estas variables.

5.2.1. Medición de variables asociadas a la aptitud de las especies

Crecimiento interanual del tallo

Esta medición se realizó en la temporada de crecimiento 2011-2012 (ver Apéndice 4.1). En el mes de septiembre de 2011 se tomaron los valores iniciales de diámetro del tallo en todos los individuos seleccionados en el campo. Las mediciones se realizaron poco antes del inicio de la temporada de crecimiento de ese año para asegurar que luego se mediría el crecimiento de una temporada completa. A los individuos de ambas especies se les midió, con un calibre, dos diámetros perpendiculares en dos tallos cercanos a la base de la planta, que crecieran sin entrecruzarse con otros tallos y de manera aproximadamente vertical. Se decidió no tomar un diámetro basal único ya que se trata de especies que no crecen necesariamente con un tronco principal bien definido, principalmente en *C. franchetii*. Por su parte *P. australis* puede presentar o no tallo principal, pero incluso en el caso que esté presente no necesariamente es regular ni vertical. La medición se hizo entre los 5 y los 10 cm del nudo inmediatamente anterior, dependiendo de la regularidad del tronco (por ejemplo, para evitar tomar el diámetro en un nudo). Luego, se marcó en los tallos el sitio de medición con alambre galvanizado y pintura en aerosol. Entre los meses de mayo y septiembre de 2012 (meses en que no se produce crecimiento) se remidieron los tallos marcados.

Para calcular el crecimiento interanual, primero se calculó el crecimiento de cada tallo a partir de los diámetros medidos y como un porcentaje del tamaño inicial, de la siguiente forma:

$$\text{Crecimiento tallo} = \frac{\text{Diám. Prom}_{\text{final}} - \text{Diám. Prom}_{\text{inicial}}}{\text{Diám. Prom}_{\text{inicial}}} \times 100$$

donde *Diám. Prom* corresponde a un promedio de los dos diámetros medidos en cada tallo.

Finalmente, el crecimiento por individuo se calculó como el promedio del crecimiento de los dos tallos. Si el crecimiento de algún tallo fue negativo, se lo llevo a cero antes de calcular el promedio.

Peso de semillas

Para esta medición se recolectaron frutos de todos los individuos seleccionados en el campo durante las fructificaciones de 2011 y de 2012 (aunque algunas plantas no produjeron frutos). Con una balanza de precisión (con lectura mínima de 0,0001 g) se pesaron semillas de *C. franchetii* y frutos de *P. australis*, ya que en esta especie no es posible separar la semilla del fruto. Del pool de cada individuo se tomaron 20 sub-muestras por individuo. A fin de aumentar el peso absoluto y así disminuir el error proporcional del instrumento de medición cada sub-muestra estuvo conformada por un grupo de semillas o frutos (en *C. franchetii*, por tres semillas en 2011 y 10 en 2012, y en *P. australis* por cinco frutos en 2011 y diez en 2012). Finalmente, el peso de semilla por individuo se asignó calculando el peso de una semilla o fruto, para hacer más comparativas las medidas entre especies.

Porcentaje de germinación potencial de las especies

Para determinar el porcentaje de germinación potencial, para cada especie, se seleccionaron nueve individuos por altitud. Además, en cada altitud, el CP1 que representa el gradiente edáfico local se dividió en tres partes que representaron sectores de suelo profundo (P), sectores másicos (M) y sectores rocosos (R) y se eligieron tres individuos de cada uno de esos sectores para conformar la muestra de nueve individuos. En los sitios que no había plantas en alguno de los sectores del gradiente local, se tomaron cinco individuos de cada sector donde sí estuvieron presentes. Esto sucedió para *P. australis* en el sitio a 1500 m s.n.m. y para *C. franchetii* en el sitio a 1270 m s.n.m., donde faltaron individuos representativos del sector con suelos rocosos y de suelos más profundo, respectivamente. De esta manera, quedaron tratamientos conformados por el sitio altitudinal y el sector del gradiente local para cada especie, con tres repeticiones cada uno. Las repeticiones por tratamiento consistieron en 30 semillas correspondientes a cada individuo. Las semillas

fueron obtenidas durante la fructificación de 2012. Cada grupo de semillas se dispuso en cápsulas de Petri de 9 cm de diámetro sobre papel de filtro y fueron regadas con agua destilada periódicamente y colocadas en una cámara de germinación en condiciones controladas de luz y temperatura. Las semillas fueron expuestas a regímenes comunes de luz (12-12 h de luz/oscuridad) y temperatura (10/20 °C), los cuales se consideraron óptimos para ambas especies (Pais Bosch et al. 2012; Tecco P.A., no publicado). Las semillas se expusieron a condiciones comunes de germinación ya que se quiso evaluar el potencial germinativo derivado de plantas provenientes de diferentes condiciones en el campo. Los experimentos para ambas especies se realizaron de manera conjunta y tuvieron una duración de 45 días. Para cada grupo de semillas se determinó un porcentaje final de germinación. Se consideró a las semillas germinadas con la emergencia de 2 mm de radícula (según el criterio propuesto en ISTA 1996). El registro de germinaciones y el riego se realizó día de por medio.

5.2.2. Análisis de datos

Patrones de variación intraespecífica de los caracteres funcionales con la altitud y el gradiente local

Para analizar si hubo variabilidad intraespecífica y los patrones de variación en el gradiente altitudinal y en el gradiente local, se utilizaron modelos mixtos para cada carácter y cada especie. El gradiente edáfico local quedó resumido con el eje 1 de un PCA realizado para cada especie a partir de variables ambientales medidas alrededor de cada individuo seleccionado. Hacia el extremo positivo se encuentran los sitios de suelos más profundos y topografías más planas y en el extremo más negativo los suelos menos profundos y con una mayor cobertura de roca (ver en el Capítulo 2 los detalles de las variables utilizadas y el gradiente descrito). Los factores fijos fueron el año de medición, el sitio altitudinal y el eje 1 del PCA (de ahora en más CP1). En todos los caracteres, se evaluaron la interacción altitud \times CP1 y año \times CP1 para conocer si el efecto del gradiente local era diferente en cada altitud o en cada año, pero no fueron significativas y por lo tanto se eliminaron de los modelos finales. Se utilizó como covariable la altura del individuo, para controlar el efecto que pudiera tener el tamaño de la planta en los caracteres (de todas formas, la selección de individuos se realizó dentro de rango de tamaños acotado, ver Capítulo 2). Esta

covariable se dejó siempre en el modelo, aunque no tuviera significancia. Se consideraron a los individuos donde se hicieron las mediciones los dos años como un factor aleatorio. Cuando no se cumplió con el supuesto de homocedasticidad se agregaron funciones de varianza para modelarla. En los casos donde se encontraron diferencias significativas se realizaron test *post hoc* (LSD Fisher, a un nivel de significación del 5%) para determinar cuáles poblaciones diferían significativamente entre sí.

Comparación de los Índices de Plasticidad de los caracteres funcionales

Como medida de los rangos fenotípicos de los caracteres funcionales de ambas especies se calcularon Índices de Plasticidad (IP, Valladares et al. 2006). Estos índices se determinaron para cada carácter y cada especie, teniendo en cuenta los valores de los individuos (y no los promedios poblacionales) ya que se consideró que de esta manera se refleja mejor la variabilidad total de las especies. El índice de plasticidad se calcula como la diferencia entre el valor máximo y el valor mínimo del carácter dividido el valor máximo (Valladares et al. 2006). Toma valores entre cero (no hay plasticidad) y uno (máxima plasticidad) y es una medida adimensional y relativa, permitiendo la comparación entre caracteres con unidades de medida y magnitudes muy diferentes. Entre las especies y para cada carácter por separado, se compararon: (1) el IP de cada carácter considerando toda la variabilidad, es decir, considerando todo el rango altitudinal y ambos años (en el caso del potencial hídrico foliar se consideró sólo la temporada en la que fue medido), (2) el IP de cada carácter considerando el rango altitudinal completo en cada año por separado y (3) en el gradiente local, tomando como réplica el IP correspondiente a cada sitio altitudinal y cada año ($n=8$ y $n=3$ para el potencial hídrico) y a partir de allí obteniendo un índice de plasticidad promedio (IP_{prom}) para cada carácter. Las comparaciones se hicieron sólo cualitativamente ya que la falta de réplicas para este índice impide la realización de test estadísticos.

Relación entre la variabilidad intraespecífica y la aptitud de las especies

- Variación de la aptitud en el gradiente altitudinal y el local

En una primera instancia se evaluaron los patrones de variación en la altitud y en el gradiente local de cada una de las medidas asociadas a la aptitud (i.e. crecimiento del tallo, peso de las semillas y porcentaje de germinación). Se utilizaron modelos lineales para cada variable y especie por separado. Para el **crecimiento interanual del tallo** se utilizó un modelo lineal, con el sitio altitudinal, el CP1 (el efecto del gradiente local como una variable continua) y el diámetro inicial como factores fijos. Se evaluaron las interacciones entre factores, pero al no ser significativas se excluyeron del modelo final. Como medida del crecimiento se utilizó para cada planta el promedio del crecimiento medido en dos tallos (ver Capítulo 2) y como medida del diámetro inicial se calculó un promedio del diámetro inicial de los dos tallos. Previo al cálculo del promedio del crecimiento, cuando el crecimiento de un tallo resultó negativo se lo llevó a cero ya que se consideró que de esa forma no se pierden datos que indican poco crecimiento. Esta variable fue transformada mediante la raíz cuadrada para cumplir con el supuesto de normalidad de los errores (ambas especies presentaron mayor cantidad de individuos con valores más bajos de crecimiento). Además, para comparar el crecimiento promedio entre las dos especies se realizaron pruebas t sobre la variable transformada con la raíz cuadrada. El **peso promedio de las semillas** se analizó con el sitio altitudinal, el año y su interacción y el CP1 como factores fijos. La altura de la planta se incluyó como una covariable y el individuo, de donde provienen las semillas de los dos años, como factor aleatorio. El **porcentaje de germinación** se analizó con un modelo binomial que incluyó a la altitud y al efecto del gradiente local y al peso promedio de las semillas puestas a germinar como covariable, todos como factores fijos. En el caso de *P. australis* fue necesario utilizar un modelo quassibinomial debido a la presencia de superdispersión (es decir, que la relación varianza-media es mayor a la esperada para el modelo binomial; Agresti 2003). En todos los análisis, cuando fue necesario, se realizaron test *post hoc* (LSD Fisher, a un nivel de significación del 5%) para determinar cuáles tratamientos diferían significativamente entre sí.

- Relación entre la variabilidad intraespecífica y las variables de aptitud

Para determinar si existe una relación entre la variación intraespecífica de los caracteres funcionales y la aptitud de las especies, se calcularon coeficientes de correlación lineal. Una evaluación rigurosa de la “plasticidad adaptativa” se describe en Richards et al. (2006) y excede los objetivos y metodologías de esta tesis. En este capítulo se utilizó, en cambio, la aproximación a través de correlaciones empleado por otros autores en estudios de carácter ecológico y donde se trabaja en la variabilidad a nivel de especie (PF en sentido laxo; ej. Funk 2008; Lázaro-Nogal et al. 2015). Este análisis se realizó considerando los individuos de cada especie a lo largo de todo el gradiente altitudinal. Se correlacionaron ocho caracteres funcionales (incluido el potencial hídrico mínimo foliar), de los dos años por separado, con las tres variables indicadoras de la performance de los individuos (el peso de las semillas se dividió por año). Se utilizaron coeficientes de Pearson para la raíz de crecimiento y los pesos de las semillas de 2011 y 2012 y coeficientes de Spearman para el porcentaje de germinación.

Todos los análisis estadísticos descriptos se realizaron utilizando el software estadístico Infostat versión 2017 (Di Rienzo et al. 2017a).

5.3. Resultados

5.3.1. Patrones de variación intraespecífica de los caracteres funcionales con la altitud y el gradiente local

Tanto a escala del gradiente altitudinal como en el gradiente edáfico local hubo variabilidad intraespecífica en ambas especies. Además, la mayoría de los caracteres también presentó una variación entre los años de medición (Tabla 5.1).

Polylepis australis

Polylepis australis presentó un efecto significativo del sitio altitudinal en todos sus caracteres a excepción de DL y CMSH (Tabla 5.1). La tendencia general fue a una disminución en los caracteres AF:AC, PAF, AF y CSA_t hacia los sitios altitudinales más elevados (Figura 5.1). Además, se detectó una variación entre años en todos los caracteres

funcionales (en interacción con la altitud o como factor principal), con excepción del carácter AF:AC (Tabla 5.1). El efecto de la altitud en el potencial hídrico foliar mínimo dependió de la profundidad del suelo donde estaba la planta (efecto significativo de la interacción altitud \times profundidad del suelo; $F=5,40$, $p=0,0232$; Fig. 5.2a). Para este carácter, las diferencias entre altitudes fueron poco marcadas: los sitios de los extremos (1500 vs 2050 m s.n.m.) no tuvieron diferencias entre ellos, mientras que el sitio intermedio tuvo el mayor y el menor potencial hídrico en suelo profundos y poco profundos, respectivamente, pero siempre similar a los extremos (Figura 5.2a). La tendencia general en cuanto a las *estrategias de uso de recursos* fue que al aumentar la altitud se presente una menor inversión en área foliar con relación a componentes estructurales, tanto a nivel de hoja (AF; AFE) como de brote (AF:AC, PAF), indicando que *P. australis* adquiere una estrategia más conservadora con la altitud. Sin embargo, en el año 2012, en comparación con 2011, los valores de los caracteres tendieron a parecerse más entre los sitios y las diferencias entre los extremos del gradiente se mantuvieron sólo en AF:AC, PAF y CSAAt haciendo que la relación con la altitud sea menos evidente. Además, la variación entre años fue más pronunciada en los sitios intermedios y menor en los extremos, siendo el sitio de mayor altitud (2050 m s.n.m.) el menos variable (Fig 5.1). La variación del primer al segundo año fue muy consistente entre los caracteres: menor PAF, AF, AFE y CSAAt y mayor DL y CMSH, indicando una estrategia más conservadora en el uso de recursos en 2012 en comparación con 2011. Por otra parte, la *estrategia de uso de agua* no estuvo tan claramente relacionada a la altitud, aunque la variación en los caracteres morfológicos, principalmente AF:AC, AF y CSAAt (Figura 5.1) sugieren una estrategia más segura en el transporte de agua (es decir, que se privilegia el transporte de agua aún a potenciales hídricos bajos a costa de un transporte menos eficiente, ver Capítulo 1) con el aumento de la altitud. Ni el potencial hídrico foliar ni DL fueron concluyentes en este sentido (Figura 5.1, Figura 5.2a). Entre años, la variación de esos caracteres (a excepción de Ψ_h que se midió sólo en 2012) indica un ajuste hacia una estrategia más segura en 2012 en comparación con 2011 (Figura 5.1).

Todos los caracteres presentaron variación significativa en el **gradiente local** (Tabla 5.1). AF:AC, PAF, AF, AFE y CSAAt aumentaron y DL y CMSH disminuyeron hacia los sectores del gradiente con suelos más profundos. El potencial hídrico foliar presentó diferencias sólo en el sitio a 1870 m s.n.m., siendo el potencial más negativo en los sectores

del gradiente con menor profundidad de suelo (Figura 5.2a). Estos patrones indican que la estrategia de uso de recursos fue más conservadora en los sectores del gradiente con suelos menos desarrollados y más adquisitiva en los sectores con mayor profundidad del suelo y menos cobertura de roca. En el mismo sentido, los tallos fueron de más seguros en el transporte de agua a más eficientes.

Cotoneaster franchetii

Cotoneaster franchetii presentó variación en respuesta a la altitud en los caracteres AF, AFE, DL, CSAt y CMSH, mientras que AF:AC, PAF y Ψ_h no presentaron variación con la altitud (Tabla 5.1). No se detectó un patrón claro de la variación de las estrategias de uso de recursos ni de agua con la altitud. Los patrones de cambio tendieron a ser más bien unimodales o poco variables con la altitud y las diferencias significativas se dieron más frecuentemente entre los sitios intermedios (Figura 5.3). En general, en el año 2011 los caracteres fueron más similares entre altitudes que en 2012 (al contrario que *P. australis*). Además, los sitios intermedios fueron los más variables entre años y el sitio más bajo (1270 m s.n.m.) presentó menor variación que el de mayor altitud en la distribución de *C. franchetii* (Figura 5.3). Entre años, hubo una disminución significativa de los valores de AF:AC, PAF, AF, AFE y CSAt y un aumento de DL y CMSH. Al igual que *P. australis*, la tendencia promedio fue hacia una estrategia funcional más conservadora en el uso de recursos y más segura en el transporte de agua en el año 2012 en comparación con 2011 (Figura 5.3).

En el gradiente local sólo hubo una variación significativa de la DL y marginalmente significativo de AF:AC y PAF (Tabla 5.1). El potencial hídrico foliar tampoco presentó un efecto significativo de la profundidad del suelo (i.e. del gradiente local), aunque si se observa una tendencia a presentar menores valores de potencial hídrico foliar mínimo en suelos poco profundos en comparación con suelos profundos (Figura 5.2b). A esta escala tampoco hubo una tendencia clara de cambio de la estrategia de uso de recursos. El patrón de aumento de AF:AC, PAF y el Ψ_h junto con la disminución de la DL hacia suelos más profundos y menos rocosos, sugieren una estrategia más eficiente en el transporte de agua hacia los sectores del gradiente con mejor desarrollo del suelo, al igual que ocurre la nativa *P. australis*.

Tabla 5.1. Valores del estadístico *F* y el *p*-valor asociado para cada uno de los factores fijos utilizados en el análisis de la variabilidad intraespecífica en caracteres funcionales de ambas especies en una transecta altitudinal y un gradiente edáfico local (no se reportan los valores para la covariable altura del individuo). En negrita se resaltan los efectos significativos ($p < 0,05$). CP1 representa el gradiente edáfico asociado a la topografía local: valores mayores del CP1 corresponden a suelos más profundos. “Coef. Reg.” indica el signo de la pendiente para esa variable.

ESPECIE	CARACTER	AÑO		ALTITUD		AÑO×ALTITUD		CP 1		Coef. Reg.
		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	
<i>P. australis</i>	AF:AC	1,63	0,2056	7,13	0,0003	1,28	0,2875	5,79	0,0186	+
	PAF	23,96	<0,0001	6,30	0,0007	5,38	0,0021	19,50	<0,0001	+
	AF	12,86	0,0006	1,81	0,1524	10,58	<0,0001	12,47	0,0007	+
	AFE	87,88	<0,0001	3,27	0,0259	17,29	<0,0001	4,34	0,0407	+
	DL	13,70	0,0004	0,19	0,9032	0,57	0,6391	4,50	0,0372	-
	CSAt	2,16	0,1460	2,66	0,0547	9,66	<0,0001	4,75	0,0325	+
	CMSH	14,51	0,0003	1,57	0,2042	1,14	0,3382	8,67	0,0043	-
<i>C. franchetii</i>	AF/AC	83,48	<0,0001	0,21	0,8925	0,84	0,4741	3,90	0,0520	+
	PAF	132,87	<0,0001	2,02	0,1190	1,16	0,3326	3,51	0,0651	+
	AF	30,04	<0,0001	9,30	<0,0001	2,60	0,0581	2,47	0,1205	
	AFE	105,14	<0,0001	6,29	0,0007	6,00	0,0010	1,78	0,1864	
	DL	59,02	<0,0001	4,92	0,0036	8,58	0,0001	4,00	0,0492	-
	CSAt	15,76	0,0002	10,00	<0,0001	10,85	<0,0001	2,94	0,0906	
	CMSH	4,28	0,0421	1,61	0,1947	5,51	0,0018	1,17	0,2832	

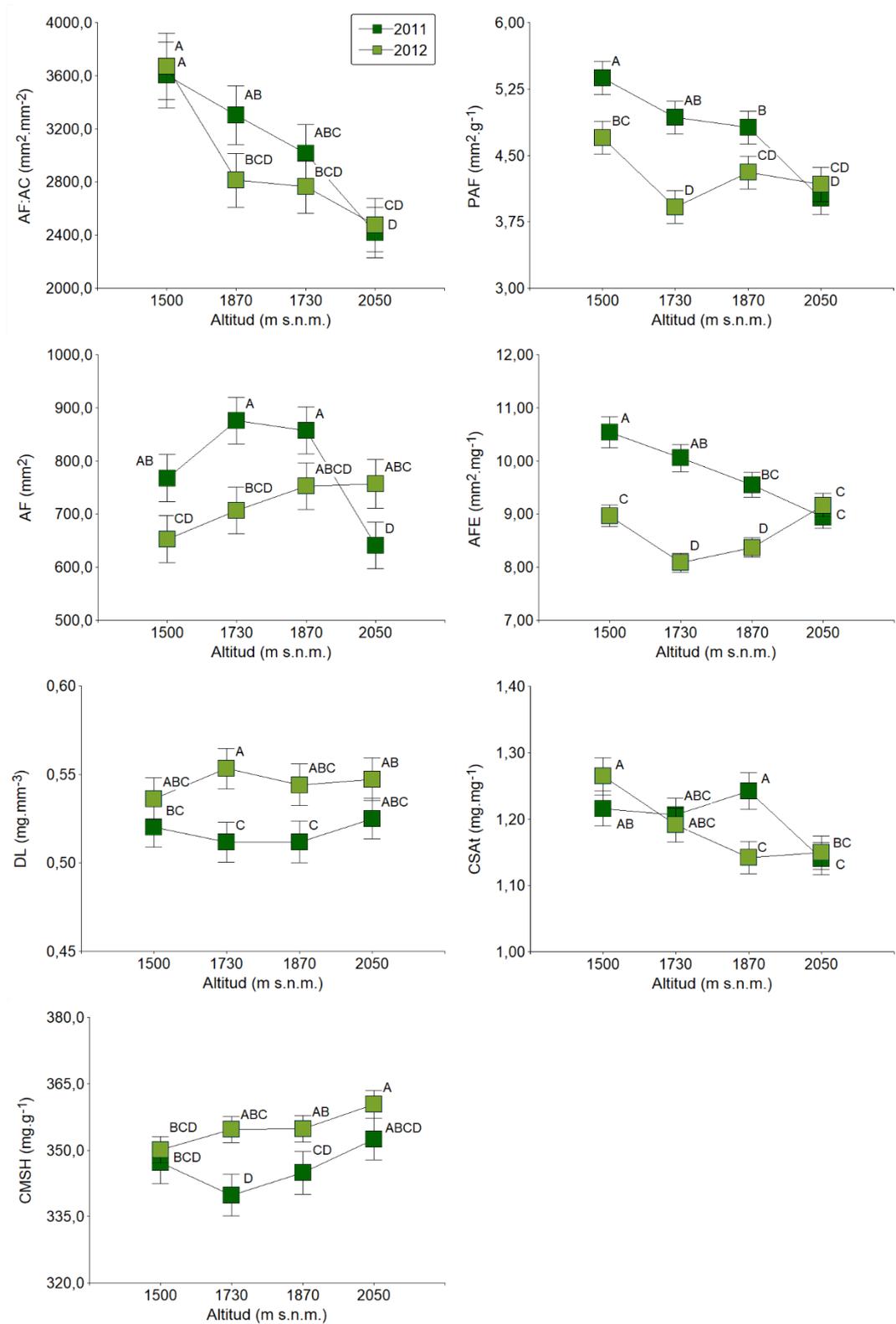


Figura 5.1. Media estimada \pm e.e. de siete caracteres funcionales medidos en cuatro poblaciones altitudinales de la leñosa nativa *P. australis* en los años 2011 y 2012. Medias que no comparten letras son significativamente distintas (LSD-Fisher, $p < 0,05$). AF:AC, relación área foliar-área de conducción; PAF, proporción de área foliar; AF, área foliar; AFE, área foliar específica; DL, densidad de leño; CSAt, contenido saturado de agua del tallo; CMSH, contenido de materia seca de la hoja (ver Tabla 2.4).

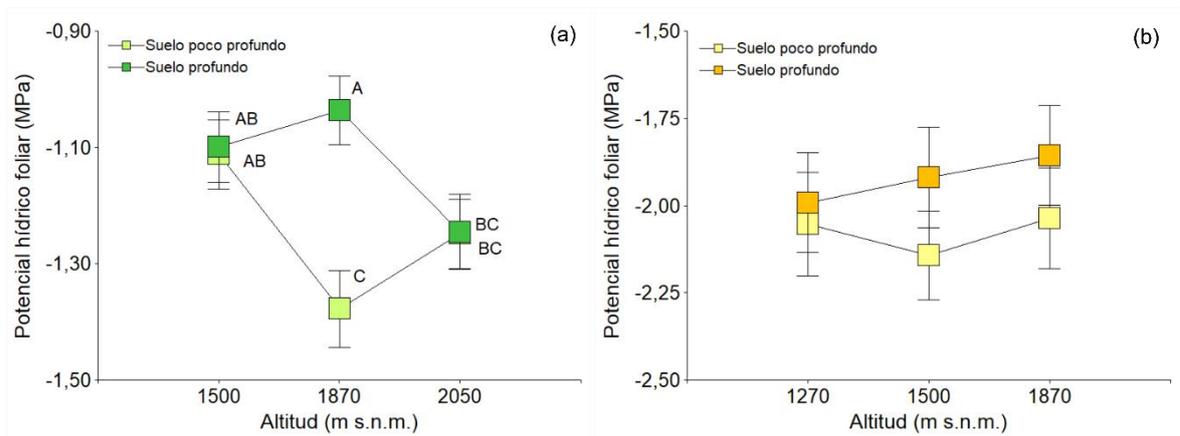


Figura 5.2. Potencial hídrico foliar mínimo medio (MPa) \pm e.e. en medido en tres altitudes y en suelos poco profundos (<25 cm) y suelos profundos (>25 cm) en las dos especies de estudio. (a) La leñosa nativa *P. australis* y (b) la leñosa invasora *C. franchetii*. Medias que no comparten letras son significativamente distintas (LSD-Fisher, $p < 0,05$). En *C. franchetii* no se presentaron efectos significativos ni de la altitud ni de la profundidad del suelo (ver texto principal).

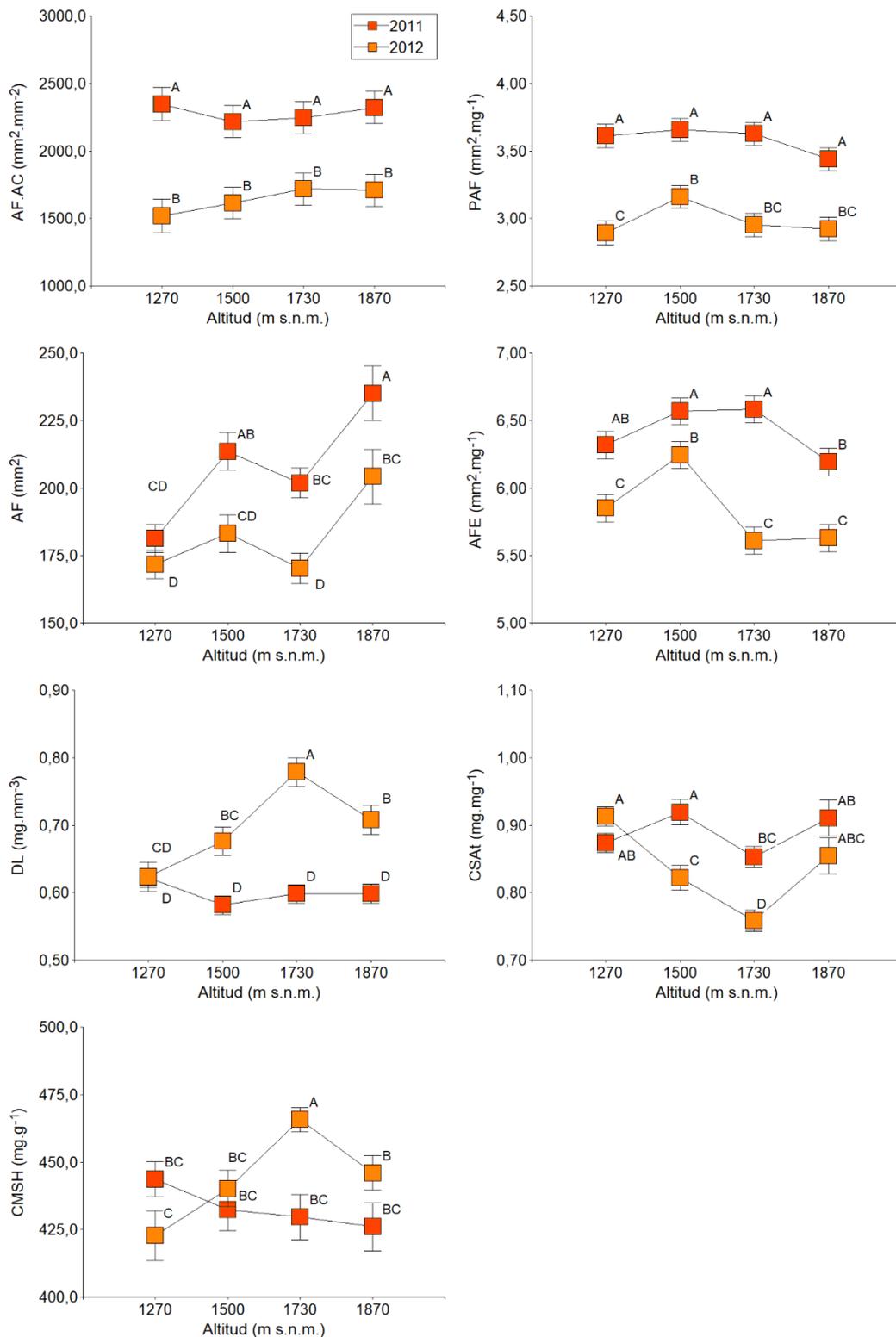


Figura 5.3. Media estimada \pm e.e. de siete caracteres funcionales medidos en cuatro poblaciones altitudinales de la leñosa invasora *C. franchetii* en los años 2011 y 2012. Medias que no comparten letras son significativamente distintas (LSD-Fisher, $p < 0,05$). AF:AC, relación área foliar-área de conducción; PAF, proporción de área foliar; AF, área foliar; AFE, área foliar específica; DL, densidad de leño; CSAt, contenido saturado de agua del tallo; CMSH, contenido de materia seca de la hoja (ver Tabla 2.4).

5.3.2 Comparación de los Índices de Plasticidad de los caracteres funcionales

El patrón de variación de los IP de los caracteres fue muy similar en ambas especies y a las diversas escalas (Figura 5.4). Los caracteres con mayor rango fenotípico fueron prácticamente los mismos para las dos especies. El área foliar y caracteres vinculado a ella, como AF:AC, PAF y AFE, así como el Ψ_h tuvieron niveles elevados de variabilidad en comparación con los caracteres de leño DL, CSAt y en especial con el CMSH, que fue el carácter menos variable (Figura 5.4). Cuando se comparan las especies, *P. australis* fue más variable que *C. franchetii* en los caracteres con elevado IP (AF:AC, PAF, AF, AFE y Ψ_h). Al contrario, *C. franchetii* presentó mayor variabilidad que *P. australis* en los caracteres menos variables (DL, CSAt y CMSH). En líneas generales, estos patrones se repitieron cuando se calculan los IP separando por año y también cuando se calculan a partir de las medias para cada sitio en vez de a nivel de individuo (Figura 5.4., Apéndice 5.1). Cuando los IP en la altitud se separan por año, además, se observa un aumento en los índices en la invasora *C. franchetii* en 2012, llegando a alcanzar los rangos de *P. australis* en caracteres como AF:AC, PAF, AF y AFE (es decir, las diferencias en los IP entre especies en esos caracteres se hacen menores o desaparecen, Figura 5.4). A escala local, el IP del potencial hídrico es mayor en *C. franchetii* que en *P. australis* (Figura 5.4).

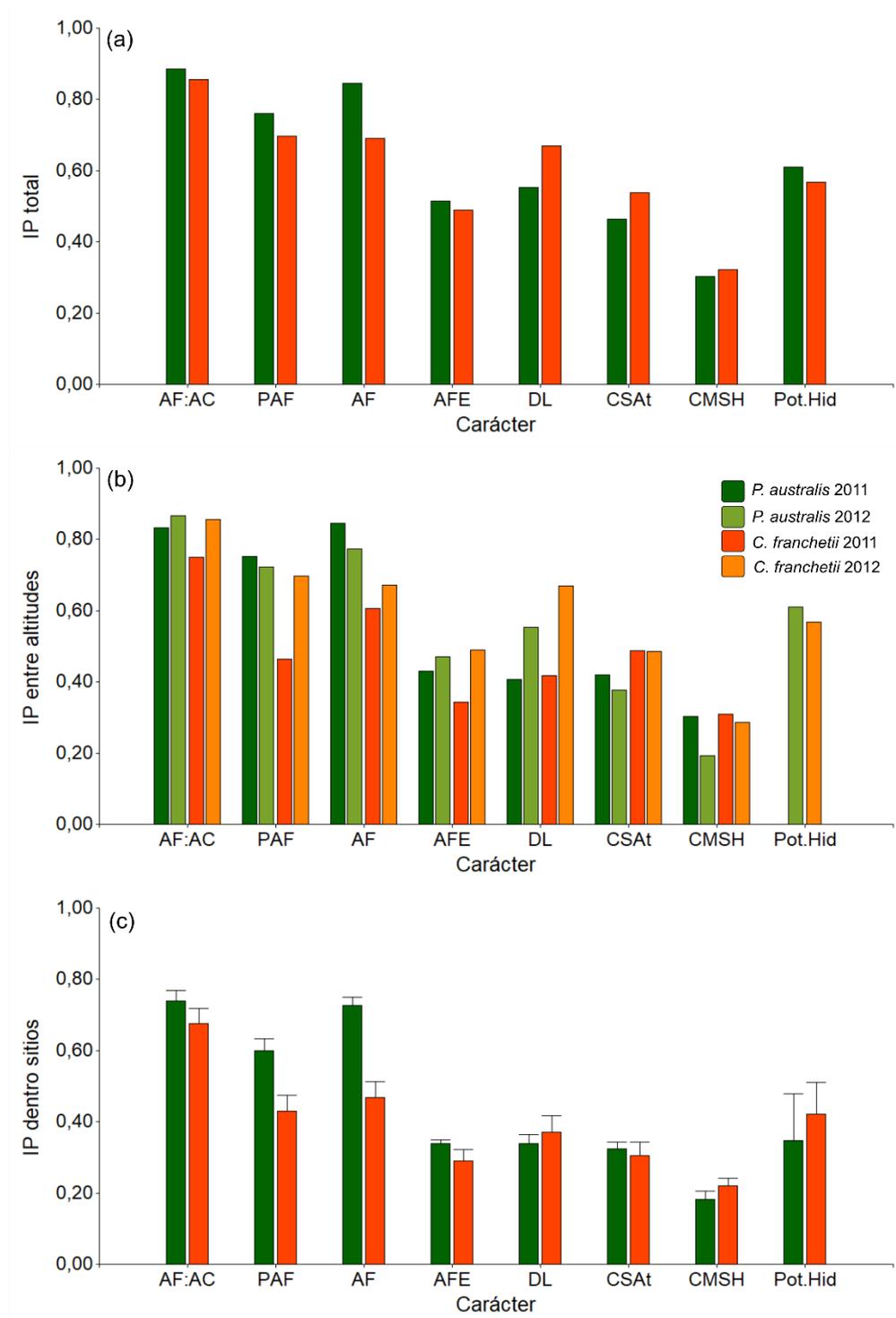


Figura 5.4. Índices de Plasticidad (IP) para los ocho caracteres funcionales medidos en las especies *Polylepis australis* (verde) y *Cotoneaster franchetii* (naranja) obtenidos a partir de los valores de los individuos. Se comparan los IP (a) considerando los rangos altitudinales completos de cada especie y ambos años de medición; (b) considerando los rangos altitudinales completos de cada especie en cada año de medición por separado; y (c) dentro de los sitios considerando ambos años (ver texto). AF:AC, relación área foliar-área de conducción; PAF, proporción de área foliar; AF, área foliar; AFE, área foliar específica; DL, densidad de leño; CSAt, contenido saturado de agua del tallo; CMSH, contenido de materia seca de la hoja; Pot.Hid, potencial hídrico foliar mínimo (ver Tabla 2.4).

5.3.3. Relación entre la variabilidad intraespecífica y la aptitud de las especies

Variación de la aptitud en el gradiente altitudinal y el local

El **crecimiento interanual del tallo** en *P. australis* disminuyó con el aumento de la altitud, siendo significativamente menor en el sitio de mayor altitud ($F=3,32$; $p=0,0243$; Figura 5.5). Entre los 1500 y 1870 m s.n.m. el crecimiento fue en promedio de aproximadamente 10%, mientras que a 2050 m s.n.m. fue de 6.5% aproximadamente (Figura 5.5). Además, hubo una relación significativa y positiva entre el crecimiento y el gradiente local ($F=13,15$; $p=0,0005$, $\beta=0,0245$). Es decir que *P. australis* creció en mayor porcentaje hacia suelos más profundos, en todas las altitudes. Al contrario, el crecimiento de *C. franchetii* aumentó de manera lineal y gradual con la altitud ($F=3,24$, $p=0,027$; Figura 5.5). El gradiente local también tuvo un efecto significativo y positivo en el porcentaje de crecimiento de *C. franchetii* ($F=4,66$, $p=0,0341$, $\beta=0,1642$), siendo mayor hacia suelos más profundos y menos rocosos. Finalmente, la diferencia en el crecimiento de ambas especies fue marginalmente significativo ($T=1,88$, $p=0,0616$), siendo mayor en *C. franchetii* (aproximadamente, 12,0%) que en *P. australis* (aproximadamente, 9,4%). Notar que se reportan las medias del crecimiento en porcentaje y que la prueba estadística se realizó con la variable transformada (raíz cuadrada).

El **peso promedio de semillas** de *P. australis* no presentó una asociación significativa con el sitio altitudinal. Sin embargo, se observó una tendencia a que el peso de las semillas aumente con la altitud. Cuando se comparó el peso de semillas de plantas provenientes del sitio de mayor altitud con las de menor altitud, se confirmó la tendencia (promediando ambos años; $F=5,24$, $p=0,0238$). Entre años, en promedio, las semillas de 2012 fueron más pesadas que las de 2011 y en todos los sitios la magnitud del cambio fue similar (efecto significativo del año, $F=31,79$; $p<0,0001$; Figura 5.5). Finalmente, el peso de las semillas cambió a lo largo del gradiente local ($F=6,22$, $p=0,0151$, $\beta= 3,00e-04$) siendo que individuos en suelos más profundos tuvieron semillas más pesadas en todas las altitudes. En *Cotoneaster franchetii* el efecto de la altitud en el peso de las semillas dependió del año de medición (efecto significativo de la interacción altitud \times año en el peso de sus semillas; $F=12,70$, $p<0,0001$). La tendencia fue a un aumento en el peso de las semillas con la altitud (Figura 5.5). Entre años, se presentaron diferencias en los sitios intermedios mientras que los extremos mantuvieron el peso promedio de las semillas

(Figura 5.5). En esta especie no hubo cambio significativo del peso de las semillas en el gradiente local ($F=0,43$, $p=0,5141$).

En cuanto al **porcentaje de germinación**, *P. australis* no presentó efecto significativo ni de la altitud ni del gradiente local. La tendencia fue a un aumento de la germinación hacia los sitios más elevados, desde aproximadamente un 4% hasta un 23% (Figura 5.5), y una disminución hacia los sitios con suelos más profundos. Cabe aclarar, que la presencia de superdispersión para la germinación en *P. australis* hace difícil detectar diferencias significativas. Cuando se modeló la raíz cuadrada de esta variable para conseguir una distribución normal, *P. australis* presentó un aumento significativo de la germinación con la altitud ($F=3,50$, $p=0,0268$) y marginalmente significativo y negativo del gradiente local ($F=3,81$, $p=0,0599$, $\beta= -0,4065$; ver modelo completo y comparación de medias en Apéndice 5.2), indicando mayor germinación en plantas provenientes de suelos con más roca y menos profundos. En cuanto a *C. franchetii*, hubo un efecto significativo del sitio altitudinal ($F=3,72$, $p=0,0211$), pero no estaría relacionado directamente al gradiente altitudinal: las semillas del sitio a 1500 m.s.n.m. germinaron menos que las semillas del resto de las altitudes. Entre los sitios el porcentaje de germinación varió entre un 29 % hasta un 49 % de germinación aproximadamente (Figura 5.5). En esta especie no hubo efecto del gradiente local. Finalmente, la germinación promedio de *C. franchetii* (39,8%) fue mayor que la de *P. australis* (14,1 %).

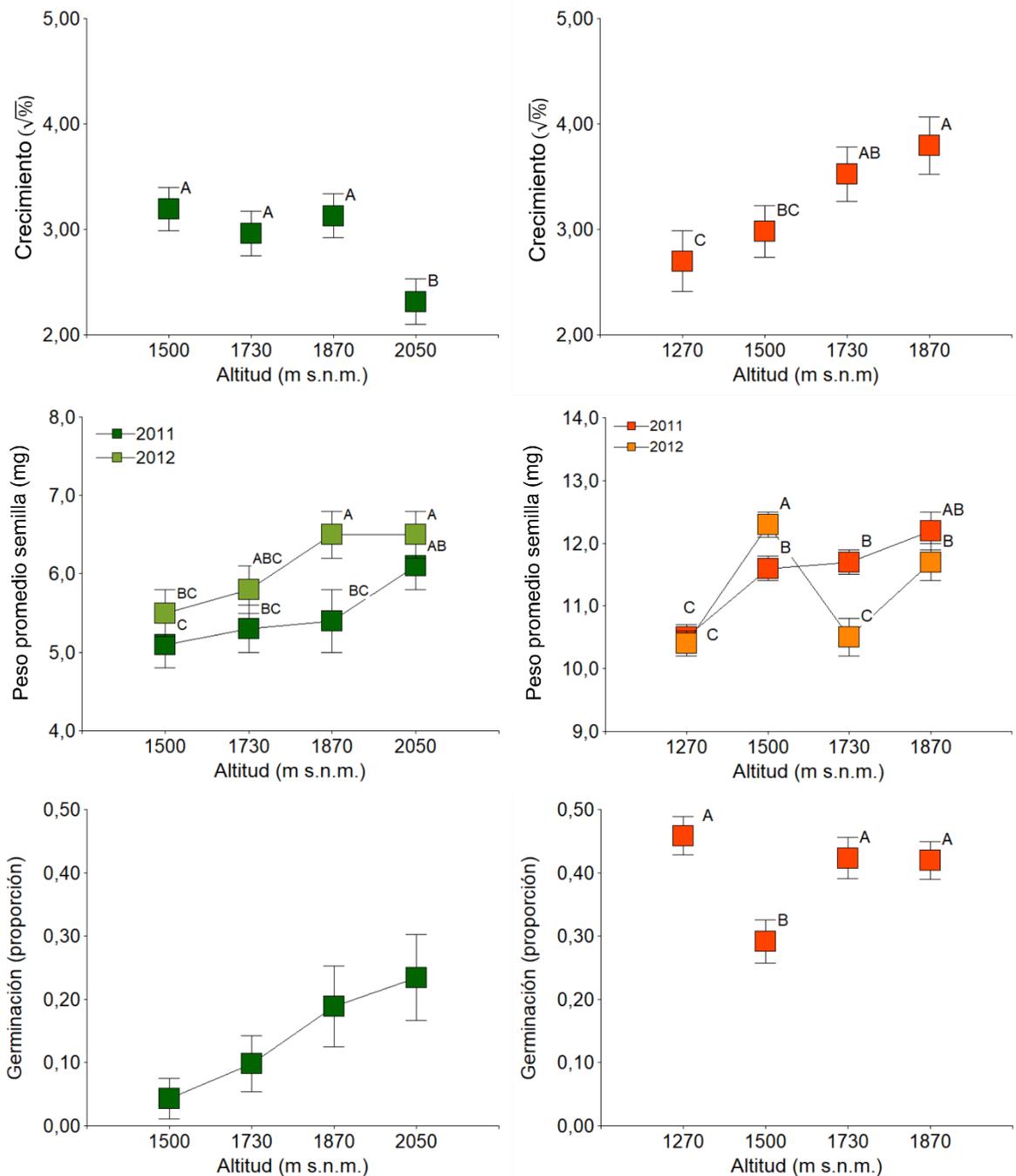


Figura 5.5. Media estimada \pm e.e. de las variables indicadoras de la aptitud de las especies nativa *P. australis* (verde) y exótica *C. franchetii* (naranja) medidas en cuatro poblaciones altitudinales. En la primera (desde arriba) fila se grafica la raíz del crecimiento interanual del diámetro del tallo, en la segunda fila el peso promedio de las semillas en dos años consecutivos y en la tercera fila la proporción de semillas germinadas. Medias que no comparten letras dentro de cada especie son significativamente distintas (LSD-Fisher, $p < 0,05$). Ver texto para detalles del diseño y el análisis de datos.

Relación entre la variabilidad y aptitud de las especies

Ambas especies presentaron una serie de relaciones entre los valores de los caracteres funcionales y las variables indicadoras de la aptitud. Es decir que individuos con diferentes valores en sus atributos funcionales tuvieron distintos desempeños en sus ambientes. Los caracteres de hoja y derivados (como AF:AC y PAF) fueron los que más cantidad de asociaciones significativas presentaron en ambas especies (Tablas 5.2 y 5.3). Estos caracteres fueron los que presentaron mayor variabilidad en ambas especies (ver índices de plasticidad, Figura 5.4). Los caracteres de leño y el CMSH, los cuales fueron los menos variables, presentaron menos cantidad de correlaciones significativas (Tablas 5.2, 5.3 y Figura 5.4). Por otra parte, en general, las correlaciones fueron de coeficientes bajos, indicando que, aún en las asociaciones significativas, existe mucha variabilidad debida a otros factores.

La nativa *P. australis* presentó un mayor número de correlaciones que la invasora *C. franchetii* (Tablas 5.2 y 5.3). En líneas generales, en *P. australis* hubo más asociaciones de los caracteres con el **crecimiento**. Individuos con características más adquisitivas, tuvieron mayor crecimiento, mientras que individuos con características más conservativas (o intermedias) produjeron semillas más pesadas y con mayor potencial de germinación. Específicamente, el crecimiento interanual del tallo fue la variable que más asociaciones significativas presentó con los caracteres funcionales de esta especie. A su vez, el crecimiento interanual del tallo (correspondiente a la temporada de crecimiento 2011-2012) estuvo mejor explicado por los atributos del año 2012. Las correlaciones significativas fueron principalmente con caracteres foliares, incluido el potencial hídrico foliar (Tabla 5.2). El **peso de las semillas de 2011** estuvo más asociado a los atributos funcionales de ese año (fue mayor en individuos con menor AFE y mayor densidad de leño en 2011) mientras que el peso de las semillas de 2012, sólo se asoció con caracteres de 2012 (fue mayor en individuos con mayor AF y menor AF:AC). El **porcentaje de germinación** fue mayor en plantas con menos PAF y menos AFE en 2011 y menor AF:AC en 2012. Cabe destacar, que algunas asociaciones tuvieron forma cuadrática. Cuando la correlación lineal no fue significativa y una evaluación gráfica indicó la posibilidad de la relación tipo unimodal, se realizaron regresiones cuadráticas para corroborarlas (Tabla 5.2).

En *C. franchetii* hubo un mayor número de asociaciones significativas de los caracteres con el peso de las semillas y la germinación, es decir, a características reproductivas (Tabla 5.3). En esta especie, las correlaciones indican que los individuos con caracteres vinculados a la adquisición rápida de los recursos fueron los que crecieron más y tuvieron semillas más pesadas. Sin embargo, en el caso de la germinación, las asociaciones sugieren que individuos más conservadores en 2011 produjeron semillas más viables, al igual que en *P. australis*. Específicamente, la invasora *C. franchetii* presentó pocas correlaciones con el **crecimiento**: AF de 2011 se relacionó de manera positiva y DL de manera negativa (consistente con lo esperado para plantas más adquisitivas; Tabla 5.3). El **peso de semillas** en ambos años fue la variable de aptitud que más asociaciones presentó. El peso de las semillas de 2011 se relacionó de manera positiva con los caracteres foliares AF y AF:AC en ambos años y también con PAF en 2012. El peso de 2012 se relacionó con los caracteres AF:AC, PAF, AF y AFE medidos en esa temporada (Tabla 5.3). Finalmente, el **porcentaje de germinación** se asoció con caracteres de tallo medidos en 2011: positiva con DL y negativa con CSA_t indicando que plantas con estrategia de transporte más segura fueron más eficientes en producir semillas viables en la temporada siguiente. Además, individuos con menor valor de AF:AC y CMSH en 2012 también tuvieron mayor germinación (Tabla 5.3). El potencial hídrico no presentó asociaciones significativas con ninguna de las variables de aptitud (Tabla 5.3). A diferencia de *P. australis*, *C. franchetii* prácticamente no presentó asociaciones cuadráticas.

Tabla 5.2. Coeficientes de correlación entre los caracteres funcionales y cuatro medidas de aptitud de los individuos de la nativa *P. australis* en el gradiente altitudinal. Para la raíz cuadrada del crecimiento y los pesos de las semillas de 2011 y 2012, se reportan los coeficientes de Pearson, para el porcentaje de germinación se reportan coeficientes de Spearman. Los símbolos \cap y \cup indican relaciones cuadráticas positivas y negativas, respectivamente.

	Caracteres	Crecimiento (raíz)	Peso Semillas 2011	Peso Semillas 2012	Germinación (%)
2011	AF/AC		\cap		
	PAF	0,2498*	\cap		-0,3747*
	AF	0,327**			
	AFE		-0,3176*		-0,323†
	DL		0,1707*		
	CSAt				
	CMSH				\cup
2012	AF/AC	0,2072†	\cap	-0,2646**	-0,3138†
	PAF	0,2761*	\cap	\cap	
	AF	0,4076***		0,3147**	
	AFE				
	DL				
	CSAt				
	CMSH	-0,3351**			
Potencial Hídrico	0,4746*	\cap			

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; † marginal ($p < 0,06$)

Tabla 5.3. Coeficientes de correlación entre los caracteres funcionales y cuatro medidas de aptitud de los individuos de la invasora *C. franchetii* en el gradiente altitudinal. Para la raíz cuadrada del crecimiento y los pesos de las semillas de 2011 y 2012, se reportan los coeficientes de Pearson, para el porcentaje de germinación se reportan coeficientes de Spearman. Los símbolos \cap y \cup indican relaciones cuadráticas positivas y negativas, respectivamente. CSAt y CMSH fueron significativos cuando usamos un modelo binomial para evaluar su relación con la germinación (coeficientes en cursiva).

	Caracteres	Crecimiento (raíz)	Peso Semillas 2011	Peso Semillas 2012	Germinación (%)
2011	AF/AC		0,2574*		
	PAF				
	AF	0,2835*	0,5284***	0,3785**	
	AFE				
	DL	-0,2666*			<i>2,5604**</i>
	CSAt				<i>-2,1678*</i>
	CMSH		\cup		
2012	AF/AC		0,4051***	0,2638*	-0,324*
	PAF		0,2301†	0,3029*	
	AF		0,3508**	0,2593*	
	AFE			0,2417†	
	DL				
	CSAt				
	CMSH				-0,3138†
Potencial Hídrico					

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; † marginal ($p < 0,06$)

5.4. Discusión

¿Cuáles son los patrones de cambio de las estrategias funcionales en la especie nativa y en la invasora en la altitud y en el gradiente local?

Las dos especies de estudio presentaron variabilidad intraespecífica en los caracteres funcionales; sin embargo, presentaron diferencias en su respuesta a la altitud y el gradiente edáfico local. La nativa *Polylepis australis* tuvo una variación intraespecífica asociada a los gradientes altitudinal y edáfico local indicando un ajuste preciso de esta especie tanto en la altitud como en la heterogeneidad de cada sitio y confirmando la fuerte influencia del ambiente en la variabilidad de los caracteres funcionales de la especie. Al contrario, si bien *C. franchetii* presentó variabilidad en sus caracteres, en general, los patrones de variación no estuvieron claramente asociados con los gradientes ambientales medidos, sugiriendo que el proceso de invasión no depende directamente del ajuste de estos caracteres.

La estrategia de uso de recursos de *Polylepis australis* coincidió con lo esperado para para los patrones de variabilidad intraespecífica, es decir, presentó características más conservativas con el aumento de altitud. Particularmente, en el sitio de mayor altitud esa estrategia tampoco se modificó entre años, sugiriendo condiciones ambientales más restrictivas y que probablemente enmascaren las variaciones interanuales. En cuanto a la estrategia de uso del agua, la hipótesis planteada para la altitud no se cumplió (una estrategia más eficiente en el uso del agua con la altitud, ver Introducción del capítulo) y, en cambio, *P. australis* no presentó un patrón concluyente en los caracteres vinculados a esa estrategia. Por un lado, algunos de los caracteres morfológicos vinculados al uso del agua (AF:AC, AF y CSA_t) sugieren, al contrario de lo esperado, una estrategia más segura con el aumento de la altitud. El potencial hídrico foliar y DL, en cambio, se mantuvieron más o menos constantes en la altitud. Una estrategia más segura con el aumento de la altitud podría deberse a un congelamiento frecuente del suelo (de hecho, no hay meses libres de helada a esa altitud; Cabido et al. 1987; Cingolani et al. 2003) y, por lo tanto, que el agua no esté disponible para las plantas. Por otro lado, podría ser consecuencia de una respuesta integral de la planta a las condiciones ambientales, donde la modificación de caracteres en respuesta a la disminución de la temperatura traiga como consecuencia una limitación en la adquisición eficiente del agua. Por ejemplo, es conocido que adaptaciones

del tallo frente al frío son similares a adaptaciones a la sequía (en ambos casos para prevenir la cavitación de los conductos del xilema; Lambers et al. 2008; Körner 2016). En el gradiente local, *P. australis* se comportó según lo esperado, es decir, presentó una estrategia de uso de recursos más adquisitiva hacia sitios con más profundidad de suelo y menos roca. En cuanto al uso del agua a esta escala, la evidencia sugiere, también, un cambio hacia una estrategia de transporte más eficiente, aunque el potencial hídrico fue concluyente sólo para el sitio a 1870 m s.n.m. Los patrones observados en *P. australis* coinciden con numerosos estudios que describen la variación de los caracteres funcionales de las especies con la altitud, incluyendo una diversidad de biomas y formas de vida (Körner et al. 1989; Körner 2003, 2016; Read et al. 2014). Sin embargo, la mayoría de esos estudios lo hacen a nivel interespecífico, haciendo hincapié en el recambio de especies y en las medias específicas (ej. Hernández-Calderón et al. 2014 en una selva tropical seca; Craine y Lee 2003 en clima templado húmedo; van de Weg et al. 2009 en bosques de montaña tropicales, entre otros). Los patrones de variación intraespecífica en *P. australis* refuerzan la idea de que los filtros ambientales actúan a nivel de individuos y no de especies, tal como vienen proponiendo algunos autores que han estudiado y cuantificado la importancia de la variabilidad intraespecífica en distintos procesos ecológicos (Albert et al. 2011; Violle et al. 2012; Siefert 2012; Sides et al. 2014). Asimismo es consistente con una serie de trabajos que han evaluado la importancia de la variación intraespecífica en la adaptación a la altitud en relación con la variabilidad entre especies (Hulshof et al. 2013; Read et al. 2014; Lajoie y Velland 2015; Pescador et al. 2015) y que han sugerido que, si bien en general la variación intraespecífica es menor que la dada entre especies, tendría igualmente un impacto en el ensamble de comunidades y potencialmente en la respuesta de las especies de montaña al cambio climático.

Al contrario que *P. australis*, la invasora *Cotoneaster franchetii* no presentó un patrón de variación intraespecífica claro con la altitud (ni lineal ni unimodal) en sus estrategias funcionales. La variación (y falta de variación) de los caracteres medidos hacen difícil identificar un patrón de cambio de las estrategias en la altitud. Además, las poblaciones en los extremos del rango ocupado por *C. franchetii* tampoco mostraron diferencias consistentes entre ellas, indicando una diferenciación pobre aún entre los extremos del gradiente. De todas formas, los patrones de *P. australis* indicaron que a partir

de los 2000 m s.n.m. las condiciones climáticas serían las más severas, por lo cual sería necesario evaluar en ese contexto la respuesta de *C. franchetii*. En el gradiente edáfico local la variación de los caracteres sugiere que *C. franchetii* tiene tallos más eficientes a medida que aumenta el desarrollo del suelo. Aun así, las asociaciones significativas fueron pocas y marginales (valores cercanos al 0.05, Tabla 5.1) sugiriendo que, al igual que con la altitud, también hay una falta de respuesta al gradiente local, al menos en comparación con los patrones observados en la nativa *P. australis*. La falta de patrones en las estrategias funcionales en la invasora podría significar, por un lado, que los caracteres medidos no influyen en el desempeño de la especie en los gradientes de interés, sino que responden a otras variables ambientales no medidas (es decir, que se trate de caracteres focales poco informativos). Es importante mencionar aquí que el patrón de correlaciones de los caracteres entre los individuos es muy similar para las dos especies (ver PCAs en Apéndice 5.3) y según lo descrito en la literatura sobre los ejes de variación funcional (ej. Díaz et al. 2004, 2016). De ahí que la diferencia principal entre las especies radica en su asociación con la altitud y con el gradiente edáfico local y no a diferencias en los compromisos morfo-funcionales que configuran las estrategias de ambas especies. Por otra parte, es posible que no haya transcurrido tiempo suficiente para que la especie invasora desarrolle algún tipo de adaptación local. La idea de una especialización funcional con la altitud se sustenta en el amplio registro de convergencia funcional en sistemas de montañas entre especies pertenecientes, incluso, a diferentes formas de vida y en una diversidad de biomas (Körner 2003, 2016; Read et al. 2014, otros). Además, se ha registrado que *C. franchetii* presenta una elevada diversidad genética en el área de estudio (Lett et al. 2015), por lo cual tendría el potencial de desarrollar esa adaptación local en la altitud. De todas maneras, los resultados de este capítulo y del capítulo anterior (Capítulo 4) indican que la especie invasora tiene una amplia tolerancia ambiental y que podría acomodarse a diferentes gradientes sin mostrar variaciones morfo-funcionales. Cualquiera sea el mecanismo que explique los resultados descriptos, la dispersión y establecimiento parecen no estar limitados por las estrategias evaluadas. En este contexto, la baja abundancia de *C. franchetii* después de los 2000 m s.n.m. indicaría, simplemente, que aún no ha transcurrido el tiempo suficiente para que la especie se disperse hasta allí, tal como se sugirió en estudios previos (Giorgis et al. 2011, 2016) y en el Capítulo 3 de esta Tesis.

Finalmente, se debe destacar la importante variación que hubo entre años en los caracteres funcionales. En ambas especies, hubo una tendencia consistente a adquirir una estrategia más conservadora en el uso de recursos y más segura en el transporte de agua en la medición correspondiente a la temporada de crecimiento 2011-2012. Los datos climatológicos indican que en la temporada 2010-2011, es decir el año climático previo a la medición de esos caracteres (Apéndice 4.1), la precipitación fue notablemente menor que el promedio en todo el rango altitudinal (de hecho, fue en promedio el año de menor precipitación para la serie 1993-2012; Colladon 2014, Capítulo 2). Además, los registros de temperatura indican que tanto la temperatura media, como la del mes más frío y la del mes más cálido fueron menores que los promedios, también en todo el rango altitudinal (datos provistos por CIRSA-INA; Colladon 2004; Capítulo 2). La temporada climática 2009-2010, que bajo este escenario tendría mayor influencia en los caracteres medidos en 2010-2011, fue, en cambio, climáticamente más similar al promedio. Estas condiciones climáticas podrían explicar la variación interanual encontrada en las dos especies. Asimismo, los resultados indican la importancia de la heterogeneidad temporal en la variabilidad intraespecífica de estrategias funcionales. De hecho, la variación climática interanual, quizás en un año particularmente extremo, enmascaró los patrones altitudinales de *P. australis* y tuvo mayor efecto en los caracteres que la variación altitudinal en *C. franchetii*. Muchos autores han mencionado la importancia de considerar la variabilidad intraespecífica en los procesos ecológicos (ej. Jung et al. 2010; Siefert 2012; Violle et al. 2012). Sin embargo, si bien la heterogeneidad temporal ha sido propuesta como un mecanismo que promueve la variabilidad dentro de las especies (Alpert y Simms 2002; Albert et al 2011; Violle et al. 2012), continúa siendo un tópico prácticamente no explorado. Por último, la variación entre años estuvo dada nivel de individuos (notar que en ambos años se midieron los mismos individuos), sugiriendo que la plasticidad fenotípica cumple un rol preponderante en las respuestas a la variación interanual en las condiciones climáticas.

¿Tiene la invasora un mayor rango fenotípico que la nativa?

El análisis de los Índices de Plasticidad indicó que no se cumplió la hipótesis esperada, es decir, la especie invasora no mostró mayor variabilidad intraespecífica que la

especie nativa *P. australis*. A pesar de la elevada heterogeneidad ambiental en el sistema de estudio, la invasividad de *C. franchetii* no estaría dada por una mayor variabilidad en comparación con la nativa *P. australis* en los caracteres evaluados. Los IP de ambas especies fueron mayores para los caracteres de asignación de recursos entre tallo y hoja y los foliares y menor en los caracteres de leño y particularmente el CMSH. En general los índices fueron similares, aunque *P. australis* mostró mayor valor para el grupo de caracteres más variable y *C. franchetii* lo hizo para el grupo de caracteres menos variable (leño y CMSH). Estos patrones fueron los mismos para los índices considerando todo el rango altitudinal y a nivel de cada sitio. La falta de pruebas estadísticas impide tener mayor certeza sobre los patrones, pero con estos datos la tendencia indica que la variabilidad entre las especies fue igual o menor para la invasora. En el caso de *P. australis*, la variabilidad dentro de la especie puede interpretarse como un “ajuste” a los gradientes ambientales dados por la altitud y las condiciones heterogéneas dentro de cada sitio (dados los patrones descritos en el apartado anterior). Al contrario, *C. franchetii* presenta tanto diferencias entre altitudes como IP similares a la nativa, pero no asociados a los gradientes medidos, como ya se mencionó. Los trabajos comparando la variabilidad intraespecífica en especies invasoras versus nativas no han sido del todo concluyentes (ej. Funk 2008; Godoy et al. 2011; Drenovsky et al. 2012b; Matzek 2012; Molina-montenegro et al. 2012; Oduor et al. 2016). En dos meta-análisis distintos realizados el mismo año se encontraron resultados opuestos. Davison et al (2011) encontraron mayor variabilidad intraespecífica en las especies invasoras, aun cuando el gradiente ambiental cambiaba hacia condiciones más estresantes. Al contrario, Palacio-López y Gianoli (2011) no encontraron diferencias en la variabilidad intraespecífica de nativas e invasoras en gradientes de luz, agua ni nutrientes. En otros trabajos posteriores donde se comparó la variabilidad de invasoras y nativas bajo diferentes condiciones de estrés (como nutrientes, luz, agua o una combinación de ellos) también se encontraron niveles similares de variabilidad entre ambos grupos (Godoy et al. 2011; Drenovsky et al. 2012b, Matzek 2012, pero ver Funk 2008). Los resultados de este capítulo son coherentes con esos estudios y, en particular, son consistentes con la idea general que proponen estos autores de que en ambientes con mayores niveles de estrés la variabilidad de las especies exóticas no sería determinante para el éxito de la invasión. No obstante, se debe mencionar que, según los resultados del capítulo anterior, la estrategia promedio de *C. franchetii* permitiría que abarque un amplio rango altitudinal y, por lo tanto,

es posible que la variabilidad intraespecífica no redunde en un beneficio para la especie en este ambiente.

Por otra parte, una cuestión interesante que surge de los resultados es la diferente variabilidad que presentan los distintos caracteres funcionales medidos. En ambas especies fueron más variables los caracteres relacionados al área foliar que los caracteres vinculados al leño. No existen en la literatura muchos trabajos que comparen la variabilidad intraespecífica de distintos caracteres funcionales en gradientes ambientales. Es bien conocida la importancia de la variación de las características de las hojas en la respuesta a factores como la luz y los nutrientes, principalmente a nivel interespecífico, pero también a nivel intraespecífico (Cornelissen et al. 2003; Wright et al. 2004; Cornwell y Ackerly 2009; Albert et al. 2010; Pérez-Harguideguy et al. 2013). Sin embargo, se conoce menos de los compromisos y la variabilidad de los caracteres de leño, particularmente a nivel intraespecífico (Chave et al. 2006, 2009; Kang et al. 2014). En un análisis global de la variación geográfica y filogenética de la densidad de leño, Swenson y Enquist (2007) encontraron que se trata de un carácter menos variable que lo esperado a nivel de comunidad y, particularmente, que esa variabilidad disminuye con la latitud y la altitud. También se ha demostrado que es un carácter conservado a nivel filogenético (Chave et al. 2006; Swenson y Enquist 2007). Fajardo y Piper (2010) midieron el inverso de AFE (masa de hoja por área=1/AFE) y la densidad de leño en *Nothofagus pumilio*, un árbol ampliamente distribuido en latitud y altitud en los Andes del sur argentino. Estos autores encontraron importante variación intraespecífica, siendo mayor en 1/SLA que en la densidad de leño. Además, la variación en 1/SLA estuvo relacionada principalmente con la temperatura (dada por el cambio de altitud), mientras que los cambios en la DL se relacionaron más con la humedad del suelo y la ontogenia (edad de los individuos). Los resultados obtenidos en este Capítulo para ambas especies coinciden con estos antecedentes y sugieren que este patrón de variabilidad intraespecífica entre caracteres de hoja y de leño puede ser más amplio entre las especies. Además, la variación de *P. australis* estuvo explicada por los mismos factores ambientales que en Fajardo y Piper (2010), particularmente DL apareció asociada al gradiente local (que implica distintos niveles de disponibilidad de agua) y los caracteres foliares tanto a la altitud como al gradiente edáfico. Un tópico que queda pendiente de exploración son los mecanismos

subyacentes que permiten una mayor variabilidad en caracteres foliares que en los de leño. Otro carácter que resultó muy conservado en las especies fue CMSH. Es sabido que este carácter es menos variable que el SLA a nivel de especie y de individuos y por ello se ha sugerido como un mejor indicador de la estrategia de uso de recursos de las especies (Wilson et al. 1999; Hodgson et al. 2011). CMSH se encuentra estrechamente relacionado a la densidad de la hoja (Wilson et al. 1999). Los resultados sugieren, entonces, que caracteres representativos del costo de construcción de los órganos (como DL y CMSH), y también en algún sentido vinculados al contenido de agua de esos órganos (Garnier et al. 2001; Chave et al. 2009), está conservado a nivel de especies.

¿Estuvo la variabilidad intraespecífica asociada con la aptitud de las especies?

Ambas especies presentaron numerosas relaciones significativas entre los caracteres medidos y las variables de aptitud, sugiriendo que, tal como se esperaba, la variabilidad dentro de las especies en sus características funcionales tiene un potencial impacto en la aptitud. En *P. australis* la mayor cantidad de correlaciones estuvo dada para el crecimiento e indicaron que características más adquisitivas se traducen en un mayor crecimiento. La correlación con el potencial hídrico también sugiere que la especie es capaz de crecer más si puede obtener agua fácilmente. Las correlaciones para el peso de las semillas y la germinación fueron menos y sugieren que individuos más conservativos y con estrategias más seguras en el transporte de agua invierten más en reproducción, aunque debe considerarse que para esos componentes se presentaron varias relaciones del tipo unimodales. *Cotoneaster franchetii* presentó pocas correlaciones con el crecimiento, que también fueron en coincidencia con el eje “conservativo-adquisitivo” (Wright et al. 2004; Díaz et al. 2016). En cuanto a las características reproductivas las semillas fueron más pesadas en individuos más adquisitivos, y la geminación sería mayor en individuos más conservativos. En esta especie, la variabilidad intraespecífica tendría más impacto en los caracteres vinculados a la reproducción. Como el cambio de estrategias funcionales está desacoplado con el gradiente altitudinal y con el gradiente edáfico local, las correlaciones en *C. franchetii* indican que, en líneas generales, individuos más adquisitivos en el uso de los recursos tienen ventajas en la aptitud independientemente del ambiente donde se encuentren y por eso serían, probablemente, los más importantes en el éxito de la invasión.

Por otro lado, las diferencias en las correlaciones entre especies sugieren la importancia de medir variables de distinta naturaleza como indicadores de la aptitud.

Más allá de la relación entre los patrones de variabilidad intraespecífica y la aptitud, los patrones de variación de los indicadores de aptitud de cada especie en los gradientes ambientales estudiados son interesantes y merecen ser discutidos. En la altitud, *P. australis* presentó una disminución del crecimiento del tallo y un aumento del peso de las semillas y de la germinación en semillas provenientes de mayores altitudes. *C. franchetii*, en cambio, presentó un mayor crecimiento y un mayor peso promedio de semillas con la altitud, mientras que la germinación se mantuvo más o menos estable. *P. australis* también presentó respuestas al gradiente local, mientras que en *C. franchetii* sólo el crecimiento estuvo condicionado por las condiciones locales (menor en suelos menos desarrollados). El dato más relevante es que *C. franchetii* tuvo un elevado desempeño en todas las altitudes y sólo el crecimiento estuvo afectado por las condiciones locales, indicando una elevada la capacidad de la especie para crecer y reproducirse independientemente del ambiente en el que se encuentra (es decir, una importante homeostasis en la aptitud). Además, *C. franchetii* superó a *P. australis* en las tres variables de aptitud en prácticamente todas las altitudes. Estas características de aptitud sugieren un elevado potencial invasor y refuerzan la idea de que la dispersión y colonización pueden ser independientes del ajuste de los caracteres funcionales a los gradientes medidos y de la inminente invasión en sitios de mayor altitud. Al igual que con la variación de los caracteres funcionales, será interesante evaluar el comportamiento de la aptitud de la invasora en los sitios de mayor altitud, donde el estrés ambiental es más intenso y ejercería más presión sobre los individuos.

A modo de conclusión, los resultados de este capítulo indican que, contrariamente a lo esperado, no es la variabilidad de los caracteres funcionales medidos en relación con los gradientes ambientales, ni en comparación con la nativa lo que determina la invasividad de *C. franchetii*. El éxito de la invasión parece estar conducido por la capacidad de esta especie de mantener una elevada performance tanto en crecimiento como en reproducción a lo largo de los distintos gradientes ambientales. Las dos especies presentaron estrategias muy diferentes para hacer frente a la heterogeneidad ambiental. *P. australis* mostró un ajuste muy preciso a su entorno mientras que la invasora *C. franchetii*

no presenta prácticamente variabilidad acopladas a los gradientes ambientales y, sin embargo, presenta una elevada aptitud independientemente del ambiente donde se encuentra. Esto sugiere que ni la altitud ni las condiciones del suelo supondrán restricciones para su expansión. Los mecanismos que permiten esta elevada aptitud (*sensu* Richards et al. 2006) a lo largo de los gradientes ambientales son de gran importancia para el control de la invasión y quedan pendientes de mayor exploración.

Capítulo 6

Variación funcional intraespecífica ¿respuestas adaptativas o plásticas? Una aproximación mediante experimentos de Jardín Común

6.1. Introducción

Se ha propuesto que especies de plantas exóticas con mayor tolerancia ambiental y nichos ecológicos más amplios tienen mayor potencial de volverse invasoras (ej. Parker et al. 2003; Zenni et al. 2014). En este sentido, se han reconocido dos mecanismos principales, y no excluyentes, que permiten a una especie invasora tolerar una mayor cantidad de condiciones ambientales: la presencia de una elevada plasticidad fenotípica (en sentido estricto) en caracteres relevantes en la aptitud de las especies (es decir, plasticidad adaptativa) o la evolución rápida de nuevos atributos en el rango invadido (Sexton et al. 2002; Parker et al. 2003; Richardson y Pyšek 2006; Liao et al. 2016). La plasticidad fenotípica permite a los individuos desarrollar respuestas rápidas a la heterogeneidad espacial y temporal (Alpert y Simms 2002; Sultan 2003). Tendría un rol preponderante en el momento de la colonización y el establecimiento de la especie invasora al conferir mayor tolerancia a las condiciones del nuevo ambiente cuando aún no ha transcurrido tiempo suficiente para que actúe la selección natural (Sexton et al. 2002; Parker et al. 2003; Zenni et al. 2014; Liao et al. 2016). Además, un ajuste rápido frente a fluctuaciones ambientales contribuiría con la persistencia de esas especies (Liao et al. 2016). A su vez, un mecanismo de evolución rápida se desarrollaría durante la dispersión y expansión de la especie, permitiendo el cambio adaptativo (Sexton et al. 2002, Parker et al. 2003, Zenni et al. 2014, Liao et al. 2016). Parker et al. (2003) sostiene que las invasoras capaces de evolucionar rápidamente implican un riesgo mayor que aquellas que han logrado expandirse debido a una amplia tolerancia fisiológica o plasticidad fenotípica. Ese riesgo estaría dado porque el cambio evolutivo sugiere una permanencia a largo plazo de

las especies (Read et al. 2014, Matesanz et al. 2014), así como una mayor imprevisibilidad del potencial invasor (Parker et al. 2003; Zenni et al. 2014). De esta manera, distintos autores dan contexto a la importancia de estudiar los componentes evolutivos en el proceso de invasión (Parker et al. 2003; Maron et al. 2004). Plasticidad y evolución rápida se han detectado en numerosas especies invasoras de diferentes taxones (ej. Williams et al. 1995; Sexton et al. 2002; Parker et al. 2003; Maron et al. 2004; Monty y Mahy 2009), indicando que ambos mecanismos son importantes durante el proceso de invasión y que el predominio de uno u otro depende de las características de las especies y los ambientes invadidos (Richardson y Pyšek 2006; Liao et al. 2016). En un meta-análisis donde se evaluó la preponderancia de plasticidad y adaptación local en plantas invasoras en distintos gradientes ambientales (luz, agua, nutrientes) y clinas geográficas (latitud, altitud), Liao et al. (2016) encontraron que, en general, la plasticidad fenotípica predominó sobre la adaptación local, pero que la importancia relativa de cada una cambió en los distintos gradientes y formas de vida. Específicamente, en leñosas se encontró un predominio proporcionalmente mayor de la plasticidad fenotípica sobre la adaptación local en comparación con otras formas de vida y los autores lo atribuyeron a que especies de vida larga, en general, acumulan variabilidad genética a una tasa mucho más baja que especies de vida corta (Linhart y Grant 1996). Asimismo, a lo largo de gradientes altitudinales encontraron el mayor predominio de la plasticidad sobre la adaptación local, considerando a todas las formas de vida y en comparación con los gradientes simples (luz, nutrientes agua) y latitudinal. De cualquier modo, los autores concluyen que la adaptación local es un fenómeno común durante el proceso de invasión, aunque tendría un rol menor que la plasticidad fenotípica. Cabe aclarar aquí que la adaptación local se define como el resultado de presiones de selección ejercidas por condiciones ambientales locales sobre el pool génico de una especie y que produce poblaciones genéticamente diferenciadas y con mayor aptitud promedio en ese ambiente particular (Kawecki y Ebert 2004, Monty et al. 2013). Por lo tanto, evolución rápida y adaptación local no son exactamente el mismo fenómeno, aunque el desarrollo de adaptación local en especies invasoras implica, necesariamente, un proceso evolutivo rápido.

¿Cuáles factores y contextos favorecen el desarrollo de cada uno de estos mecanismos?

La plasticidad fenotípica confiere flexibilidad ecológica y respuestas a corto plazo. Sería un mecanismo ventajoso en especies con baja variabilidad genética y, por ello, con un reducido potencial evolutivo (Baker 1965; Parker et al. 2003; Richardson y Pyšek 2006). En general se supone que existe baja variabilidad genética en poblaciones invasoras por sufrir cuellos de botella y eventos fundador en el proceso de expansión hacia nuevos ambientes (i.e. están bajo una fuerte influencia de la deriva génica) y, por lo tanto, es esperable que la plasticidad fenotípica tenga un rol preponderante en las invasiones (Williams et al. 1995; Parker et al. 2003; Liao et al 2016). Este fenómeno sería más intenso en especies autógamas y con propagación vegetativa. Sin embargo, en algunos estudios se han registrado niveles elevados de variabilidad genética (ej. Bossdorf et al. 2005, Maron et al. 2004, Lett et al. 2015) y, como se mencionó, hay numerosos registros de cambio adaptativo en especies invasoras (ej. Maron et al. 2004; Monty y Mahy 2009; Sultan et al. 2013). En una revisión sobre el impacto del efecto fundador en la variabilidad genética de poblaciones invasoras, Dlugosch y Parker (2008) explican que caracteres cuantitativos, aquellos que más frecuentemente tienen impacto en la aptitud, no perderían variación tan intensamente como loci individuales con los cuellos de botella. En ese sentido, sostienen que los estudios a partir de marcadores moleculares (es decir, a partir de loci individuales y por ello con herencia mendeliana monogénica), los cuales son los más frecuentemente utilizados para evaluar la diversidad genética de las poblaciones, tienden a sobreestimar la pérdida de diversidad en caracteres cuantitativos y, por lo tanto, que las especies invasoras conservarían cierto potencial evolutivo, aún luego de la introducción. Por otro lado, si existe cierta variabilidad genética en las poblaciones (es decir, variación fenotípica que pueda ser heredada) es esperable que se produzca un proceso de evolución rápida (y, quizás, de adaptación local) ya que el ambiente invadido constituye un entorno con cambios drásticos en las presiones de selección (Linhart y Grant 1996; Bossdorf et al. 2005). Entre las condiciones que pueden favorecer una mayor variación genética en las poblaciones invasoras están la ocurrencia de numerosos eventos fundador, la llegada de varios individuos en cada nuevo foco de invasión y la presencia de flujo génico entre esos focos (Sexton et al. 2002; Parker et al. 2003; Dlugosch y Parker 2008). Asimismo, para plantas en general, es conocido que especies con reproducción cruzada y con ciclos de vida cortos tienden a presentar mayor diversidad genética (Linhart y Grant 1996; Richardson y Pyšek 2006; Liao et al. 2016) y se ha propuesto que la adaptación local sería más común en

poblaciones grandes que en poblaciones chicas, donde sería un fenómeno más bien raro (Leimu y Fisher 2008).

Las características del ecosistema invadido, en particular la magnitud y la intensidad de los cambios ambientales en el espacio y el tiempo, son relevantes tanto en la expresión de plasticidad fenotípica como en la de evolución rápida (ver Alpert y Simms 2002 para una discusión detallada sobre este tema). Es esperable que, si el ambiente ejerce una fuerte presión de selección, entonces se desarrolle una respuesta adaptativa (siempre que haya variabilidad genética en la población). La adaptación local es un fenómeno que se expresa comúnmente en una diversidad de condiciones ambientales (ver Leimu y Fisher 2008; Liao et al. 2016). Particularmente, en los sistemas de montaña la presencia de numerosos gradientes ambientales expresados en distancias cortas y las condiciones extremas ejercen importantes presiones selectivas y facilitan la restricción del flujo génico entre poblaciones, favoreciendo la adaptación local (ej. Byars et al. 2007; Premoli y Brewer 2007; Premoli et al. 2007; Read et al. 2014). Evidencia de esto es la presencia de patrones convergentes de cambio en características como la fenología, la altura y forma de crecimiento y caracteres foliares morfo-fisiológicos, entre otros, en una diversidad de taxones y en sistemas montañosos de todo el mundo (Linhart y Grant 1996; Körner 2003, 2016; Read et al. 2014). En este sentido, Read et al. (2014) encontraron un predominio de la adaptación local sobre la plasticidad fenotípica en el cambio de caracteres foliares con la altitud a nivel global e incluyendo numerosas formas de vida de especie nativas.

En el capítulo 5 de esta tesis se describieron cambios con la altitud en caracteres funcionales de hoja y leño de la especie nativa *P. australis* y la invasora *C. franchetii*. En particular, *P. australis* presentó patrones de cambio asociados directamente a la altitud en sus caracteres funcionales (ver Capítulo 5). Como se describió en la metodología general de la tesis (Capítulo 2), se trata de una especie perenne, con fecundación anemófila y predominio de la fecundación cruzada (Simpson 1979, Seltnann et al 2009a,b) y, por lo tanto, es esperable que tenga niveles importantes de variabilidad genética que, junto con la elevada heterogeneidad ambiental del área de estudio, favorezcan el desarrollo adaptación local en el gradiente altitudinal. Sin embargo, se debe mencionar que estudios en diversos marcadores genéticos de esta especie en las Sierras Grandes de Córdoba no han encontrado diferenciación a este nivel entre distintas poblaciones de la especie,

distribuidas tanto vertical como horizontalmente en estas montañas (Julio et al. 2008; Hensen et al. 2011; Peng et al. 2017). La falta de diferenciación genética se ha atribuido a un flujo génico muy amplio entre poblaciones (vinculado a la fecundación anemófila; Julio et al. 2008; Seltnann et al. 2009a) e implicaría ciertas limitaciones para desarrollar adaptación local en *P. australis*. Dados estos antecedentes, los cambios observados en los caracteres funcionales de esta especie podrían estar respondiendo tanto a plasticidad como a adaptación local.

Por otro lado, la leñosa invasora *C. franchetii*, presentó patrones de cambio de los caracteres funcionales poco asociados a la altitud (ver Capítulo 5). Si bien no se conoce mucho sobre la historia de su invasión en el área de estudio, la diversidad de hábitats que ocupa y su amplia distribución (Giorgis et al. 2011) hacen suponer que al menos varias generaciones se han sucedido en las Sierras Grandes de Córdoba (Lett et al. 2015). Se trata de una especie polinizada por insectos (Diptera, Hymenoptera) y, por lo tanto, en la que probablemente predomine la fecundación cruzada (Lett et al. 2015). Lett et al. (2015) detectaron que poblaciones distribuidas en las Sierras Grandes de Córdoba tienen niveles similares de variabilidad de marcadores genéticos en comparación con poblaciones en su rango nativo y lo atribuyeron a la posibilidad de múltiples introducciones en el área, tanto desde su hábitat nativo como desde otros rangos invasores. Además, los autores no encontraron evidencia de que la apomixis ni la reproducción vegetativa fueran procesos relevantes en la especie (Lett et al. 2015). De acuerdo con esos antecedentes, esta especie tendría el potencial de desarrollar adaptación local en respuesta al gradiente de selección impuesto por el cambio de altitud. Sin embargo, los resultados obtenidos en el campo sugieren que los caracteres funcionales medidos no están respondiendo, al menos por ahora, al gradiente altitudinal y, por lo tanto, no se espera encontrar evidencia de adaptación local en el jardín común. En este capítulo se pretende evaluar si los cambios descritos en los caracteres funcionales de ambas especies en el gradiente altitudinal están determinados mayormente por plasticidad fenotípica o por variación genética entre las poblaciones. Con ese objetivo se desarrolló un experimento de jardín común en invernadero con plantas hijas de una selección de las plantas medidas directamente en el campo.

6.2. Metodología

Para evaluar la importancia de la plasticidad fenotípica y la adaptación local en los patrones observados a campo en caracteres funcionales vinculados al uso de los recursos y del agua, se realizaron experimentos de jardín común en *P. australis* y *C. franchetii*. Para ello, en cada especie, se utilizaron semillas de cinco o seis individuos de cada población altitudinal (de ahora en más, “plantas madre”). La descendencia de esas plantas madre constituye un “Familia” y para ambas especies se trataría de individuos medio-hermanos (es decir, que comparten al menos la madre) considerando que la evidencia indica un predominio de la fecundación cruzada en ambas especies (Seltmann et al. 2009a,b; Lett et al. 2015). De esta manera se evaluaron 4 poblaciones × 5 Familias × 11 individuos, en cada una de las especies. Los caracteres funcionales se midieron en los renovales en dos cosechas de 5 por familia, realizadas a los 12 y a los 18 meses luego de iniciado el experimento (es decir, luego de que los renovales hijos son trasplantados a macetas individuales). La descripción detallada de estos experimentos se presenta a continuación.

6.2.1. Experimentos de jardín común

Selección de las plantas madre

Para este experimento se trabajó con las cuatro altitudes donde cada especie estuvo presente. Se seleccionó una submuestra de siete individuos (“plantas madre”), de entre los 20 individuos por altitud y por especie en los cuales se hizo la determinación de caracteres funcionales en el campo. De esa submuestra se juntaron semillas que posteriormente se hicieron germinar en el invernadero ubicado en la ciudad de Córdoba (ver apartado siguiente). Se seleccionaron siete plantas madre para asegurar la germinación y el número de plantines necesarios para alcanzar la cantidad de réplicas deseada, aunque finalmente se trabajó con cinco plantas madre por altitud. La selección de los individuos de cada especie se hizo buscando que los individuos de todas las altitudes crecieran en condiciones similares del gradiente edáfico local, y de esta forma evaluar sólo el efecto del gradiente altitudinal. Específicamente, se seleccionaron individuos en micrositios que puedan considerarse mesófilos, con buenas condiciones para el crecimiento de la planta. En el caso de *P. australis*, se tomaron plantas con más de 25 cm de profundidad del suelo y

menos del 25 % de cobertura de roca, salvo excepciones debido a la disponibilidad de semillas y la proporción de semillas germinadas. En el caso de *C. franchetii*, se seleccionaron individuos con profundidad del suelo mayor a 15 cm y cobertura de roca menor al 40%.

Producción de los renovales

Para obtener los renovales medio-hermanos, las semillas recolectadas durante la fructificación de 2011 de las siete plantas madre por especie y por altitud se hicieron germinar en el invernadero del IMBIV, en la Ciudad de Córdoba, a 450 m s.n.m. Para ello se utilizaron bandejas de germinación con una proporción 2:1 de mantillo y arena gruesa. Todas las bandejas se rotaron una vez a la semana para asegurar condiciones homogéneas de crecimiento. Cuando las plántulas tenían entre tres y cuatro hojas verdaderas, se hicieron los trasplantes de 11 plántulas de cada una de cinco plantas madre por sitio altitudinal, procurando que se trate de las plántulas más vigorosas y sin signos de daño o enfermedad. Las 11 plántulas trasplantadas correspondieron a los diez renovales por planta madre necesarios para las mediciones, más un 10% de extra. Es decir que se trabajó con 11 renovales × 5 plantas madre = 55 renovales por altitud. Para los renovales, se utilizaron como macetas bolsas de polietileno de aproximadamente 1,8 l de capacidad (25 cm de altura y de 9,55 cm de diámetro). Las bolsas fueron rellenas con la misma mezcla que las bandejas de germinación. El experimento se consideró iniciado cuando estuvieron terminados los trasplantes de las plántulas a las macetas de polietileno. Las macetas se rotaron cada 15 días para asegurar condiciones homogéneas de crecimiento a todos los plantines. La tierra de las bandejas y de las macetas se mantuvo húmeda mediante riego manual o automático y se agregaron antifúngicos e insecticidas cuando se detectaron enfermedades o insectos. Cualquier tratamiento se hizo en todos los plantines para asegurar que crezcan bajo las mismas condiciones. Los renovales hijos de una planta madre constituyeron una “familia”.

Polylepis australis se puso a germinar a fines de mayo de 2011. A mediados de Julio del 2011 se hicieron los trasplantes de las plántulas a las macetas finales. Por la escasa germinación de semillas en el sitio a 1500 m s.n.m., para esa altitud se trabajó con seis plantas madre y se tuvo un n=56 (haciendo un total de 221 renovales en el experimento). *Cotoneaster franchetii* se puso a germinar a finales de julio de 2012 y los trasplantes se

realizaron en agosto de 2012. En esta especie en se obtuvieron los 11 plantines por planta madre provenientes de todos los sitios altitudinales y, por lo tanto, se tuvo un total de 11 plantines \times 5 plantas madre \times 4 sitios altitudinales = 220 plantines.

Mediciones en los renovales

Para determinar si las diferencias observadas en los caracteres funcionales en el campo están principalmente determinadas por plasticidad fenotípica o por diferencias genéticas, se hizo crecer a las plantas de las distintas madres y procedencias altitudinales en condiciones ambientales idénticas (jardín común en invernadero). Para la determinación de los caracteres en los renovales, se realizaron dos cosechas, la primera a los 12 de iniciado el experimento y la siguiente a los 18 meses (considerando como inicio el momento de trasplante en macetas individuales). Los renovales de *P. australis* se cosecharon en junio y en diciembre de 2012, mientras que los de *C. franchetii* se cosecharon en julio de 2013 y enero de 2014. A los renovales cosechados se les midieron caracteres funcionales AF:AC, PAF, AF, AFE, DL y CSA_t. Para la determinación de estos caracteres se siguieron los mismos protocolos que para las plantas a campo, pero trabajando con el renoval completo (y no ramas; ver Capítulo 4). Además, se determinó la biomasa aérea en cada una de estas cosechas y una inicial a partir de plantines hermanos que no fueron trasplantados a macetas individuales (plantines que estaban en las bandejas de germinación).

6.2.2. Análisis de Datos

Para evaluar las diferencias entre las poblaciones altitudinales en los caracteres funcionales se utilizaron modelos mixtos. La altitud de origen, la cosecha (a los 12 y a los 18 meses desde el inicio del experimento) y su interacción fueron factores fijos y se incorporó a la Familia como un factor aleatorio, anidado en cada altitud. Además, se incorporó como covariable una medida de biomasa inicial a nivel de familia (que fue medida en plantines con hasta 3 hojas verdaderas, ver Capítulo 2). Con esta covariable se quisieron considerar diferencias debido al “vigor” de la familia y que pueden estar indicando indirectamente un efecto materno (comúnmente mediado por el tamaño de la semilla; Maron et al. 2004; Monty et al. 2013). Las interacciones de segundo y tercer orden

que involucraron a la biomasa inicial se dejaron en el modelo sólo en caso de ser significativas (sólo se presentó interacción significativa Biomasa inicial × Cosecha en el carácter DL en *C. franchetii*, Tabla 6.1). Cuando se detectó un efecto significativo de los factores fijos se realizaron comparaciones múltiples entre medias (LSD-Fisher, $p < 0,05$). Cabe aclarar aquí que un efecto significativo de la altitud indica que las poblaciones tienen valores medios diferentes y que las diferencias tienen una base genética. Al realizar experimentos de jardín común sin realizar simultáneamente trasplantes recíprocos a campo, no se puede discriminar si el efecto significativo de la altitud (en el jardín común) responde a adaptación local o a diferencias debido a la deriva génica. Sin embargo, si las diferencias son consistentes con las encontradas a campo en los individuos adultos naturalmente establecidos, entonces se puede suponer que subyace un beneficio en la aptitud de la población en esas diferencias (es decir que se trata de adaptación local). Si no se detecta un efecto significativo de la altitud en el jardín común, entonces en los patrones observados a campo predominan los factores ambientales, es decir, se trata de un predominio de la plasticidad fenotípica.

Finalmente, los análisis se complementaron con una evaluación de la importancia de la familia (dentro de cada población altitudinal) en la variabilidad de los caracteres. Para ello se realizó un test de razón de verosimilitud, comparando el modelo completo con el modelo sin el efecto aleatorio de la familia anidado en las poblaciones. El efecto de la familia indica que los renovales que comparten la madre efectivamente son más similares entre sí que con los pertenecientes a otra familia, sugiriendo un componente genético (heredado de la planta madre) en el valor del carácter evaluado (ej. Parker et al. 2003; Maron et al. 2004; Matesanz et al. 2014). Este análisis se acompañó, además, con descripción de la proporción de la variabilidad total (no explicada por la altitud de origen ni la cosecha) que correspondía a la variabilidad entre familias (varianza de la familia) y entre individuos (varianza del error; Di Rienzo et al. 2017b).

Todos los análisis se realizaron con el software Infostat v.2017 (Di Rienzo et al. 2017a)

6.3. Resultados

En la leñosa *P. australis* no se detectaron diferencias significativas entre los atributos de poblaciones provenientes de distintas altitudes en ninguno de los caracteres, a excepción del carácter AF:AC (Tabla 6.1). Al contrario, los atributos de los renovales cambiaron significativamente entre los 12 y los 18 meses para los caracteres PAF, AF, AFE y biomasa inicial (Tabla 6.1, Tabla 6.2). En esta especie se observó un mayor valor de AF:AC en la población a 1730 m s.n.m., en comparación con las otras tres (las cuales no presentaron diferencias entre sí), indicando una diferenciación genética en este carácter entre las poblaciones (Tabla 6.2). Sin embargo, el patrón de variación de este carácter en el jardín común no coincide con lo observado en las mediciones en el campo, por lo cual no se trataría de adaptación local. En resumen, los resultados del jardín común sugieren un predominio de los factores ambientales en las diferencias encontradas en el campo (Capítulo 5).

En *C. franchetii* ningún carácter presentó diferencias significativas con la altitud, mientras que hubo diferencias en los atributos de los renovales de 12 y 18 meses para todos los caracteres, a excepción de AF:AC y DL (Tabla 6.1, Tabla 6.3). En esta especie el efecto de la biomasa inicial fue más importante que en *P. australis* y tuvo un efecto significativo y negativo en PAF y AFE y una interacción significativa con la cosecha en DL (negativo en la primera cosecha y positivo en la segunda; Tabla 6.1). Los resultados del jardín común también indicaron un fuerte componente ambiental en la variación de los los caracteres en esta especie.

El efecto de la familia fue significativo en casi todos los caracteres para *P. australis*. Sólo AF:AC y AF no tuvieron efecto de la familia dentro de la población (aunque ambos *p*-valor fueron $<0,1$). Además, la varianza entre las familias fue mayor que entre individuos en PAF, AFE, DL y CSA_t y menor, pero significativa en la Biomasa (Tabla 6.1). En *C. franchetii*, por el contrario, el efecto de la familia fue significativo sólo en el carácter AF (Tabla 6.1). En esta especie, en todos los caracteres la varianza entre los individuos fue mucho mayor que la observada entre familias, la cual fue prácticamente despreciable en todos los caracteres (excepto AF; Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Estadísticos correspondientes al modelo lineal mixto con el que se evaluó la existencia de diferencias significativas entre poblaciones provenientes de cuatro altitudes en seis caracteres funcionales y la biomasa aérea de *P. australis* y *C. franchetii*. Los componentes de varianza se calculan a partir de σ_{familia} y σ_{error} y el *p-valor* corresponde al test de razón de verosimilitud para el efecto aleatorio de la familia.

Especie	Caracter	Altitud		Cosecha		Altitud × Cosecha		Biomasa Inicial		Componentes de varianza		
		F	p-valor	F	p-valor	F	p-valor	F	p-valor	Entre familias	Entre individuos	p-valor*
<i>P. australis</i>	AF.AC	3,4960	0,0385	3,0945	0,0804	0,8765	0,4545	0,2850	0,5941	7,40	92,60	0,0930
	PAF	1,1480	0,3583	12,4214	0,0005	2,4649	0,0640	0,0463	0,8298	96,79	3,21	<0,0001
	AF	2,3632	0,1073	126,9542	<0,0001	1,1019	0,3499	0,8052	0,3708	4,04	95,96	0,0846
	AFE	1,8684	0,1733	10,2581	0,0016	0,6664	0,5737	0,0542	0,8162	17,90	82,10	0,0037
	DL	0,2444	0,8641	3,0918	0,0805	0,6198	0,6031	0,1178	0,7319	92,54	7,46	<0,0001
	CSAt	0,3911	0,7609	1,1865	0,2776	0,5247	0,6659	0,3981	0,5289	99,90	0,10	<0,0001
	Biomasa	0,6682	0,5831	75,5955	<0,0001	0,9919	0,3980	3,3069	0,0707	16,99	83,01	<0,0001
<i>C. franchetii</i>	AF.AC	0,8549	0,4856	0,1908	0,6628	0,7429	0,5279	1,1043	0,3100	0,00	100,00	n.s.
	PAF	1,2590	0,3239	160,8766	<0,0001	1,5855	0,1946	4,1846	0,0587§	0,00	100,00	n.s.
	AF	0,2474	0,8619	27,9192	<0,0001	1,6842	0,1721	0,0521	0,8225	7,40	92,60	0,0198
	AFE	1,4120	0,2782	207,9048	<0,0001	1,5407	0,2057	6,0498	0,0265§	9,12	90,88	n.s.
	DL	0,5409	0,6616	1,9878	0,1604	2,2158	0,0882	1,1158	0,3075†§	0,00	100,00	n.s.
	CSAt	0,0408	0,9885	137,7815	<0,0001	0,2704	0,8467	0,0102	0,9207	1,93	98,07	n.s.
	Biomasa	1,1539	0,3598	541,0988	<0,0001	0,5620	0,6408	0,9796	0,3380	0,00	100,00	n.s.

*se reportan sólo los *p-valor* <0,1; †Cosecha x Biomasa Inicial (DL) F=5,1982; *p-valor*=0,0239; § $\beta_{DL1^{\circ}} = -4,28$; $\beta_{DL2^{\circ}} = 5,86$; $\beta_{AFE} = -113,18$; $\beta_{PAF} = -50,07$

Tabla 6.2. Media \pm error estándar estimados de seis caracteres funcionales y la biomasa aérea en cuatro poblaciones altitudinales en renovales de 12 y de 18 meses de edad de la especie leñosa nativa *P. australis*. Medias que no comparten letras son estadísticamente diferentes (LSD-Fisher, $p < 0,05$; se reportan sólo para el carácter que presentó efecto de la altitud).

Especie	Carácter	Edad (meses)	Altitud (m s.n.m.)				
			1270	1500	1730	1870	2050
<i>P. australis</i>	AF:AC	12	3676,09 \pm 307,48bc	4235,52 \pm 307,25ab	3097,34 \pm 305,79c	3516,10 \pm 317,38bc	
		18	3533,69 \pm 310,45bc	4704,37 \pm 311,90a	3760,59 \pm 315,38bc	3829,09 \pm 337,84abc	
	PAF	12	7,14 \pm 0,47	7,74 \pm 0,49	6,05 \pm 0,44	6,87 \pm 0,49	
		18	7,36 \pm 0,48	8,24 \pm 0,51	7,73 \pm 0,49	7,50 \pm 0,52	
	AF	12	785,45 \pm 44,56	898,51 \pm 44,21	680,79 \pm 44,49	723,13 \pm 46,32	
		18	1219,35 \pm 66,98	1190,72 \pm 66,57	1082,77 \pm 67,57	1182,11 \pm 72,16	
	AFE	12	16,72 \pm 0,80	17,99 \pm 0,79	15,18 \pm 0,79	17,07 \pm 0,82	
		18	15,42 \pm 0,69	16,16 \pm 0,68	14,82 \pm 0,68	15,55 \pm 0,75	
	DL	12	0,56 \pm 0,02	0,58 \pm 0,02	0,58 \pm 0,02	0,58 \pm 0,02	
		18	0,56 \pm 0,02	0,56 \pm 0,02	0,57 \pm 0,02	0,57 \pm 0,02	
	CSAt	12	1,17 \pm 0,05	1,17 \pm 0,05	1,09 \pm 0,05	1,12 \pm 0,05	
		18	1,19 \pm 0,05	1,16 \pm 0,05	1,15 \pm 0,05	1,13 \pm 0,05	
	Biomasa	12	13071,08 \pm 1302,16	12967,87 \pm 1306,45	13328,20 \pm 1298,19	11517,19 \pm 1377,33	
		18	18635,07 \pm 1473,76	20426,47 \pm 1469,24	17789,57 \pm 1463,36	16643,97 \pm 1593,47	

Tabla 6.3. Media \pm error estándar estimados de seis caracteres funcionales y la biomasa aérea en cuatro poblaciones altitudinales en renovales de 12 y de 18 meses de edad de la especie leñosa invasora *C. franchetii*. Medias que no comparten letras son estadísticamente diferentes (LSD-Fisher, $p < 0,05$; se reportan sólo para el carácter que presentó efecto de la altitud).

Especie	Carácter	Edad (meses)	Altitud (m s.n.m.)				
			1270	1500	1730	1870	2050
<i>C. franchetii</i>	AF:AC	12	3120,80 \pm 153,68	3381,56 \pm 153,53	3319,93 \pm 153,20	3258,68 \pm 153,08	
		18	3386,93 \pm 153,68	3511,25 \pm 157,09	3169,99 \pm 153,20	3202,47 \pm 156,51	
	PAF	12	6,60 \pm 0,18	6,62 \pm 0,18	6,52 \pm 0,18	6,08 \pm 0,18	
		18	4,88 \pm 0,18	4,97 \pm 0,18	4,61 \pm 0,18	4,91 \pm 0,18	
	AF	12	655,72 \pm 18,45	689,38 \pm 18,42	693,67 \pm 18,36	679,35 \pm 18,34	
		18	752,98 \pm 23,01	756,65 \pm 22,98	716,31 \pm 22,94	741,88 \pm 22,98	
	AFE	12	16,00 \pm 0,36	16,22 \pm 0,36	15,86 \pm 0,36	15,18 \pm 0,36	
		18	13,08 \pm 0,27	13,32 \pm 0,28	12,61 \pm 0,27	13,06 \pm 0,27	
	DL	12	0,62 \pm 0,01	0,65 \pm 0,01	0,64 \pm 0,01	0,64 \pm 0,01	
		18	0,68 \pm 0,01	0,67 \pm 0,01	0,68 \pm 0,01	0,68 \pm 0,01	
	CSAt	12	0,97 \pm 0,02	0,97 \pm 0,02	0,98 \pm 0,02	0,96 \pm 0,02	
		18	0,83 \pm 0,02	0,84 \pm 0,02	0,83 \pm 0,02	0,84 \pm 0,02	
	Biomasa	12	8288,20 \pm 631,36	9732,60 \pm 629,76	9323,05 \pm 628,12	11414,54 \pm 626,87	
		18	27253,93 \pm 1377,49	27766,60 \pm 1406,31	26566,08 \pm 1376,01	27720,92 \pm 1377,18	

6.4 Discusión

Los cambios ambientales en el gradiente altitudinal, principalmente los asociados a la temperatura ejercen una importante presión de selección en las especies que habitan sistemas montañosos. Para las especies de estudio, los resultados obtenidos indican un predominio de la plasticidad fenotípica sobre la variación genética (y la adaptación local). Estos resultados concuerdan con lo predicho para *C. franchetti* y coinciden con los estudios de diversidad genética realizados en *P. australis* (Julio et al. 2008; Seltmann et al. 2009a, Hensen et al. 2011, Peng et al. 2017). En *P. australis* el carácter AF:AC fue el único que presentó un efecto de la altitud. Se observó un mayor AF:AC en la población proveniente de los 1730 m s.n.m. en comparación con los individuos de las otras poblaciones y que se mantuvo en los renovales de 12 y de 18 meses. Sin embargo, este patrón fue diferente a lo observado en el campo (Capítulo 5) sugiriendo que las diferencias genéticas no tendrían un valor adaptativo. Esta diferencia podría deberse a algún tipo de aislamiento de esa población al flujo génico y/o un efecto de la deriva génica si el tamaño poblacional es reducido (no medido en esta Tesis). Otra posibilidad es que se trate de la manifestación de un efecto materno para este carácter en los plantines de hasta 18 meses, y que la covariable de biomasa inicial no haya podido captar. De cualquier manera, el predominio de la plasticidad fenotípica en la leñosa nativa en la mayoría de los caracteres funcionales medidos coincide resultados registrados en otras leñosas y, en particular, con otros antecedentes de la especie. Una serie de trabajos han reportado que la plasticidad fenotípica es una respuesta común a la altitud en especies leñosas (Thomas 2011), principalmente en características fisiológicas (Cordell et al. 1998; Premoli y Brewer 2007) aunque también en caracteres morfológicos foliares (Hovenden y Vander Schoor 2004; Bresson et al. 2011). Específicamente en *P. australis*, Marcora et al. (2016) evaluaron caracteres foliares, incluido LA y SLA, y de aptitud, incluida la biomasa aérea, en un jardín común con renovales provenientes del rango completo de la especie (de 900 a 2700 m s.n.m.) y de 18 meses de edad. En ese trabajo se detectó una relación cuadrática (negativa o positiva) significativa con la altitud para los caracteres medidos, que coincidió con los patrones observados en condiciones de campo en un trabajo previo (Marcora et al. 2013) sugiriendo adaptación local en la especie. El rango abarcado en esta tesis coincide con las “cimas” o “valles” de esas curvas indicando cierta coherencia entre los resultados de ambos

trabajos (ya que se puede suponer que en ese rango las diferencias entre altitudes no son tan marcadas). Por otro lado, los estudios en marcadores genéticos han indicado un amplio flujo génico entre poblaciones, incluso a más de 30 km de distancia (Julio et al. 2008; Seltmann et al. 2009a,b; Hensen et al. 2011). En particular, en un estudio reciente Peng et al. (2017) evaluaron la diversidad y la estructura genética de poblaciones de *P. australis* en la altitud abarcando el mismo rango altitudinal que esta tesis y concluyeron que, al no encontrar estructuras genéticas vinculadas a la altitud, es poco probable que haya adaptación local en ese rango, aun existiendo diferencias fenológicas entre poblaciones. Finalmente, los resultados obtenidos en este capítulo son coherentes con la respuesta de los individuos a las variaciones climáticas interanuales, presentados en el Capítulo 5, sugiriendo una gran capacidad de la especie de ajustarse plásticamente, aún a corto plazo. En conjunto estos resultados y antecedentes indican que, a pesar de la amplia variación fenotípica registrada en el campo, no se trata de adaptación local, sino que esa variación está explicada principalmente por plasticidad fenotípica y posiblemente la falta de adaptación local sea consecuencia del amplio flujo génico descrito (Julio et al. 2008; Seltmann et al. 2009a,b). Es posible, por otra parte, que esta plasticidad en sentido estricto sea adaptativa debido a la convergencia con los patrones de cambio registrados en montañas de todo el mundo y en diversas formas de vida (Körner 2003; Read et al. 2014). Es interesante mencionar, sin embargo, que *P. australis* presentaría adaptación local, pero considerando su rango altitudinal completo (900 a 2700 m s.n.m.; Marcora et al. 2016), sugiriendo que las presiones de selección son lo suficientemente intensas o que hay una verdadera restricción del flujo génico cuando las poblaciones están separadas por un rango altitudinal mayor que el considerado en esta Tesis.

En *P. australis* se observó un efecto significativo de la familia y en algunos caracteres explicó la mayor parte de la varianza (Tabla 6.1). Estos resultados indican que dentro de las poblaciones de *P. australis* existe variabilidad genética significativa y que, por lo tanto, la especie tiene cierto potencial evolutivo (Linhart y Grant 1996; Parker et al. 2003; Matesanz et al. 2014). De manera similar, resultados en marcadores moleculares han indicado que la mayor variabilidad genética en la especie se presenta dentro de poblaciones y no entre poblaciones (Julio et al. 2008; Hensen et al. 2011; Peng et al. 2017). El patrón observado es típico de especies con fertilización anemófila (predominantemente

cruzada) y con poco movimiento de las semillas dando lugar a una subdivisión de las poblaciones en grupos familiares genéticamente muy similares (Linhart y Grant 1996; Hensen et al. 2011; Monty et al. 2013), tal como ocurre en *P. australis* (Julio et al 2008; Torres et al. 2008; Peng et al. 2017).

En cuanto a *C. franchetii*, tal como se esperaba, la evidencia indicó un predominio de la plasticidad fenotípica sobre la adaptación local. Estos resultados son coherentes con lo esperado a partir de las observaciones realizadas en el campo (Capítulo 5), donde se observaron diferencias entre poblaciones, pero sin aparecer relacionadas directamente a la altitud y donde, al igual que en *P. australis*, se presentó variación entre años en los valores de los caracteres, sugiriendo un ajuste plástico de los individuos medidos. Desde temprano en el estudio de las invasiones se ha propuesto a la plasticidad fenotípica en sentido estricto (y también en sentido laxo) como un mecanismo de gran relevancia en el proceso de colonización y expansión en los ecosistemas invadidos (ej. Baker 1965; Richards et al. 2006; Sultan y Matesanz 2015). Liao et al. (2016), en un meta-análisis sobre estos mecanismos en plantas invasoras, indicaron un predominio de las respuestas plásticas sobre la adaptación local en una diversidad de gradientes ambientales y formas de vida. En particular, los autores encontraron que ese predominio fue mayor en gradientes altitudinales en comparación con latitudinales y especies leñosas y perennes en comparación con anuales y herbáceas (Liao et al. 2016). En líneas generales, tanto la variación en gradientes altitudinales como los mecanismos de plasticidad y adaptación local en invasoras leñosas han sido muy poco estudiados (de hecho, se evaluaron sólo nueve especies leñosas y cuatro en gradientes altitudinales en el trabajo de Liao et al. (2016); Zenni et al. 2014). Asimismo, caracteres morfo-funcionales de leño y de hoja como los evaluados en esta tesis prácticamente no han sido estudiados. No obstante, en conjunto, los resultados encontrados en este capítulo dan apoyo a los propuestos en el meta-análisis de Liao et al. (2016).

Al contrario que la nativa *P. australis*, la variabilidad entre familias dentro de las poblaciones altitudinales de *C. franchetii* no fue significativa y, en la mayoría de los caracteres mínima, en comparación con la variabilidad entre los individuos (Tabla 6.1). Dicho resultado sugiere una escasa variabilidad genética intrapoblacional y, por lo tanto, poco potencial evolutivo para estos caracteres (Parker et al. 2003; Matesanz et al. 2014).

Al contrario, Lett et al. (2015) encontraron elevada variabilidad en marcadores genéticos entre y dentro de poblaciones de esta invasora. Una posible explicación es, la ya mencionada, diferencia en el efecto de los cuellos de botella, el efecto fundador y las introducciones múltiples en caracteres con herencia mendeliana monogénica (marcadores) en comparación a caracteres cuantitativos, como los medidos en esta tesis, siendo que en los últimos el impacto de estos procesos sería menor y a más largo plazo (Dlugosch y Parker 2008). Una baja variabilidad entre familias en especies invasoras ha sido detectada en otros trabajos, por ejemplo, Parker et al. (2003) en poblaciones altitudinales y Maron et al. (2004) en poblaciones provenientes de diferentes latitudes. En conjunto, entonces, para los caracteres estudiados, la baja variabilidad entre familias y la falta de diferencias entre poblaciones, en campo y jardín común, refuerzan la idea del predominio de la plasticidad fenotípica. El interrogante que se presenta frente a estos resultados es si su expansión actual en las Sierras de Córdoba está únicamente limitada por la dispersión o si será necesario que evolucione adaptación local para colonizar los lugares más elevados del gradiente altitudinal. El desarrollo futuro (o no) de adaptación local en *C. franchetii* estará en gran medida condicionado por la cantidad de variabilidad que pueda acumular (por ejemplo, por flujo entre poblaciones de diferente origen, por acumulación de mutaciones) y por las restricciones que presente el flujo génico entre poblaciones (Linhart y Grant 1996; Parker et al. 2003). Por otro lado, la adaptación local se considera ventajosa en comparación con la plasticidad fenotípica, cuando permite ocupar un mayor rango ambiental frente a cierta heterogeneidad espacial o temporal (Alpert y Simms 2002). En este sentido, los resultados de los capítulos 4 y 5 sugieren una amplia tolerancia ambiental para *C. franchetii* con las características actuales. Al mismo tiempo, los resultados en *P. australis*, así como en otras leñosas (ej. Bresson et al. 2011), indican que es posible responder al gradiente altitudinal mediante plasticidad fenotípica, al menos para el rango y para los caracteres estudiados. Por lo tanto, es posible que *C. franchetii* no necesite un cambio evolutivo para ocupar nuevos ambientes en el área de estudio y, en ese caso, su expansión en las Sierras Grandes de Córdoba sería un proceso inminente.

Finalmente, se debe mencionar que los experimentos de Jardín Común, tal como el realizado en esta tesis, son aproximaciones a la evaluación de la importancia del efecto ambiental y el efecto genético en la variabilidad fenotípica de las especies (ver Zenni et al.

2014 para una explicación más amplia). Además, debe tenerse en cuenta que la evaluación en jardín común se realiza en renovales, mientras que las mediciones a campo en individuos adultos, y que el crecimiento en macetas puede enmascarar algunas diferencias con el tiempo. Esta es una práctica común y una limitación metodológica cuando se trabaja con especies leñosas (ej. Premoli et al. 2007; Bresson et al. 2011, entre otros). Si bien se considera que las presiones de selección en el gradiente altitudinal son intensas y que, por lo tanto, se pueden manifestar temprano en el ciclo vital (Premoli et al. 2007), se debe ser cauteloso a la hora de la interpretación de este tipo de resultados (Cornelissen et al. 2003a). Sería interesante complementar este enfoque con experimentos de trasplante recíproco que incluyan dos o más poblaciones de origen y que permitan evaluar el comportamiento de medidas de aptitud en los diferentes ambientes, para luego evaluar con mayor detalle la importancia de la plasticidad, la adaptación local y la deriva génica en la variación fenotípica de los caracteres de estudio (Parker et al. 2003; Monty et al. 2013; Zenni et al. 2014).

Capítulo 7

Discusión General

Las invasiones por especies exóticas son una de las problemáticas ecológicas más relevante para el funcionamiento de los ecosistemas (Chapin et al. 2000; Mack et al. 2000; Charles y Dukes 2007; Simberloff 2011) y son consideradas en la actualidad como uno de los componentes principales del Cambio Global (Vitousek et al. 1996; Hobbs 2000). Las especies invasoras pueden generar profundos cambios en la dinámica de los ecosistemas, incluidos la pérdida de biodiversidad nativa, la homogeneización de los hábitats invadidos y la alteración de los ciclos biogeoquímicos y la dinámica de disturbios (McKinney y Lockwood 1999; Vilà et al. 2006, 2011; Powell et al. 2011; Pyšek et al. 2012; Le Maitre et al. 2015). Estos cambios tienen importantes impactos a nivel ecológico, pero, además, cada vez son más reconocidos los que tienen a nivel económico y sociocultural (Mack et al. 2000; Pimentel et al. 2005; Charles y Dukes 2007; Vilà et al. 2009). En particular, los sistemas de montañas de todo el mundo registran un aumento de plantas exóticas invasoras que ascienden desde las tierras bajas que los rodean, donde la presión de propágulos es mucho mayor (Pauchard et al. 2009, 2016; McDougall et al. 2011a; Alexander et al. 2016). Es conocido que estos ambientes proveen importantes servicios ecosistémicos como la regulación del ciclo hidrológico y la provisión y reservorio de agua principalmente para las poblaciones en las tierras bajas asociadas (Viviroli et al. 2003, 2011; Cingolani et al. 2015; Poca et al. 2017). Además, son puntos de elevada biodiversidad por lo cual se encuentran allí numerosas reservas naturales que actúan como reservorios de biodiversidad, pero también prestan servicios recreacionales y protegen el conocimiento tradicional y cultural vinculado a estos ecosistemas (Kuffer et al. 2013). En este contexto, se vuelve imprescindible conocer los mecanismos que favorecen las invasiones biológicas, así como características que permitan identificar a especies vegetales potencialmente invasoras a fin

de diseñar estrategias de prevención y de manejo de invasiones biológicas (Mack et al. 2000; McDougall et al. 2011b).

El estudio de las invasiones biológicas en general y de plantas en particular ha tenido un enorme avance en los últimos 50 años (Richardson 2011). En este sentido, se han planteado numerosas hipótesis tanto desde la perspectiva de las características que vuelven a los hábitats más susceptibles de sufrir invasiones (invasibilidad) como desde los atributos que confieren a las especies un elevado potencial invasor (invasividad). Sin embargo, la evidencia continúa siendo escasa y la aplicación de las diferentes hipótesis continúa siendo, en gran medida, contexto-dependiente. En los ecosistemas de montaña, el estudio de los mecanismos y procesos que facilitan a las invasiones biológicas es aún incipiente (ver Alexander et al. 2016; Pauchard et al. 2016). La mayoría de los trabajos sobre plantas invasoras en montañas se han enfocado en describir los patrones de riqueza en la altitud, principalmente asociados a las vías de distribución (ej. Arévalo et al. 2005; Marini et al. 2013; Zhang et al. 2015; Lembrechts et al. 2017a). Además, la mayor parte de esos trabajos se realizan sobre especies de gramíneas o herbáceas, las cuales son fácilmente distribuidas intencional o accidentalmente por rutas y caminos y pueden verse beneficiadas por los elevados niveles de disturbio asociados a ellos (Alexander et al. 2009; Haider et al. 2010; Paiaro et al. 2011). La evidencia acumulada hasta el presente sobre el proceso de invasiones en montañas sugiere que las invasoras que llegan a mayores altitudes son, en realidad, un subconjunto de las especies exóticas presentes a menores altitudes, donde la presión de propágulos suele ser mayor (Alexander et al. 2011; Pyšek et al. 2011; Marini et al. 2013; Steyn et al. 2017). A partir de este patrón se ha propuesto, entonces, que las especies que logran invadir mayores altitudes son las que poseen una amplia tolerancia ambiental y climática, y no necesariamente especialistas en clima de montaña (Alexander et al. 2011). En esta tesis se evaluaron mecanismos que podrían explicar el éxito de una especie leñosa invasora a lo largo de un gradiente altitudinal de las Sierras Grandes de Córdoba. Específicamente, mediante un enfoque comparativo con la principal leñosa nativa del área, se intentó dilucidar la importancia de las estrategias funcionales de uso de nutrientes y de uso del agua, y, en especial, de la variabilidad intraespecífica de los caracteres que definen esas estrategias, en el éxito de la especie leñosa invasora en el gradiente altitudinal. Para ello se intentó evaluar el sentido adaptativo de la variabilidad

funcional inter e intraespecífica, así como los mecanismos subyacentes de a esta última. De esta forma, a través de un caso testigo, se pusieron a prueba algunas de las hipótesis actuales sobre las invasiones biológicas en general y en montañas en particular. En este Capítulo se discuten e integran los resultados más relevantes de la Tesis buscando dar respuesta a algunas de las principales preguntas que se elaboran respecto del proceso de invasión, aplicadas al caso de estudio: ¿Cuáles procesos la promueven?, ¿Cuáles podrían ser los escenarios futuros de la invasión? y ¿Cuáles son los impactos posibles de la invasión? Finalmente, se resumen las conclusiones más importantes y se contextualizan en el marco de hipótesis más generales sobre invasiones.

¿Cuál/es de los procesos propuestos en esta Tesis podrían estar explicando la invasión por *C. franchetii* en las Sierras Grandes de Córdoba?

El objetivo de esta Tesis fue evaluar el rol de las estrategias funcionales y de la variabilidad intraespecífica asociada en la capacidad invasora de la leñosa exótica *C. franchetii* en las Sierras Grandes de Córdoba. A lo largo de la Tesis se pudo observar que, contrariamente a lo esperado, la invasividad de *C. franchetii* no estuvo relacionada con un ajuste intraespecífico de sus estrategias funcionales a los gradientes bajo estudio. En el Capítulo 5 determinó que, si bien tanto la invasora como la nativa presentaron variabilidad intraespecífica en los caracteres funcionales de interés, esa variabilidad no estuvo vinculada en forma directa con los gradientes altitudinal y edáfico local en *C. franchetii*. En el Capítulo 3, se llegó a la conclusión de que la invasora ocurre más frecuentemente en algunos hábitats, pero que su distribución estuvo menos ajustada a las características de hábitat que la de *P. australis*. Ambos resultados sugieren que, en líneas generales, no se presenta un “ajuste preciso” de *C. franchetii* a los gradientes ambientales que está ocupando: no hay demasiadas variables que expliquen su distribución y, de manera coherente, los caracteres no están ajustados a la distribución en los gradientes evaluados. En el mismo sentido, se observó que los niveles de variabilidad intraespecífica fueron similares entre las dos especies o incluso menores para *C. franchetii*. Este último resultado también es consistente con lo que se viene relatando: si su distribución no se ajusta a demasiadas variables ambientales, entonces es esperable que no sea ventajoso modificar atributos morfo-funcionales, al menos en esos caracteres y en respuesta a los gradientes

evaluados. Estos resultados contradicen la idea extendida de que las plantas invasoras se caracterizan por una elevada plasticidad fenotípica (*sensu lato*) y coinciden con la propuesta de autores que, habiendo encontrados resultados similares a los de esta Tesis en gradientes de estrés, sugieren que los beneficios de una mayor variabilidad son contexto-dependientes y, en particular, que en ambientes donde hay un mayor estrés ambiental una mayor variabilidad no sería determinante para el éxito de la invasión (Godoy et al. 2011; Drenovsky et al. 2012b; Matzek 2012). Sin embargo, se deben hacer dos aclaraciones respecto a la propuesta de estos autores y los resultados de la Tesis. Por un lado, como ya se discutió en el Capítulo 5 y se mencionó más arriba, es esperable que no haya una mayor variabilidad en *C. franchetii* respecto a *P. australis* si, como se viene describiendo, la invasora puede expandirse sin ajustar los caracteres de estudio frente a los gradientes ambientales estudiados. Por otro lado, la mayoría de los trabajos que comparan la variabilidad de invasoras y nativas bajo distintas disponibilidades de recursos, incluidos los antecedentes mencionados, provienen de un abordaje experimental (ver revisiones Davison et al. 2011; Palacio-López y Gianoli 2011; también Funk 2008; Godoy et al. 2011; Drenovsky et al. 2012b; Matzek 2012) y, por el contrario, prácticamente no hay trabajos en la literatura que evalúen este fenómeno en la complejidad de los gradientes ambientales naturales, ni en la complejidad del proceso de invasión (es decir, a partir de datos de campo como en esta Tesis).

En cuanto a los mecanismos que sí podrían estar contribuyendo a la invasión por *C. franchetii*, a partir de los resultados de la tesis se puede hipotetizar sobre dos fenómenos: sobre el rol de las estrategias funcionales promedio de la invasora (Capítulo 4) y sobre la elevada (y constante) aptitud observada en *C. franchetii* en los gradientes estudiados (Capítulo 5). Los resultados considerando estrategias y aptitud sugieren que *C. franchetii* es una especie con una amplia tolerancia ambiental, una condición que se considera ventajosa para las especies invasoras (van Kleunen et al. 2015). En el Capítulo 4 se determinó que la leñosa invasora *C. franchetii* presentó una divergencia respecto a la nativa *P. australis* en todos los caracteres funcionales estudiados. Específicamente, tuvo una estrategia más conservadora en el uso de los nutrientes y más segura en el transporte de agua y esas diferencias se mantuvieron a lo largo de todo el gradiente altitudinal. Estas estrategias funcionales le permiten a *C. franchetii* ocupar, actualmente, parte del rango

altitudinal de *P. australis*. Es decir, le permiten enfrentar las condiciones hídricas y de severidad climática de manera efectiva como para establecerse y expandirse en el área (Richardson et al. 2000; Theoharides y Dukes 2007). Pero las diferencias funcionales entre las dos especies sugieren que *C. franchetii* podría ocupar un mayor rango altitudinal, así como un mayor rango en los gradientes locales en comparación con los que actualmente ocupa en las Sierras Grandes y en comparación con *P. australis*. Siendo más conservativa que *P. australis*, *C. franchetii* tendría la capacidad de establecerse a mayores altitudes que las que ocupa actualmente, donde el aumento de la severidad climática puede provocar limitaciones en la disponibilidad de nutrientes del suelo y en el mismo crecimiento de las especies, tal como se observó en la nativa (Körner 2003, 2012; Capítulo 5). Por otra parte, una estrategia más segura en el transporte de agua podría explicar la presencia de *C. franchetii* a menores altitudes que *P. australis*, donde el déficit hídrico es mayor (Tecco et al. 2016) y donde, de hecho, *C. franchetii* ya está presente (Capítulo 3, Tecco et al. 2013). Además, una estrategia más segura en el transporte de agua permitiría enfrentar mejor un déficit hídrico por congelamiento del suelo a mayores altitudes, aunque, dadas las características de *P. australis* en este sentido (es una especie con una estrategia eficiente en el transporte de agua), no parece ser una característica tan relevante. En el gradiente topográfico y edáfico propio del área de estudio (Cingolani et al. 2003; Capítulo 2, Capítulo 3), si bien ambas especies ocurrieron más frecuentemente en los mismos hábitats *C. franchetii* tendría la capacidad de ocupar porciones del gradiente con menor humedad en el suelo (por ejemplo, posiciones topográficas altas, donde hay menor desarrollo del suelo, y laderas más insoladas). Esta descripción de los atributos funcionales de *C. franchetii* sugieren una estrategia de “Intentarlo más” (“Try-Harder”, ver Tecco et al. 2010) ya que presenta atributos que le permitirían enfrentarse mejor a las condiciones del ambiente (en este caso abarcar un rango ambiental más amplio) que la nativa *P. australis*. Además, como ya se discutió en el Capítulo 4, los resultados son consistentes con la idea de que, aún frente a condiciones ambientales severas donde sería esperable una convergencia funcional entre las especies de una comunidad (Keddy 1992), presentar diferencias con respecto a las nativas contribuye en el éxito de especies exóticas invasoras (Funk y Vitousek 2007; Funk 2008). Asimismo, coinciden con la *Hipótesis de Filtros Ambientales Direccionales*, donde se propone que especies exóticas con características más generalistas son las que finalmente

pueden ascender en los gradientes altitudinales e invadir los ecosistemas montañosos (Alexander et al. 2011).

La elevada aptitud que presentó *C. franchetii* en el gradiente altitudinal y en el gradiente local, es el principal indicador de su capacidad invasora (Capítulo 5). Las variables indicadoras de la aptitud, tanto en crecimiento como en reproducción, fueron mayores en *C. franchetii* y, además, en líneas generales, se mantuvieron constantes en ambos gradientes (es decir, hubo una homeostasis en la aptitud) indicando una gran tolerancia ambiental por parte de esta leñosa exótica (*sensu* van Kleunen et al. 2015). Los mecanismos que generan esa elevada aptitud (*sensu* Richards et al. 2006) merecen ser explorados. Sin embargo, este resultado refuerza la idea de que *C. franchetii* posee atributos funcionales adecuados para establecerse en el área de estudio, como se sugirió más arriba. En una publicación sobre plantas invasoras y la Teoría de Nicho, MacDougall et al. (2009) proponen que a la hora de evaluar la capacidad invasora de una especie en un nuevo ambiente deben considerarse, no sólo las “Diferencias de Nicho”, vinculadas a la definición clásica de nicho (Hutchingson 1959), sino las “Diferencias en la Aptitud” ya que es la conjugación de ambos lo que definiría tanto la posibilidad del establecimiento como los impactos de la invasora en la comunidad invadida. De esta forma, los autores proponen que las especies exóticas que tienen más probabilidad de establecerse en nuevos ambientes son, por un lado, las que presentan diferencias de nicho con las nativas y por lo tanto evitan la competencia (es decir, coexisten con las nativas); y, por otro lado, las especies exóticas con una aptitud superior a las nativas con las cuales compite, ya que pueden establecerse aún si poseen características de nicho similares (MacDougall et al. 2009). Esta hipótesis podría explicar el éxito de *C. franchetii* en el área de estudio dado que presenta tanto divergencia como mayor aptitud. Sin embargo, algunos puntos se deberían tener en cuenta. Por un lado, en esta tesis se asume que *P. australis* es el mejor modelo de “control” con el cual comparar a *C. franchetii*, por ser la especie leñosa dominante del área de estudio. Sin embargo, para terminar de dilucidar los mecanismos que permiten la invasión sería necesario estudiar a *C. franchetii* en relación con otros miembros de la comunidad con los que podría competir en sus distintos estadios de vida (por ejemplo, competencia por la luz con gramíneas en el estadio de plántula y renoval). Por otro lado, la divergencia en los atributos funcionales entre ambas especies no se estaría traduciendo en una separación de los hábitats que

ocupan ambas especies (entendida como una separación de nicho), como se predice bajo la Teoría de Nichos (Hutchinson 1959; MacDougall et al. 2009). La distribución de las especies en el gradiente altitudinal, los hábitats donde ocurren más frecuentemente y lo discutido en el párrafo anterior en cuanto a las estrategias funcionales de la invasora, sugieren que *C. franchetii* podría ocupar un rango ambiental más amplio y que ese rango incluye al de la nativa *P. australis*, al menos en los aspectos explorados en la tesis (es decir, respecto a la tolerancia ambiental y, en general, a factores abióticos).

Por último, para terminar de dilucidar el papel de las estrategias funcionales en la capacidad invasora de *C. franchetii* hay otras comparaciones que serían interesantes de realizar. Como se mencionó más arriba y a lo largo de esta tesis, *C. franchetii* se encuentra distribuida a menores altitudes que *P. australis* y, en particular, ha sido descrita como miembro de la comunidad invasora del Bosque Serrano (Tecco 2006; Tecco et al. 2013), la vegetación típica de pisos altitudinales más bajos que los abarcados en esta Tesis (Cabrera et al 1976; Giorgis et al. 2017). Además, se ha propuesto que, al igual que otras invasoras leñosas, el ascenso al gradiente de las Sierras Grandes parte desde las regiones cercanas a menores altitudes donde la presión de propágulos es mayor (Giorgis et al. 2011, 2016). Por lo tanto, a fin de dilucidar mecanismos que permiten la invasión de esta especie, sería interesante indagar sobre las diferencias que permiten a *C. franchetii* expandirse en el gradiente altitudinal, pero que impiden el ascenso de las especies leñosas nativas del Bosque Serrano (Pais Bosch et al. 2012, Giorgis et al. 2017). Asimismo, ese enfoque podría complementarse con la comparación con otras leñosas invasoras, igual o más abundantes que *C. franchetii* (ver Hoyos et al. 2010; Giorgis y Tecco 2014; Zeballos et al. 2014a), pero que aún no han conseguido expandirse altitudinalmente (pero ver Tecco et al. 2016).

¿Cómo podría continuar la invasión de C. franchetii en las Sierras Grandes de Córdoba?

En el Capítulo 3 de la tesis se describió la distribución actual de *C. franchetii* en el área de estudio. En este sentido, se detectaron ocurrencias hasta en el 70-75% de las parcelas en algunas franjas altitudinales, pero aún en baja abundancia comparado con *P. australis*. Además, se sugirió que en la altitud la ocurrencia y, principalmente, la abundancia de *C. franchetii* estarían determinadas por la presión de propágulos (que, en la transecta de estudio, estaría mediada por asentamientos ubicados a altitudes intermedias; Capítulo

3). Asimismo, se señaló que la ocurrencia fue más frecuente en topografías protegidas del disturbio (por ganado y fuego) y con mejores condiciones ambientales locales (Cingolani et al. 2004; Renison et al. 2006, 2010), hábitats que actuarían como vías preferidas de distribución. Sin embargo, una vez que la especie está presente en un sitio, la abundancia no estaría restringida por ninguna característica del hábitat. Por último, y de manera coherente con una baja influencia de las características de hábitat en la distribución de *C. franchetii* (por lo menos en comparación con *P. australis*), en el Capítulo 5 se determinó que, actualmente, la invasión no implica un ajuste de sus caracteres funcionales al gradiente altitudinal ni a un gradiente ambiental local. En conjunto, la evidencia sugiere que la invasión es reciente y agresiva en el área de estudio, y, en particular, que en esta etapa la dispersión de *C. franchetii* está ocurriendo sin necesidad de un ajuste intraespecífico de los caracteres funcionales a los gradientes ambientales. En dos trabajos anteriores, Giorgis et al. (2011, 2016) habían indicado que a una escala regional en las Sierras de Córdoba la invasión por leñosas es reciente y, en particular, fuertemente determinada por la presión de propágulos. Además, determinaron que en las Sierras Grandes las leñosas invasoras ocurrían más asociadas a topografías protegidas. Ambos resultados coinciden con los patrones generales observados en la Tesis. Por otro lado, en los trabajos de Richardson et al. (2000) y Dietz y Edwards (2006), los autores dividen al estadio de invasión propiamente dicho en dos etapas. Una primera fase donde la invasión ocurre en hábitats con niveles elevados de disturbio, principalmente de origen antrópico y que la invasora puede colonizar fácilmente. En esta fase la presión de propágulos tiene una gran influencia en la tasa de expansión en comparación con las características del hábitat invadido (Dietz y Edwards 2006). Una segunda etapa consiste en la expansión más lenta de la invasora hacia áreas naturales o seminaturales, con menores niveles de disturbio y mayor resistencia biótica o hacia regiones con mayores limitaciones abióticas (clima, estrés ambiental). En esta etapa la importancia de la presión de propágulo se vuelve menor en comparación con las características de hábitat y la habilidad de la especie para competir o tolerar el estrés ambiental (es decir las características asociadas a una especie C-S estratega; Grime 1977; Grime et al. 1997), ya sea como “pre-adaptación” o como resultado de un proceso evolutivo o de ajuste de la especie exótica (Dietz y Edwards 2006). Entonces, si se intenta dar una descripción más precisa del estado de invasión (en el sentido propuesto por los autores mencionados arriba) y teniendo en cuenta la distribución

regional de *C. franchetii* a partir de los trabajos de Giorgis et al. (2011,2016), se puede considerar que la invasión se encuentra en una transición entre esas dos etapas descriptas. Concretamente, a escala regional, se encontraría en expansión desde áreas a menores altitudes, con condiciones más benignas (al menos en el clima) y mayor nivel de disturbio asociado a la urbanización (el Bosque Serrano; Giorgis et al. 2011, 2016; Tecco et al. 2013), hacia hábitats a mayor altitud con condiciones ambientales más estresantes y, aunque presente, con un menor nivel de disturbio (Cingolani et al. 2004, 2008; Renison et al. 2006, 2010). Asimismo, en esta transición se observa que la ocurrencia de *C. franchetii* es mayor en hábitats más protegidos del ganado y con menos cobertura de gramíneas en mata, sugiriendo que existe una interacción con la comunidad nativa y un efecto negativo de ciertos disturbios. Sin embargo, la distribución de esta invasora se encontraría todavía fuertemente influida por la presión de propágulos (Capítulo 3).

Entonces, retomando la pregunta de ¿Cómo continuaría la invasión de *C. franchetii* en el área de estudio? Los resultados de esta Tesis sugieren que la dinámica actual de invasión no tendría mayores limitaciones y que *C. franchetii* podría continuar expandiéndose tanto hacia mayores altitudes como “horizontalmente” en los gradientes locales. Como se discutió más arriba, esto sería posible debido a las características funcionales de *C. franchetii* que le permitirían hacer frente a un amplio rango ambiental en el área de estudio, aún sin modificar localmente sus atributos, y a la elevada aptitud en los gradientes evaluados, que indican un buen desempeño general. Más aún, en particular, el crecimiento de *C. franchetii* fue mayor con la altitud (Capítulo 5). De todas formas, los datos obtenidos para *P. australis* sugieren que las partes más elevadas del gradiente (más de 2000 m s.n.m, donde aún *C. franchetii* es muy poco abundante; Giorgis et al. 2011, Capítulo 3) implican un cambio de condiciones ambientales comparativamente más profundas que en el resto del gradiente y, por lo tanto, la continuidad de los patrones de *C. franchetii* deberían ser evaluados específicamente en esas altitudes. Tecco et al. (2016) determinaron para el rango completo de las Sierras Grandes de Córdoba (i.e. 900 a 2700 m s.n.m.) que las principales leñosas invasoras del Bosque Serrano, las cuales aún no están presentes o no son tan abundantes como *C. franchetii* en las Sierras Grandes (ver Giorgis et al. 2011), no tendrían limitaciones climáticas para el establecimiento de renovales por encima de sus rangos altitudinales actuales, al menos hasta los 2400 m s.n.m. Aún más, se ha indicado

que *C. franchetii* sería una especie con una elevada tolerancia al frío (Maráczki 2014). En conjunto estos datos hacen suponer un avance inminente de la invasión hacia las mayores altitudes y, en particular, a través de valles y laderas donde su mayor ocurrencia sugiere que el establecimiento de nuevos individuos es más fácil. Cabe aclarar aquí que la dinámica actual y futura sobre la que se intenta hipotetizar en esta discusión está referida, principalmente, a la forma en la que *C. franchetii* se relaciona y podría relacionarse en un futuro con el medio abiótico. Sin embargo, con el avance de la invasión es posible que las interacciones bióticas, ya sean positivas o negativas, tomen mayor relevancia (Dietz y Edwards 2006; Pollnac y Rew 2014) y merezcan un abordaje particular.

Por otra parte, aunque *C. franchetii* no mostró un ajuste intraespecífico de sus estrategias funcionales a los gradientes ambientales (Capítulos 5 y 6), no puede descartarse que este proceso finalmente termine ocurriendo. Que ocurra o no dependerá de los costos y beneficios en cuanto a la inversión de recursos y los impactos en el desempeño (Alpert y Simms 2002; Valladares et al. 2007) y, por lo tanto, en la capacidad invasora de *C. franchetii*. El comportamiento de *P. australis* en el rango altitudinal evaluado sugiere que el ajuste preciso de las estrategias funcionales a los gradientes ambientales puede redundar en algún tipo de beneficio adaptativo para la especie. Como se determinó en el experimento de jardín común (Capítulo 6), la nativa *P. australis* estaría ajustando sus poblaciones a la altitud mediante plasticidad fenotípica (al menos en este rango altitudinal, ver Marcora et al. 2016). Se ha registrado en otras leñosas este tipo de ajuste plástico a la altitud (Premoli y Brewer 2007; Bresson et al. 2011; Thomas 2011), aunque, en general, la evaluación del rol de la plasticidad y la adaptación local en leñosas son escasos en la literatura (Thomas 2011). Los resultados del jardín común indican que en *C. franchetii* la plasticidad fenotípica también podría ser relevante en un futuro ajuste de sus atributos funcionales. Asimismo, la variación en los caracteres funcionales observada entre años en ambas especies, y que no era esperada, también sugiere una buena capacidad de responder plásticamente. Particularmente, esa variación intraespecífica, que es plástica en sentido estricto ya que proviene de la medición de los mismos individuos en dos temporadas diferentes, podría ser adaptativa en *C. franchetii* (y también en *P. australis*) ya que ocurrió en el sentido del cambio climático interanual (ver Capítulo 2 y 5). Por lo tanto, un ajuste plástico a los gradientes ambientales sería posible en esta invasora, si redundaría en algún beneficio en la

aptitud y en su invasividad. En cuanto a la capacidad de evolucionar en respuesta a los gradientes evaluados y en particular al gradiente altitudinal, los resultados de la Tesis no brindan elementos suficientes para concluir sobre si es o no posible. Lett et al. (2015) reportaron niveles elevados de variabilidad genética para esta especie en el área de estudio debido a un elevado número de introducciones desde diferentes fuentes, pero esa valoración se hizo en marcadores genéticos que, por definición, no tienen valor adaptativo para las especies (Dlugoush y Parker 2008). En el jardín común no se detectó adaptación local y se observó escasa variabilidad a nivel de familias en los caracteres funcionales evaluados, sugiriendo un bajo potencial evolutivo (Parker et al. 2003; Maron et al. 2004; Matesanz et al. 2014). Para profundizar la evaluación de la capacidad evolutiva de *C. franchetii* podrían estudiarse diferencias entre poblaciones con mayores diferencias altitudinales, por ejemplo, incluyendo poblaciones del Bosque Serrano. Además, puede complementarse con experimentos de trasplante recíproco entre esas poblaciones. Una evaluación del potencial evolutivo de *C. franchetii* sería de relevancia ya que algunos autores advierten que la capacidad de evolucionar implica un proceso de invasión más complejo, más difícil de predecir y probablemente con un potencial de invasión mucho mayor (Parker et al. 2003; Zenni et al. 2014).

Finalmente, surgen dos preguntas a partir de lo discutido: ¿Por qué hay una respuesta plástica de *C. franchetii* frente a las variaciones climáticas interanuales y no a la altitud? y ¿Cuál será la respuesta de la invasora frente al cambio climático? Respecto a la primera pregunta, se necesita un trabajo específico sobre esta temática para tener una respuesta. Comparar poblaciones separadas por un rango altitudinal mayor y hacer un seguimiento más largo en el tiempo serían los primeros pasos en este sentido. De todas formas, se debe aclarar que la respuesta al gradiente espacial (a la altitud y la heterogeneidad de la topografía y el suelo) constituye lo que definimos en esta tesis como *variabilidad intraespecífica*, mientras que la respuesta interanual, si bien se midió a nivel de población, proviene de la medición repetida de los mismos individuos, indicando que se trata de *plasticidad fenotípica* (en sentido estricto). Por lo tanto, se trataría de dos procesos similares y relacionados, pero que ocurren en dos escalas diferentes (individuos y especie) y, por lo tanto, no enteramente comparables. En cuanto a la respuesta al cambio climático, las respuestas plásticas a la variación climática interanual observadas en la tesis indican

que es un mecanismo por el cual ambas especies podrían responder al cambio climático. No obstante, por las mismas estrategias que permiten a la invasora ubicarse a menores altitudes en el gradiente altitudinal y que, como se discutió, permitirían enfrentarse a condiciones más restrictivas en cuanto a temperatura y disponibilidad de agua, sería esperable que *C. franchetii* tolere mejor que *P. australis* un aumento de la temperatura como también un mayor estrés hídrico si ambos gradientes se “movieran” en la altitud (Marcora et al. 2008; Alexander et al. 2016).

¿Cuáles podrían ser algunos de los impactos de la invasión de C. franchetii en las Sierras Grandes de Córdoba?

Como se mencionó, las invasiones biológicas tienen en la actualidad un rol preponderante en la alteración de los ecosistemas naturales. En ese contexto el estudio de los impactos de las invasiones biológicas es un área en creciente desarrollo y de creciente interés (Parker et al. 1999; Vilà et al. 2011; Foxcroft et al. 2013). En líneas generales se sabe que algunas especies de plantas invasoras pueden tener importantes impactos en las características comunitarias (riqueza, diversidad, patrones de dominancia), así como efectos directos o indirectos en otros niveles tróficos (Vilà et al. 2006; Powell et al. 2011) en la dinámica de disturbios (por ejemplo, en el régimen de fuego; Brooks et al. 2004; Mandle et al. 2011) y ciclos biogeoquímicos (N, C, agua; Liao et al. 2008; Le Maitre et al. 2015; Furey et al. 2014; Whitworth-Hulse 2017), y, en última instancia, en los servicios que los diferentes ecosistemas prestan (Mack et al. 2000; Levine et al. 2003; Foxcroft et al. 2013; Vilà et al. 2011). Tal es así que cuando se calculan los impactos económicos de algunas especies, éstos llegan a ser millonarios (Pimentel et al. 2005; Vilà et al. 2009; Foxcroft et al. 2013). Particularmente, la presencia de plantas invasoras en montañas es baja en comparación con áreas de menor altitud y con mayor influencia humana. De esas invasoras, hasta ahora se conocen unas pocas con impactos ecológicos relevantes (Alexander et al. 2016; Withworth-Hulse 2017). De especial relevancia serían árboles y arbustos extendiéndose sobre pastizales de montaña, ya que pueden provocar cambios sustanciales en la composición y dinámica comunitaria (Dullinger et al. 2003; McCulley y Jackson 2012; Jobbágy et al. 2013; Rundel et al. 2014).

Si bien esta Tesis no fue diseñada para evaluar los impactos de la invasión por *C. franchetii* en las Sierras Grandes de Córdoba, a partir de la información obtenida se puede hipotetizar sobre algunos de ellos. Por un lado, si continúa la expansión altitudinal y horizontal de *C. franchetii* en el área, es posible que termine teniendo un efecto negativo sobre la leñosa nativa *P. australis*. En el Capítulo 3 se determinó que *C. franchetii* ocurre, actualmente, con más probabilidad en los mismos hábitats que *P. australis* (en laderas con pendiente marcada y fondos de valle, protegido del ganado y el disturbio y con bastante disponibilidad hídrica). De llegar a producirse competencia directa entre ambas, la mayor aptitud promedio de *C. franchetii* tanto en la altitud como en el gradiente topográfico local podría implicar el desplazamiento de *P. australis* hacia hábitats menos favorables, provocando una retracción mayor de sus poblaciones (ver MacDougall et al. 2009; Renison et al. 2002, 2004, 2006; Torres et al. 2008; Giorgis et al. 2010). Por otro lado, a nivel de ecosistema, las características funcionales de *C. franchetii* sugieren que no tendría un impacto obvio, en comparación con *P. australis*. Al tratarse de una especie conservativa y con una estrategia segura en el transporte de agua, habría un consumo más lento (aunque también una liberación más lenta) de estos recursos y por lo tanto no significaría un riesgo directo para la dinámica de estos recursos, al menos en el sentido de un consumo más rápido de lo que se podría sostener en este ecosistema. De todas formas, el impacto principal de *C. franchetii* podría producirse si esta especie coloniza y llega a dominar o co-dominar los pastizales de altura (Alexander et al. 2016). Es conocido que el enriquecimiento de pastizales con leñosas provoca profundos cambios ecosistémicos, como alteración en la productividad, la diversidad de especies, el almacenamiento de carbono y la dinámica hídrica, entre otros (Eldridge et al. 2011, 2015; McCulley y Jackson 2012; Jobbágy et al. 2013, pero ver Eldridge y Soliveres 2014). En particular, las Sierras Grandes son cabecera de las principales cuencas hídricas de la provincia de Córdoba y se sabe que en el área de estudio las cuencas rugosas y con gran proporción de valles son los más importantes para asegurar la provisión de agua en la temporada seca (Cingolani et al. 2015). Por lo tanto, sería de especial relevancia controlar la invasión de *C. franchetii* en esos paisajes, así como estudiar sus posibles impactos en relación con otros miembros dominantes de la comunidad. En ese sentido, se debe mencionar que la preferencia actual por hábitats más protegidos de disturbios, coincidiendo con la nativa *P. australis*, así como su amplia tolerancia ambiental y su elevada aptitud indican una especie exótica de difícil manejo. Es

posible que las estrategias deban centrarse en la erradicación de fuentes de propágulos a lo largo del gradiente altitudinal, así como en la prevención del ingreso de nuevos individuos y semillas.

Conclusiones

¿Cuáles son los principales aportes de la tesis en la comprensión de la invasión por *C. franchetii* en las Sierras de Córdoba?

- Contrariamente a lo esperado, la variabilidad intraespecífica de las estrategias funcionales en los gradientes estudiados no estaría explicando la capacidad invasora de *C. franchetii*. Sin embargo, una estrategia más conservativa en el uso de los recursos y más segura en el transporte del agua junto con una mayor aptitud en comparación con *P. australis* permitirían a *C. franchetii* establecerse exitosamente en un rango ambiental más amplio que la nativa, tanto en la altitud como en la heterogeneidad local.
- Se determinó que no habría mayores limitaciones para que la invasión por *C. franchetii* continúe su expansión altitudinal, dadas las características funcionales descritas para la invasora y su relación con los principales gradientes ambientales. La expansión ocurriría principalmente a través de hábitats más protegidos de disturbios, con mayor humedad y con menor cobertura de pastizal. Además, es la primera descripción de los hábitats que esta especie va ocupando en el área de estudio.
- En ambas especies predominó la plasticidad fenotípica en la variabilidad de los caracteres en el gradiente altitudinal. Además, fuera de lo esperado, constituyó un mecanismo de respuesta frente a las variaciones climáticas interanuales, sugiriendo que podría tener un rol preponderante en futuro de la invasión.
- De continuar la expansión, y dada la similitud de los hábitats donde ambas especies ocurren más frecuentemente, *C. franchetii* podría constituir un riesgo para las poblaciones de *P. australis*. Asimismo, la posibilidad de un enriquecimiento por leñosas de los pastizales de altura y sus impactos potenciales, principalmente en la dinámica hídrica del sistema, debería ser específicamente abordados.

¿Cuáles son los principales aportes de esta Tesis a la teoría de invasiones en general y en montañas en particular?

En la presente Tesis se abordó el problema de los mecanismos que promueven las invasiones en general y en ecosistemas de montañas en particular. Específicamente, se abordó desde la perspectiva de la invasividad, es decir desde las características de las especies exóticas que aumentarían su potencial invasor. En ese contexto más general, algunos de los aportes, a nivel teórico y práctico, son:

- Se encontró evidencia de que la divergencia entre plantas exóticas y nativas, equivalentes en algún sentido, es beneficiosa para la invasión, aún bajo condiciones ambientales severas como las presentes en ecosistemas de montañas. En este sentido, se encontró un patrón de “Intentarlo más”, reforzando la propuesta de que los caracteres que permiten a una especie exótica volverse invasora son contexto dependiente y van en el sentido de un uso más “ventajoso” de los recursos disponibles en el hábitat invadido (Funk y Vitousek 2007; Tecco et al. 2010). En particular, se demuestra que las invasoras no siempre son más adquisitivas que las especies nativas equivalentes, aunque sería importante que mantengan una mayor aptitud.
- Los resultados indicaron que la divergencia en las estrategias funcionales evaluadas no provoca una separación de nicho y una potencial coexistencia de las especies, tal como se esperaría bajo la teoría de nicho y de ensamble de comunidades. Al contrario, se observó que las características de la especie invasora le permitirían ocupar un rango ambiental más amplio y que incluye al de la especie nativa. Así, se propone que la divergencia funcional puede redundar en un beneficio para la especie invasora si provoca una separación de nicho con las especies que compite (o podría competir) o si permite ocupar un rango ambiental más amplio, principalmente si la invasora puede superar a las nativas mediante una mejor aptitud.
- La descripción de la invasora (sus estrategias funcionales y su elevada aptitud en todos los gradientes) se ajusta a lo predicho por la Hipótesis de Filtros Ecológicos Direccionales, para las invasiones en montañas (Alexander et al. 2011). Es decir, C.

franchetii tiene características que permiten considerarla “generalista”, bajo esas condiciones ambientales. Asimismo, su mayor abundancia en las áreas de menor altitud terminaría de coincidir con lo esperado bajo esa hipótesis.

- No se encontró evidencia que indique que la variabilidad a nivel de especie sea un mecanismo necesario ni favorable para el proceso de invasión, como se viene proponiendo en la teoría de invasiones en general y en montañas en particular (Daehler 2003; Alexander et al. 2016).
- La variabilidad intraespecífica de los caracteres, aunque no fue determinante para la invasión, estuvo principalmente mediada por plasticidad fenotípica. Además, se detectó plasticidad en respuesta a variaciones interanuales, indicando que es un proceso común y con probable relevancia en los estadios iniciales de la invasión. No se encontró evidencia de mecanismos de evolución rápida, aunque no se puede descartar que ésta finalmente ocurra.
- Finalmente, todos los abordajes descritos se hicieron en especies leñosas y a campo, intentando extender teorías elaboradas mayormente a partir de especies no leñosas y de condiciones experimentales, a esta forma de vida y bajo condiciones naturales y, en particular, abarcando gradientes ambientales complejos de los ecosistemas de montañas. Asimismo, se presentó un enfoque más directo en las características de las especies que invaden montañas.

Consideración final

La caracterización que se realizó de la especie *C. franchetii* en cuanto a sus estrategias funcionales puede utilizarse para evaluar el riesgo de expansión de otras especies presentes en el pool de exóticas de las áreas a menores altitudes, donde los niveles de disturbio y de invasión son mucho mayores. En este sentido, puede identificarse como especies potencialmente invasoras de las Sierras Grandes de Córdoba a aquellas plantas exóticas que posean atributos funcionales similares a *C. franchetii* y también una elevada aptitud en una variedad de condiciones ambientales (preferentemente evaluado en los gradientes estudiados en esta Tesis). De esta manera, la identificación de especies que representan un riesgo potencial permite enfocar esfuerzos de manejo tanto en la prevención de la introducción de sus propágulos, así como en la contención temprana de

su dispersión en este sistema de montañas que provee de importantes servicios ecosistémicos a gran parte de la población de la provincia de Córdoba.

Bibliografía

- Ackerly, D. D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74(1), 25-44.
- Ackerly, D. D., y Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology Letters*, 10(2), 135-145.
- Ackerly, D. D., Dudley, S. A., Sultan, S. E., Schmitt, J., Coleman, J. S., Linder, C. R., y Lechowicz, M. J. (2000). The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions: New research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *AIBS Bulletin*, 50 (11), 979-995.
- Acosta, A., Díaz, S, Menghi, M., y Cabido, M. (1992). Patrones comunitarios a diferentes escalas espaciales en pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 65, 195-207.
- Agresti, A. (2003). *Categorical data analysis*. 2da edición. John Wiley & Sons. New Jersey, USA.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., y Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604-613.
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., y Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 217-225.
- Alexander, J. M., Naylor, B., Poll, M., Edwards, P. J., y Dietz, H. (2009). Plant invasions along mountain roads: the altitudinal amplitude of alien Asteraceae forbs in their native and introduced ranges. *Ecography*, 32(2), 334-344.
- Alexander, J. M., Lembrechts, J. J., Cavieres, L. A., Daehler, C., Haider, S., Kueffer, C., y Rew, L. J. (2016). Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alpine Botany*, 126(2), 89-103.
- Alexander, J. M., Kueffer, C., Daehler, C. C., Edwards, P. J., Pauchard, A., Seipel, T., y McDougall, K. (2011). Assembly of nonnative floras along elevational gradients

explained by directional ecological filtering. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 656-661.

- Alpert, P., Bone, E., y Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3(1), 52-66.
- Alpert, P., y Simms, E. L. (2002). The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology*, 16(3), 285-297.
- Ansari, S., y Daehler, C. C. (2010). Life history variation in a temperate plant invader, *Verbascum thapsus* along a tropical elevational gradient in Hawaii. *Biological Invasions*, 12(12), 4033-4047.
- Arévalo, J. R., Delgado, J. D., Otto, R., Naranjo, A., Salas, M., y Fernández-Palacios, J. M. (2005). Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(3), 185-202.
- Baker, H.G. (1965). Characteristics and modes of origin of weeds. En: Baker, H.G. y Stebbins, G.L. [eds] *The Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, New York, pp. 147–169.
- Becker, A., Körner, C., Brun, J. J., Guisan, A., y Tappeiner, U. (2007). Ecological and land use studies along elevational gradients. *Mountain Research and Development*, 27(1), 58-65.
- Bhaskar, R., y Ackerly, D. D. (2006). Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 353-359.
- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuma, L., Rogers, W. E., Siemann, E., y Prati, D. (2005). Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, 144(1), 1-11.
- Bresson, C. C., Vitasse, Y., Kremer, A., y Delzon, S. (2011). To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree Physiology*, 31(11), 1164-1174.
- Brooks, M. L., D'antonio, C. M., Richardson, D. M., Grace, J. B., Keeley, J. E., DiTomaso, J. M., ... y Pyke, D. (2004). Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience*, 54(7), 677-688.

- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279.
- Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Scholz, F. G., Franco, A. C., y Bustamante, M. (2004). Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*, 24(8), 891-899.
- Byars, S. G., Papst, W., y Hoffmann, A. A. (2007). Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution*, 61(12), 2925-2941.
- Cabido, M., Breimer, R., y Vega, G. (1987). Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mountain Research and Development*, 7(1),25-42.
- Cabido, M., Funes, G., Pucheta, E., Vendramini, F., y Díaz, S. (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: 12. *Candollea*, 53(2), 321-331.
- Cabido, M., Antón, A., Cabrera, M., Cingolani, A., Di Tada, I., Enrico, L., Funes, G., Haro, G., Polop, J., Renison, D., Rodríguez, V., Roqué Garzón, J., Rosacher, C., y Zak, M. (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*. Reporte. Córdoba: Administración de Parques Nacionales.
- Cabrera, A.L. (1976). *Regiones fitogeográficas argentinas*. 2 ed. Enciclopedia Argentina. De Agricultura y Jardinería. ACME, Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, H. M., Rada, F., y Cavieres, L. (1998). Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. *Oecologia*, 114(2), 145-152.
- Callaway, R. M., y Maron, J. L. (2006). What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology & Evolution*, 21(7), 369-374.
- Carboni, M., Münkemüller, T., Lavergne, S., Choler, P., Borgy, B., Violle, C., ... y Thuiller, W. (2016). What it takes to invade grassland ecosystems: traits, introduction history and filtering processes. *Ecology Letters*, 19(3), 219-229.

- Catford, J. A., Jansson, R., y Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15(1), 22-40.
- Charles, H., y Dukes, J. S. (2007). Impacts of invasive species on ecosystem services. En Nentwig, W. [ed.] *Biological invasions* (pp. 217-237). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Chapin F.S., Matson P.A. y Vitousek P.M. (2011) Decomposition and Ecosystem Carbon Budgets. En Chapin F.S., Matson P.A. y Vitousek P.M. (eds.) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2da ed., Springer, New York.
- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., ... y Mack, M. C. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234.
- Chapin III, F. S., y Korner, C. (1996). Arctic and alpine biodiversity: its patterns, causes and ecosystem consequences. En Mooney, H.A, Cushman, J. H., Medina, E. Sala, O. E. y Schulze, E. D. [eds.] *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective* (pp. 7-32). John Wiley & Sons Ltd.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., y Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351-366.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H. T., y Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16(6), 2356-2367.
- Chevin, L. M., Lande, R., y Mace, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8(4), e1000357.
- Chytrý, M., Jarošík, V., Pyšek, P., Hájek, O., Knollová, I., Tichý, L., y Danihelka, J. (2008). Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology*, 89(6), 1541-1553
- Cingolani, A. M., Cabido, M. R., Renison, D., y Solís Neffa, V. (2003). Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 223-232.
- Cingolani, A. M., Poca, M., Giorgis, M. A., Vaieretti, M. V., Gurvich, D. E., Whitworth-Hulse, J. I., y Renison, D. (2015). Water provisioning services in a seasonally dry subtropical mountain: Identifying priority landscapes for conservation. *Journal of Hydrology*, 525, 178-187.

- Cingolani, A. M., Renison, D., Tecco, P. A., Gurvich, D. E., y Cabido, M. (2008). Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *Journal of Biogeography*, 35(3), 538-551.
- Cingolani, A. M., Renison, D., Zak, M. R., y Cabido, M. R. (2004). Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote Sensing of Environment*, 92(1), 84-97.
- Cingolani, A. M., Vaieretti, M. V., Giorgis, M. A., Poca, M., Tecco, P. A., y Gurvich, D. E. (2014). Can livestock grazing maintain landscape diversity and stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(4), 143-153.
- Cleland, E. E. (2011). Trait divergence and the ecosystem impacts of invading species. *New Phytologist*, 189(3), 649-652.
- Colladon, L. (2004) Temperaturas medias mensuales 1994-2003, Cuenca del río San Antonio: Sistema del Río Suquía, Provincia de Córdoba. Instituto Nacional del Agua. Córdoba, Argentina
- Colladon, L. (2014) Síntesis pluviométrica 1992-2012, Cuenca del río San Antonio: Sistema del Río Suquía, Provincia de Córdoba. 1a ed. Instituto Nacional del Agua. Argentina
- Cordell, S., Goldstein, G., Mueller-Dombois, D., Webb, D., y Vitousek, P. M. (1998). Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, 113(2), 188-196.
- Cornelissen, J. H. C., Cerabolini, B., Castro-Diez, P., Villar-Salvador, P., Montserrat-Martí, G., Puyravaud, J. P., ... y Aerts, R. (2003a). Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science*, 14(3), 311-322.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... y Pausas, J. G. (2003b). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Cornwell, W. K., y Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1), 109-126.

- Cornwell, W. K., Schwillk, D. W., y Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471.
- Craine, J. M., y Lee, W. G. (2003). Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 134(4), 471-478.
- Daehler, C. C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 183-211.
- 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(1), 11-21.
- Davidson, A. M., Jennions, M., y Nicotra, A. B. (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 14(4), 419-431.
- de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C. H., Boulangeat, I., Mazel, F., y Thuiller, W. (2013a). Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography*, 36(3), 393-402.
- de Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H. C., Lavorel, S., y Sykes, M. T. (2013b). Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101(5), 1237-1244
- Diaz, H. F., Grosjean, M., y Graumlich, L. (2003). Climate variability and change in high elevation regions: past, present and future. *Climatic Change*, 59(1-2), 1-4.
- Diaz, S., y Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655.
- Diaz, S., Cabido, M., y Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9(1), 113-122.
- Díaz, S., Cabido, M., Zak, M., Martínez Carretero, E., y Aranibar, J. (1999). Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 10(5), 651-660.
- Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., ... y Band, S. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 295-304.

- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... y Garnier, E. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167.
- Díaz Vélez, M. C., Sérsic, A. N., Traveset, A., y Paíaro, V. (2018). The role of frugivorous birds in fruit removal and seed germination of the invasive alien *Cotoneaster franchetii* in central Argentina. *Austral Ecology*, 43: 558-566.
- Dietz, H., y Edwards, P. J. (2006). Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology*, 87(6), 1359-1367.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W., (2017a) *InfoStat versión 2017*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. [<http://www.infostat.com>].
- Di Rienzo, J.A., Macchiavelli, E., Casanoves, F., (2017b). *Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat. Actualización 2017*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Drenovsky, R. E., Grewell, B. J., D'antonio, C. M., Funk, J. L., James, J. J., Molinari, N., ... y Richards, C. L. (2012 a). A functional trait perspective on plant invasion. *Annals of Botany*, 110(1), 141-153.
- Drenovsky, R. E., Khasanova, A., y James, J. J. (2012b). Trait convergence and plasticity among native and invasive species in resource-poor environments. *American Journal of Botany*, 99(4), 629-639.
- Dlugosch, K. M., y Parker, I. M. (2008). Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, 17(1), 431-449
- Dullinger, S., Dirnböck, T., y Grabherr, G. (2003). Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the northern calcareous Alps, Austria. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35(4), 434-441.
- Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6(6), 503-523.
- Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Roger, E., Reynolds, J. F., y Whitford, W. G. (2011). Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14(7), 709-722.

- Eldridge, D. J., y Soliveres, S. (2014). Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany*, 62(7), 594-608.
- Enrico, L., Funes, G., y Cabido, M. (2004). Regeneration of *Polylepis australis* Bitt. in the mountains of central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 190(2-3), 301-309.
- Fajardo, A., y Piper, F. I. (2011). Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist*, 189(1), 259-271.
- Foxcroft, L. C., Pyšek, P., Richardson, D. M., Pergl, J., y Hulme, P. E. (2013). The bottom line: impacts of alien plant invasions in protected areas. En Foxcroft, L. C., Pyšek, P., Richardson, D. M., y Genovesi, P (eds) *Plant invasions in protected areas. Patterns, problems and challenges. Invading nature—Springer series in invasion ecology*, 7. Springer, Dordrecht.
- Funk, J. L. (2008). Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*, 96(6), 1162-1173.
- Funk, J. L. (2013). The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology*, 1(1).
- Funk, J. L., Cleland, E. E., Suding, K. N., y Zavaleta, E. S. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(12), 695-703.
- Funk, J. L., Nguyen, M. A., Standish, R. J., Stock, W. D., y Valladares, F. (2017). Global resource acquisition patterns of invasive and native plant species do not hold at the regional scale in Mediterranean type ecosystems. *Biological Invasions*, 19(4), 1143-1151.
- Funk, J. L., Standish, R. J., Stock, W. D., y Valladares, F. (2016). Plant functional traits of dominant native and invasive species in Mediterranean-climate ecosystems. *Ecology*, 97(1), 75-83.
- Funk, J. L., y Vitousek, P. M. (2007). Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 446(7139), 1079.
- Furey, C., Tecco, P. A., Perez-Harguindeguy, N., Giorgis, M. A., y Grossi, M. (2014). The importance of native and exotic plant identity and dominance on decomposition patterns in mountain woodlands of central Argentina. *Acta Oecologica*, 54, 13-20.

- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., y Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15(5), 688-695.
- Gianoli, E., y Valladares, F. (2011). Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105(1), 1-7.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., y Cabido, M. (2013). El efecto del fuego y las características topográficas sobre la vegetación y las propiedades del suelo en la zona de transición entre bosques y pastizales de las sierras de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 48(3-4), 493-513.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Tecco, P. A., Chiapella, J., Chiarini, F., y Cabido, M. (2017). Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation gradients in central Argentina. *Applied Vegetation Science*.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Tecco, P. A., Cabido, M., Poca, M., y von Wehrden, H. (2016). Testing alien plant distribution and habitat invasibility in mountain ecosystems: growth form matters. *Biological Invasions*, 18(7), 2017-2028.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Teich, I., Renison, D., y Hensen, I. (2010). Do *Polylepis australis* trees tolerate herbivory? Seasonal patterns of shoot growth and its consumption by livestock. *Plant Ecology*, 207(2), 307-319.
- Giorgis, M. A., y Tecco, P. A. (2014). Árboles y arbustos invasores de la Provincia de Córdoba (Argentina): una contribución a la sistematización de bases de datos globales. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 49(4), 581-603.
- Giorgis, M. A., Tecco, P. A., Cingolani, A. M., Renison, D., Marcora, P., y Paiaro, V. (2011). Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions*, 13(6), 1423-1434.
- Givnish, T. J. (1978). Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment. *Acta Biotheoretica*, 27(6), 83-142.
- Godoy, O., Valladares, F., y Castro-Díez, P. (2011). Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity. *Functional Ecology*, 25(6), 1248-1259.
- Grassein, F., Till-Bottraud, I., y Lavorel, S. (2010). Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Annals of Botany*, 106(4), 637-645.

- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.
- Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G., Cornelissen, J. H. C., Rorison, I. H., ... y Booth, R. E. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 259-281.
- Grime, J. P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17(2), 255-260.
- Gross, N., Börger, L., Duncan, R. P., y Hulme, P. E. (2013). Functional differences between alien and native species: do biotic interactions determine the functional structure of highly invaded grasslands? *Functional Ecology*, 27(5), 1262-1272.
- Grytnes, J. A., y Vetaas, O. R. (2002). Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist*, 159(3), 294-304.
- Guo, Q., Fei, S., Shen, Z., Iannone, B. V., Knott, J., y Chown, S. L. (2018). A global analysis of elevational distribution of non-native versus native plants. *Journal of Biogeography*, 45, 793–803.
- Hacke, U. G., y Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4(2), 97-115.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Wheeler, J. K., y Castro, L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26(6), 689-701.
- Hagedorn, F., Mulder, J., y Jandl, R. (2010). Mountain soils under a changing climate and land-use. *Biogeochemistry*, 97(1), 1-5.
- Haider, S., Alexander, J., Dietz, H., Trepl, L., Edwards, P. J., y 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(12), 4003-4018.
- Haider, S., Kueffer, C., Bruehlheide, H., Seipel, T., Alexander, J. M., Rew, L. J., ... y Naylor, B. J. (2018) Mountain roads and non-native species modify elevational patterns of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, doi: 10.1111/geb.12727.

- Haider, S., Kueffer, C., Edwards, P. J., y Alexander, J. M. (2012). Genetically based differentiation in growth of multiple non-native plant species along a steep environmental gradient. *Oecologia*, 170(1), 89-99.
- Hart, S. P., Schreiber, S. J., y Levine, J. M. (2016). How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology Letters*, 19(8), 825-838.
- Heberling, J. M., Kichey, T., Decocq, G., y Fridley, J. D. (2015). Plant functional shifts in the invaded range: a test with reciprocal forest invaders of Europe and North America. *Functional Ecology*, 30(6), 875-884.
- Heger, T., Pahl, A. T., Botta-Dukát, Z., Gherardi, F., Hoppe, C., Hoste, I., ... y Kollmann, J. (2013). Conceptual frameworks and methods for advancing invasion ecology. *Ambio*, 42(5), 527-540.
- Hensen, I., Teich, I., Hirsch, H., Wehrden, H., y Renison, D. (2011). Range-wide genetic structure and diversity of the endemic tree line species *Polylepis australis* (Rosaceae) in Argentina. *American Journal of Botany*, 98(11), 1825-1833.
- Hernández-Calderón, E., Méndez-Alonzo, R., Martínez-Cruz, J., González-Rodríguez, A., y Oyama, K. (2014). Altitudinal changes in tree leaf and stem functional diversity in a semi-tropical mountain. *Journal of Vegetation Science*, 25(4), 955-966.
- Hobbs, R. J. (2000). Land-use changes and invasions. En Mooney, H. A. y Hobbs, R.J. [eds.] *Invasive species in a changing world*, 55-64.
- Hoch, G., y Körner, C. (2005). Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology*, 19(6), 941-951.
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., ... y Bogard, A. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area?. *Annals of Botany*, 108(7), 1337-1345.
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P., y Thompson, K. (1999). Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 282-294.
- Hovenden, M. J., y Vander Schoor, J. K. (2004). Nature vs nurture in the leaf morphology of Southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). *New Phytologist*, 161(2), 585-594.
- Hoyos, L. E., Gavier-Pizarro, G. I., Kuemmerle, T., Bucher, E. H., Radeloff, V. C., y Tecco, P. A. (2010). Invasion of glossy privet (*Ligustrum lucidum*) and native forest loss in the Sierras Chicas of Córdoba, Argentina. *Biological Invasions*, 12(9), 3261-3275.

- Hubbell, S. P. (1997). A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, 16(1), S9-S21.
- Hubbell, S.P. (2001). *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Huenneke, L. F., Hamburg, S. P., Koide, R., Mooney, H. A., y Vitousek, P. M. (1990). Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology*, 71(2), 478-491.
- Hulshof, C. M., Violle, C., Spasojevic, M. J., McGill, B., Damschen, E., Harrison, S., y Enquist, B. J. (2013). Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 921-931.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist*, 93(870), 145-159.
- Ishida, A., Nakano, T., Yazaki, K., Matsuki, S., Koike, N., Lauenstein, D. L., ... y Yamashita, N. (2008). Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, 156(1), 193.
- ISTA (1996). International rules for seed testing. *Seed Science and Technology*, 13, 299–513.
- Jobbágy, E. G., Acosta, A. M., y Noretto, M. D. (2013). Rendimiento hídrico en cuencas primarias bajo pastizales y plantaciones de pino de las sierras de Córdoba (Argentina). *Ecología Austral*, 23(2), 87-96.
- Julio, N., Sobral, A., Dueñas, J. R., Di Rienzo, J., Renison, D., y Hensen, I. (2008). RAPD and ISSR markers indicate diminished gene flow due to recent fragmentation of *Polylepis australis* woodlands in central Argentina. *Biochemical Systematics and Ecology*, 36(5-6), 329-335.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., y Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98(5), 1134-1140.
- Kang, M., Chang, S. X., Yan, E. R., y Wang, X. H. (2014). Trait variability differs between leaf and wood tissues across ecological scales in subtropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 25(3), 703-714.
- Kawecki, T. J., y Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), 1225-1241.

- Keddy, P. A. (1992). A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, 6(6), 621-626.
- Kessler, M., 2006. Bosques de *Polylepis*. En Moraes, M., Øllgaard, B., Kvist, L.P., Borchsenius, F., y Balslev, H. (eds.) *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. Kessler, M., Kühn, A., Solís Neffa, V. G., y Hensen, I. (2014). Complex geographical distribution of ploidy levels in *Polylepis australis* (Rosaceae), an endemic tree line species in Argentina. *International Journal of Plant Sciences*, 175(8), 955-961.
- Körner, C. (1989). The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 81(3), 379-391.
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 2da ed. Springer Science & Business Media. Berlín, Alemania.
- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569-574.
- Körner, C. (2012). Treelines will be understood once the functional difference between a tree and a shrub is. *Ambio*, 41(3), 197-206.
- Körner, C. (2016). Plant adaptation to cold climates [version 1; referees: 2 approved]. *F1000Research*, 5(F1000 Faculty Rev):2769
- Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., y Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29(5), 592-599.
- Kueffer, C., McDougall, K., Alexander, J., Daehler, C., Edwards, P., Haider, S., ... y Rew, L. J. (2013). Plant invasions into mountain protected areas: assessment, prevention and control at multiple spatial scales. En Foxcroft, L. C., Pyšek, P., Richardson, D. M. y Genovesi, P. [eds.] *Plant invasions in protected areas. Patterns, problems and challenges. Invading nature—Springer series in invasion ecology*, 7. Springer, Dordrecht.
- Lajoie, G., y Vellend, M. (2015). Understanding context dependence in the contribution of intraspecific variation to community trait–environment matching. *Ecology*, 96(11), 2912-2922.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., Pons, T. L. (2008) *Plant Physiological Ecology*. 2da ed. Springer, New York.

- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S., ... y Urcelay, C. (2007). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? En Canadell, J. G., Pataki, D. E., Pitelka, L. F. [eds.] *Terrestrial ecosystems in a changing world* (pp. 149-164). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Lavorel, S., y Garnier, É. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545-556.
- Lázaro-Nogal, A., Matesanz, S., Godoy, A., Pérez-Trautman, F., Gianoli, E., y Valladares, F. (2015). Environmental heterogeneity leads to higher plasticity in dry-edge populations of a semi-arid Chilean shrub: insights into climate change responses. *Journal of Ecology*, 103(2), 338-350.
- Leffler, A. J., James, J. J., Monaco, T. A., y Sheley, R. L. (2014). A new perspective on trait differences between native and invasive exotic plants. *Ecology*, 95(2), 298-305.
- Leimu, R., y Fischer, M. (2008). A meta-analysis of local adaptation in plants. *PloS One*, 3(12), e4010.
- Leishman, M. R., Haslehurst, T., Ares, A., y Baruch, Z. (2007). Leaf trait relationships of native and invasive plants: community-and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 176(3), 635-643.
- Leishman, M. R., Thomson, V. P., y Cooke, J. (2010). Native and exotic invasive plants have fundamentally similar carbon capture strategies. *Journal of Ecology*, 98(1), 28-42.
- Le Maitre, D. C., Gush, M. B., y Dzikiti, S. (2015). Impacts of invading alien plant species on water flows at stand and catchment scales. *AoB Plants*, 7.
- Lembrechts, J. J., Alexander, J. M., Cavieres, L. A., Haider, S., Lenoir, J., Kueffer, C., ... y Rew, L. J. (2017a). Mountain roads shift native and non-native plant species' ranges. *Ecography*, 40(3), 353-364
- Lembrechts, J. J., Lenoir, J., Nuñez, M. A., Pauchard, A., Geron, C., Bussé, G., Milbau, A., y Nijs, I. (2017b). Microclimate variability in alpine ecosystems as stepping stones for non-native plant establishment above their current elevational limit. *Ecography*. [doi:[10.1111/ecog.03263](https://doi.org/10.1111/ecog.03263)]
- Lett, I., Hensen, I., Hirsch, H., y Renison, D. (2015). No differences in genetic diversity of *Cotoneaster franchetii* (Rosaceae) shrubs between native and non-native ranges. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 50(3), 377-384.

- Levine, J. M., Vila, M., Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grigulis, K., y Lavorel, S. (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1517), 775-781.
- Li, M., Chen, S., Zhou, R., Fan, Q., Li, F., y Liao, W. (2017). Molecular Evidence for Natural Hybridization between *Cotoneaster dielsianus* and *C. glaucophyllus*. *Frontiers in Plant Science*, 8, 704.
- Liao, H., D'antonio, C. M., Chen, B., Huang, Q., y Peng, S. (2016). How much do phenotypic plasticity and local genetic variation contribute to phenotypic divergences along environmental gradients in widespread invasive plants? A meta-analysis. *Oikos*, 125(7), 905-917.
- Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., ... y Li, B. (2008). Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: A meta-analysis. *New Phytologist*, 177(3), 706-714.
- Lingdi, L., y Brach, A. R. (2003). *Cotoneaster*. *Flora of China*, 9, 85-108.
- Linhart, Y. B., y Grant, M. C. (1996). Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 237-277.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., Rodríguez-Velázquez, J., Breugel, M., y Bongers, F. (2014). Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology*, 28(4), 1052-1058.
- Lomolino, M. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 3-13.
- MacArthur, R., y Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377-385.
- MacDougall, A. S., Gilbert, B., y Levine, J. M. (2009). Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, 97(4), 609-615.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., y Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3), 689-710.
- Mandle, L., Bufford, J. L., Schmidt, I. B., y Daehler, C. C. (2011). Woody exotic plant invasions and fire: reciprocal impacts and consequences for native ecosystems. *Biological Invasions*, 13(8), 1815-1827

- Marácz, K. (2014). Classification of foreign broadleaf evergreen shrubs to new winter hardiness zones based on their cold tolerance and ecophysiological examinations. Tesis Doctoral, University of Pannonia. Keszthely, Hungría.
- Marcora, P., Hensen, I., Renison, D., Seltmann, P., y Wesche, K. (2008). The performance of *Polylepis australis* trees along their entire altitudinal range: implications of climate change for their conservation. *Diversity and Distributions*, 14(4), 630-636.
- Marcora, P. I., Renison, D., País-Bosch, A. I., Cabido, M. R., y Tecco, P. A. (2013). The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 291, 300-307.
- Marcora, P. I., Tecco, P. A., Zeballos, S. R., y Hensen, I. (2016). Influence of altitude on local adaptation in upland tree species from central Argentina. *Plant Biology*, 19(2), 123-131.
- Marini, L., Bertolli, A., Bona, E., Federici, G., Martini, F., Prosser, F., y Bommarco, R. (2013). Beta-diversity patterns elucidate mechanisms of alien plant invasion in mountains. *Global Ecology and Biogeography*, 22(4), 450-460.
- Maron, J. L., Vila, M., Bommarco, R., Elmendorf, S., y Beardsley, P. (2004). Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*, 74(2), 261-280.
- Matzek, V. (2011). Superior performance and nutrient-use efficiency of invasive plants over non-invasive congeners in a resource-limited environment. *Biological Invasions*, 13(12), 3005.
- Matzek, V. (2012). Trait values, not trait plasticity, best explain invasive species' performance in a changing environment. *PLoS One*, 7(10), e48821.
- Matesanz, S., Horgan-Kobelski, T., y Sultan, S. E. (2014). Contrasting levels of evolutionary potential in populations of the invasive plant *Polygonum cespitosum*. *Biological Invasions*, 16(2), 455-468.
- McCain, C. M., y Grytnes, J. A. (2010). Elevational gradients in species richness. En *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, UK.
- McCulley, R. L., y Jackson, R. B. (2012). Conversion of tallgrass prairie to woodland: consequences for carbon and nitrogen cycling. *The American Midland Naturalist*, 167(2), 307-321.
- McDougall, K. L., Alexander, J. M., Haider, S., Pauchard, A., Walsh, N. G., y Kueffer, C. (2011a). Alien flora of mountains: global comparisons for the development of local

- preventive measures against plant invasions. *Diversity and Distributions*, 17(1), 103-111.
- McDougall, K. L., Khuroo, A. A., Loope, L. L., Parks, C. G., Pauchard, A., Reshi, Z. A., ... y Kueffer, C. (2011b). Plant invasions in mountains: global lessons for better management. *Mountain Research and Development*, 31(4), 380-387.
- McKinney, M. L., y Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450-453.
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., y Relyea, R. A. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(12), 685-692.
- Mitchell, R. M., Wright, J. P., y Ames, G. M. (2016). Intraspecific variability improves environmental matching but does not increase ecological breadth along a wet-to-dry ecotone. *Oikos*, 126(7), 988-995.
- Molina-Montenegro, M. A., del Pozo, A., y Gianoli, E. (2016). Ecophysiological basis of the Jack-and-Master strategy: *Taraxacum officinale* (dandelion) as an example of a successful invader. *Journal of Plant Ecology*, 11(1), 147-157.
- Molina-Montenegro, M. A., Penuelas, J., Munné-Bosch, S., y Sardans, J. (2012). Higher plasticity in ecophysiological traits enhances the performance and invasion success of *Taraxacum officinale* (dandelion) in alpine environments. *Biological Invasions*, 14(1), 21-33.
- Monty, A., Bizoux, J. P., Escarré, J., y Mahy, G. (2013). Rapid plant invasion in distinct climates involves different sources of phenotypic variation. *PLoS One*, 8(1), e55627.
- Monty, A., y Mahy, G. (2009). Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* (Asteraceae) along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia*, 159(2), 305-315.
- Navas, M. L., y Garnier, E. (2002). Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia perigrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecologica*, 23(6), 375-383.
- Nentwig, W. (2007a) Biological Invasions: why it Matters. En Nentwig, W. [ed.]. *Biological invasions (Vol. 193)* (pp.1-6). Springer Berlin Heidelberg.
- Netwing, W. (2007b) Section II: Traits of a good invader. Short introduction. En Nentwig, W. [ed.]. *Biological invasions* (p. 78). Springer Berlin Heidelberg.

- Oduor, A. M., Leimu, R., y Kleunen, M. (2016). Invasive plant species are locally adapted just as frequently and at least as strongly as native plant species. *Journal of Ecology*, 104(4), 957-968.
- Ordóñez, A., y Olff, H. (2013). Do alien plant species profit more from high resource supply than natives? A trait-based analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 648-658.
- Pacala, S. W., y Tilman, D. (1994). Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *The American Naturalist*, 143(2), 222-257.
- Paiaro, V., Cabido, M., y Pucheta, E. (2011). Altitudinal distribution of native and alien plant species in roadside communities from central Argentina. *Austral Ecology*, 36(2), 176-184.
- Pais Bosch, A. I., Tecco, P. A., Funes, G., y Cabido, M. (2012). Efecto de la temperatura en la regeneración de especies leñosas del Chaco Serrano e implicancias en la distribución actual y potencial de bosques. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 47(3-4), 401-410.
- Palacio-López, K., y Gianoli, E. (2011). Invasive plants do not display greater phenotypic plasticity than their native or non-invasive counterparts: a meta-analysis. *Oikos*, 120(9), 1393-1401.
- Parker, I. M., Rodríguez, J., y Loik, M. E. (2003). An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology*, 17(1), 59-72.
- Parker, I. M., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Goodell, K., Wonham, M., Kareiva, P. M., ... y Goldwasser, L. (1999). Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*, 1(1), 3-19.
- Pauchard, A., y Alaback, P. B. (2004). Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile. *Conservation Biology*, 18(1), 238-248.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C. C., Alexander, J., Edwards, P. J., ... y Jakobs, G. (2009). Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(9), 479-486.

- Pauchard, A., Milbau, A., Albiñ, A., Alexander, J., Burgess, T., Daehler, C., ... y Haider, S. (2016). Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation. *Biological Invasions*, 18(2), 345-353.
- Pejchar, L., y Mooney, H. A. (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(9), 497-504.
- Peng, Y., Morales, L., Hensen, I., y Renison, D. (2017). No effect of elevation and fragmentation on genetic diversity and structure in *Polylepis australis* trees from central Argentina. *Austral Ecology*, 42(3), 288-296.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... y Urcelay, C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234.
- Pescador, D. S., de Bello, F., Valladares, F., y Escudero, A. (2015). Plant trait variation along an altitudinal gradient in Mediterranean high mountain grasslands: controlling the species turnover effect. *PLoS One*, 10(3), e0118876.
- Petitpierre, B., McDougall, K., Seipel, T., Broennimann, O., Guisan, A., y Kueffer, C. (2016). Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains?. *Ecological Applications*, 26(2), 530-544.
- Pfennigwerth, A. A., Bailey, J. K., y Schweitzer, J. A. (2017). Trait variation along elevation gradients in a dominant woody shrub is population-specific and driven by plasticity. *AoB Plants*, 9(4), plx027. doi:[10.1093/aobpla/plx027](https://doi.org/10.1093/aobpla/plx027)
- Pickup, M., Westoby, M., y Basden, A. (2005). Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Functional Ecology*, 19(1), 88-97.
- Pimentel, D., Zuniga, R., y Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3), 273-288.
- Pinheiro J.C., y Bates, D.M. (2004). *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer, New York.
- Poca, M., Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Whitworth-Hulse, J. I., y Palmieri, V. S. (2017). La degradación de los bosques de altura del centro de Argentina reduce su capacidad de almacenamiento de agua. *Ecología Austral*, 28.

- Poll, M., Naylor, B. J., Alexander, J. M., Edwards, P. J., y Dietz, H. (2009). Seedling establishment of Asteraceae forbs along altitudinal gradients: a comparison of transplant experiments in the native and introduced ranges. *Diversity and Distributions*, 15(2), 254-265.
- Pollice, J., Marcora, P., y Renison, D. (2013). Seed production in *Polylepis australis* (Rosaceae) as influenced by tree size, livestock and interannual climate variations in the mountains of central Argentina. *New Forests*, 44(2), 233-247.
- Pollnac, F. W., y Rew, L. J. (2014). Life after establishment: factors structuring the success of a mountain invader away from disturbed roadsides. *Biological Invasions*, 16(8), 1689-1698.
- Pollnac, F., Seipel, T., Repath, C., y Rew, L. J. (2012). Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem. *Biological Invasions*, 14(8), 1753-1763.
- Pouteau, R., Hulme, P. E., y Duncan, R. P. (2014). Widespread native and alien plant species occupy different habitats. *Ecography*, 38(5), 462-471.
- Powell, K. I., Chase, J. M., y Knight, T. M. (2011). A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. *American Journal of Botany*, 98(3), 539-548.
- Premoli, A. C., y Brewer, C. A. (2007). Environmental v. genetically driven variation in ecophysiological traits of *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations. *Australian Journal of Botany*, 55(6), 585-591.
- Premoli, A. C., y Mathiasen, P. (2011). Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes. *Ecología Austral*, 21(3), 251-269.
- Premoli, A. C., Raffaele, E., y Mathiasen, P. (2007). Morphological and phenological differences in *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations: evidence from a common garden. *Austral Ecology*, 32(5), 515-523.
- Pyšek, P., Hulme, P. E., y Nentwig, W. (2009). Glossary of the main technical terms used in the handbook. En DAISIE (ed.) *Handbook of alien species in Europe* (pp. 375-379). Springer Verlag.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., y 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(5), 1725-1737.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Pergl, J., y Wild, J. (2011). Colonization of high altitudes by alien plants over the last two centuries. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 439-440.
- Pyšek, P., y Richardson, D. M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? En Nentwig, W. [ed.] *Biological Invasions* (pp. 97-125). Springer Berlin Heidelberg.
- Ramírez-Valiente, J. A., Sánchez-Gómez, D., Aranda, I., y Valladares, F. (2010). Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology*, 30(5), 618-627.
- Rasband, W.S. (2011). *ImageJ*. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. [<https://imagej.nih.gov/ij/>]
- Read, Q. D., Moorhead, L. C., Swenson, N. G., Bailey, J. K., y Sanders, N. J. (2014). Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*, 28(1), 37-45.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., y Walters, M. B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S143-S164.
- Rejmánek, M., y Richardson, D. M. (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77(6), 1655-1661.
- Rejmánek, M., y Richardson, D. M. (2013). Trees and shrubs as invasive alien species—2013 update of the global database. *Diversity and Distributions*, 19(8), 1093-1094.
- Rejmánek, M., Richardson, D. M., y Pyšek, P. (2005). Plant invasions and invasibility of plant communities. En van der Maarel [ed.] *Vegetation Ecology* (pp. 332-355). Blackwell Publishing.
- Renison, D., y Cingolani, A. M. (1998). Experiencias en germinación y reproducción vegetativa aplicados a la reforestación con *Polylepis australis* (Rosaceae) en las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *AgriScientia*, 15, 47-53.
- Renison, D., Cingolani, A. M., y Schinner, D. (2002). Optimizing restoration of *Polylepis australis* woodlands: when, where and how to transplant seedlings to the mountains. *Ecotropica*, 8, 219-224.

- Renison, D., Cuyckens, G. A., Pacheco, S., Guzmán, G. F., Grau, H. R., Marcora, P., ... y Bellis, L. (2013). Distribución y estado de conservación de las poblaciones de árboles y arbustos del género *Polylepis* (Rosaceae) en las montañas de Argentina. *Ecología Austral*, 23(1), 27-36.
- Renison, D., Hensen, I., Suarez, R., y Cingolani, A. M. (2006). Cover and growth habit of *Polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: human or environmental influence? *Journal of Biogeography*, 33(5), 876-887.
- Renison, D., Hensen, I., Suarez, R., Cingolani, A. M., Marcora, P., y Giorgis, M. A. (2010). Soil conservation in *Polylepis* mountain forests of Central Argentina: is livestock reducing our natural capital? *Austral Ecology*, 35(4), 435-443.
- Richardson, D. M. (Ed.). (2011). Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton. 1ra ed. John Wiley & Sons.UK
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J., y Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9(8), 981-993.
- Richardson, D. M., y Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30(3), 409-431.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., y West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107.
- Rodríguez Groves, V. y Peiroti, G. (2004). *Plan de Manejo. Parque Nacional Quebrada del Condorito. Reserva Hídrica Provincial Pampa de Achala*. Administración de Parques Nacionales. Córdoba, Argentina
- Rouget, M., y Richardson, D. M. (2003). Inferring process from pattern in plant invasions: a semimechanistic model incorporating propagule pressure and environmental factors. *The American Naturalist*, 162(6), 713-724.
- Rundel, P. W., Dickie, I. A., y Richardson, D. M. (2014). Tree invasions into treeless areas: mechanisms and ecosystem processes. *Biological Invasions*, 16(3), 663-675.
- Sakai, A., y Larcher, W. (1987). *Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress*. 1ra ed. Springer -Verlag Berlin Heidelberg

- Sax, D. F., Stachowicz, J. J., Brown, J. H., Bruno, J. F., Dawson, M. N., Gaines, S. D., ... y O'Connor, M. I. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(9), 465-471.
- Seipel, T., Alexander, J. M., Edwards, P. J., y Kueffer, C. (2016). Range limits and population dynamics of non-native plants spreading along elevation gradients. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 20, 46-55.
- Seipel, T., Kueffer, C., Rew, L. J., Daehler, C. C., Pauchard, A., Naylor, B. J., ... y Cavieres, L. A. (2012). Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 236-246.
- Seltmann, P., Renison, D., Cocucci, A., Hensen, I., y Jung, K. (2007). Fragment size, pollination efficiency and reproductive success in natural populations of wind-pollinated *Polylepis australis* (Rosaceae) trees. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(7), 547-554.
- Seltmann, P., Cocucci, A., Renison, D., Cierjacks, A., y Hensen, I. (2009a). Mating system, outcrossing distance effects and pollen availability in the wind-pollinated treeline species *Polylepis australis* BITT. (Rosaceae). *Basic and Applied Ecology*, 10(1), 52-60.
- Seltmann, P., Hensen, I., Renison, D., Wesche, K., Ploch, S., Duenas, J. R., ... y Jung, K. (2009b). Biparental inbreeding depression, genetic relatedness and progeny vigour in a wind-pollinated treeline species in Argentina. *Plant Ecology*, 205(1), 155-164.
- Sexton, J. P., McKay, J. K., y Sala, A. (2002). Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications*, 12(6), 1652-1660.
- Sides, C. B., Enquist, B. J., Ebersole, J. J., Smith, M. N., Henderson, A. N., y Sloat, L. L. (2014). Revisiting Darwin's hypothesis: Does greater intraspecific variability increase species' ecological breadth? *American Journal of Botany*, 101(1), 56-62.
- Siefert, A. (2012). Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly. *Oecologia*, 170(3), 767-775.
- Simberloff, D. (2011). How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biological Invasions*, 13(5), 1255-1268.
- Simpson, B. B. (1979). A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). *Smithsonian Contributions to Botany*, 43, 1-62.

- Steyn, C., Greve, M., Robertson, M. P., Kalwij, J. M., y Le Roux, P. C. (2017). Alien plant species that invade high elevations are generalists: support for the directional ecological filtering hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, 28(2), 337-346.
- Stratton, L., Goldstein, G., y Meinzer, F. C. (2000). Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell & Environment*, 23(1), 99-106.
- Suarez, M. L., Renison, D., Marcora, P., y Hensen, I. (2008). Age–size–habitat relationships for *Polylepis australis*: dealing with endangered forest ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 17(11), 2617-2625.
- Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12), 537-542.
- Sultan, S. E. (2001). Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, 82(2), 328-343.
- Sultan, S. E. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development*, 5(1), 25-33.
- Sultan, S. E., Horgan-Kobelski, T., Nichols, L. M., Riggs, C. E., y Waples, R. K. (2013). A resurrection study reveals rapid adaptive evolution within populations of an invasive plant. *Evolutionary Applications*, 6(2), 266-278.
- Sultan, S. E., y Matesanz, S. (2015). An ideal weed: plasticity and invasiveness in *Polygonum cespitosum*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1360(1), 101-119.
- Swenson, N. G., y Enquist, B. J. (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3), 451-459.
- Tabassum, S., y Leishman, M. R. (2016). Trait values and not invasive status determine competitive outcomes between native and invasive species under varying soil nutrient availability. *Austral Ecology*, 41(8), 875-885.
- te Beest, M., Esler, K. J., y Richardson, D. M. (2015). Linking functional traits to impacts of invasive plant species: a case study. *Plant Ecology*, 216(2), 293-305.
- Tecco, P.A. (2006) Riqueza, abundancia y características morfo-funcionales de las especies nativas y exóticas establecidas bajo distintas condiciones de uso de la tierra en cinco ecosistemas del centro-oeste de Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.

- Tecco, P. A., Díaz, S., Cabido, M., y 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(1), 17-27.
- Tecco, P. A., Pais-Bosch, A. I., Funes, G., Marcora, P. I., Zeballos, S. R., Cabido, M., y Urcelay, C. (2016). Mountain invasions on the way: are there climatic constraints for the expansion of alien woody species along an elevation gradient in Argentina? *Journal of Plant Ecology*, 9(4), 380-392.
- Tecco P. A., Urcelay, C., Diaz, S., Cabido, M., y Pérez-Harguindeguy, N. (2013). Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem. *Austral Ecology*, 38(4), 443-451.
- Teich, I., Cingolani, A. M., Renison, D., Hensen, I., y Giorgis, M. A. (2005). Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* Bitt. woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? *Forest Ecology and Management*, 219(2-3), 229-241.
- Theoharides, K. A., y Dukes, J. S. (2007). Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*, 176(2), 256-273.
- Thomas, S. C. (2011). Genetic vs. phenotypic responses of trees to altitude. *Tree Physiology*, 31(11), 1161-1163.
- Thuiller, W., Richardson, D. M., y Midgley, G. F. (2007). Will climate change promote alien plant invasions? En Nentwig, W. [ed.] *Biological Invasions* (pp. 197-211). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Rouget, M., Procheş, Ş., y Wilson, J. R. (2006). Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology*, 87(7), 1755-1769.
- Torres, R. C., Renison, D., Hensen, I., Suarez, R., y Enrico, L. (2008). *Polylepis australis*' regeneration niche in relation to seed dispersal, site characteristics and livestock density. *Forest Ecology and Management*, 254(2), 255-260.
- Trtikova, M., Edwards, P. J., y Güsewell, S. (2010). No adaptation to altitude in the invasive plant *Erigeron annuus* in the Swiss Alps. *Ecography*, 33(3), 556-564.
- Vaieretti, M. V., Cingolani, A. M., Pérez-Harguindeguy, N., y Cabido, M. (2013). Effects of differential grazing on decomposition rate and nitrogen availability in a productive mountain grassland. *Plant and Soil*, 371(1-2), 675-691.

- Vaieretti, M. V., Cingolani, A. M., Pérez-Harguindeguy, N., Gurvich, D. E., y Cabido, M. (2010). Does decomposition of standard materials differ among grassland patches maintained by livestock? *Austral Ecology*, 35(8), 935-943.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J. C., y Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10(8), 1345-1351.
- Valladares, F., Gianoli, E., y Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4), 749-763.
- Valladares, F., Sánchez-Gómez, D., y Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94(6), 1103-1116.
- van de Weg, M. J., Meir, P., Grace, J., y Atkin, O. K. (2009). Altitudinal variation in leaf mass per unit area, leaf tissue density and foliar nitrogen and phosphorus content along an Amazon-Andes gradient in Peru. *Plant Ecology & Diversity*, 2(3), 243-254.
- van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D., Jeschke, J. M., y Fischer, M. (2010a). Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*, 13(8), 947-958.
- van Kleunen, M., Weber, E., y Fischer, M. (2010b). A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 13(2), 235-245.
- van Kleunen, M., Dawson, W., y Maurel, N. (2015). Characteristics of successful alien plants. *Molecular Ecology*, 24(9), 1954-1968.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., ... y Hulme, P. E. (2009). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(3), 135-144.
- Vilà, M., Corbin, J. D., Dukes, J. S., Pino, J., y Smith, S. D. (2007). Linking plant invasions to global environmental change. En Canadell, J.G., Pataki, D., Pitelka, L. [eds] *Terrestrial ecosystems in a changing world* (pp. 93-102). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., ... y Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14(7), 702-708.
- Vilà, M., Tessier, M., Suehs, C. M., Brundu, G., Carta, L., Galanidis, A., ... y Traveset, A. (2006). Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation

- structure and soil properties of Mediterranean islands. *Journal of Biogeography*, 33(5), 853-861.
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., ... y Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4), 244-252.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Vitousek, P. M., Antonio, C. M., Loope, L. L., y Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84(5), 468.
- Viviroli, D., Archer, D. R., Buytaert, W., Fowler, H. J., Greenwood, G., Hamlet, A. F., ... y Lorentz, S. (2011). Climate change and mountain water resources: overview and recommendations for research, management and policy. *Hydrology and Earth System Sciences*, 15(2), 471-504.
- Viviroli, D., Weingartner, R., y Messerli, B. (2003). Assessing the hydrological significance of the world's mountains. *Mountain Research and Development*, 23(1), 32-40.
- Weiher, E., y Keddy, P. A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 159-164.
- Weiher, E., Clarke, G. P., y Keddy, P. A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 309-322.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2), 213-227.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., y Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 125-159.
- Westoby, M., y Wright, I. J. (2003). The leaf size–twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 135(4), 621-628.
- Withworth-Hulse, J.I., (2017). Efectos de la invasión de *Ligustrum lucidum* sobre la dinámica hídrica en bosques nativos del chaco serrano: la interacción entre precipitación, vegetación y suelo. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Williams, D. G., Mack, R. N., y Black, R. A. (1995). Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology*, 76(5), 1569-1580.

- Wilson, P. J., Thompson, K. E. N., y Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *The New Phytologist*, 143(1), 155-162.
- Wright, I. J., Falster, D. S., Pickup, M., y Westoby, M. (2006). Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 445-456.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... y Flexas, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821.
- Zeballos, S. R., Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Cabido, M., Whitworth-Hulse, J. I., y Gurvich, D. E. (2014a). Do alien and native tree species from Central Argentina differ in their water transport strategy? *Austral Ecology*, 39(8), 984-991.
- Zeballos, S. R., Tecco, P. A., Cabido, M., y Gurvich, D. E. (2014)b. Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en montañas del centro de Argentina: su relación con factores ambientales locales. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1673-1681.
- Zenni, R. D., Lamy, J. B., Lamarque, L. J., y Porté, A. J. (2014). Adaptive evolution and phenotypic plasticity during naturalization and spread of invasive species: implications for tree invasion biology. *Biological Invasions*, 16(3), 635-644.
- Zhang, W., Yin, D., Huang, D., Du, N., Liu, J., Guo, W., y 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.

APÉNDICES

Apéndice 3.1. Análisis de componentes principales realizado a partir de siete variables medidas en las parcelas donde se registró la presencia y cobertura de *P. australis* y *C. franchetii*, a lo largo de una transecta altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba. *Cob. Pajonal* se refiere a la cobertura de gramíneas en mata (gruesa y fina, Cingolani et al. 2003) y *Cob. herbácea* se refiere a la vegetación no leñosa que no corresponde a gramíneas en mata, principalmente graminoides y herbáceas.

Autovalores

Lambda	Valor	Proporción	Prop. Acum.
1	2,3337	0,3334	0,3334
2	1,4035	0,2005	0,5339
3	1,0521	0,1503	0,6842
4	0,991	0,1416	0,8258
5	0,7542	0,1077	0,9335
6	0,4007	0,0572	0,9907
7	0,0649	0,0093	1

Autovectores

Variables	e1	e2	e3
Pendiente	0,4252	-0,053	0,3793
Rugosidad	0,5113	-0,2434	0,2142
Cob. Arbórea	-0,052	0,1361	0,8041
Cob. Arbustiva	0,3322	0,0797	0,0386
Cob. Herbácea	0,0025	0,8134	-0,0599
Cob. Pajonal	-0,5049	-0,4461	0,1666
Cob. Roca	0,4356	-0,2288	-0,3617

Correlación con las variables originales

Variables	CP 1	CP 2	CP 3
Pendiente	0,6495	-0,0628	0,3890
Rugosidad	0,7811	-0,2884	0,2197
Cob. Arbórea	-0,0794	0,1612	0,8248
Cob. Arbustiva	0,5075	0,0945	0,0395
Cob. Herbácea	0,0038	0,9637	-0,0614
Cob. Pajonal	-0,7713	-0,5285	0,1709
Cob. Roca	0,6654	-0,2711	-0,3710

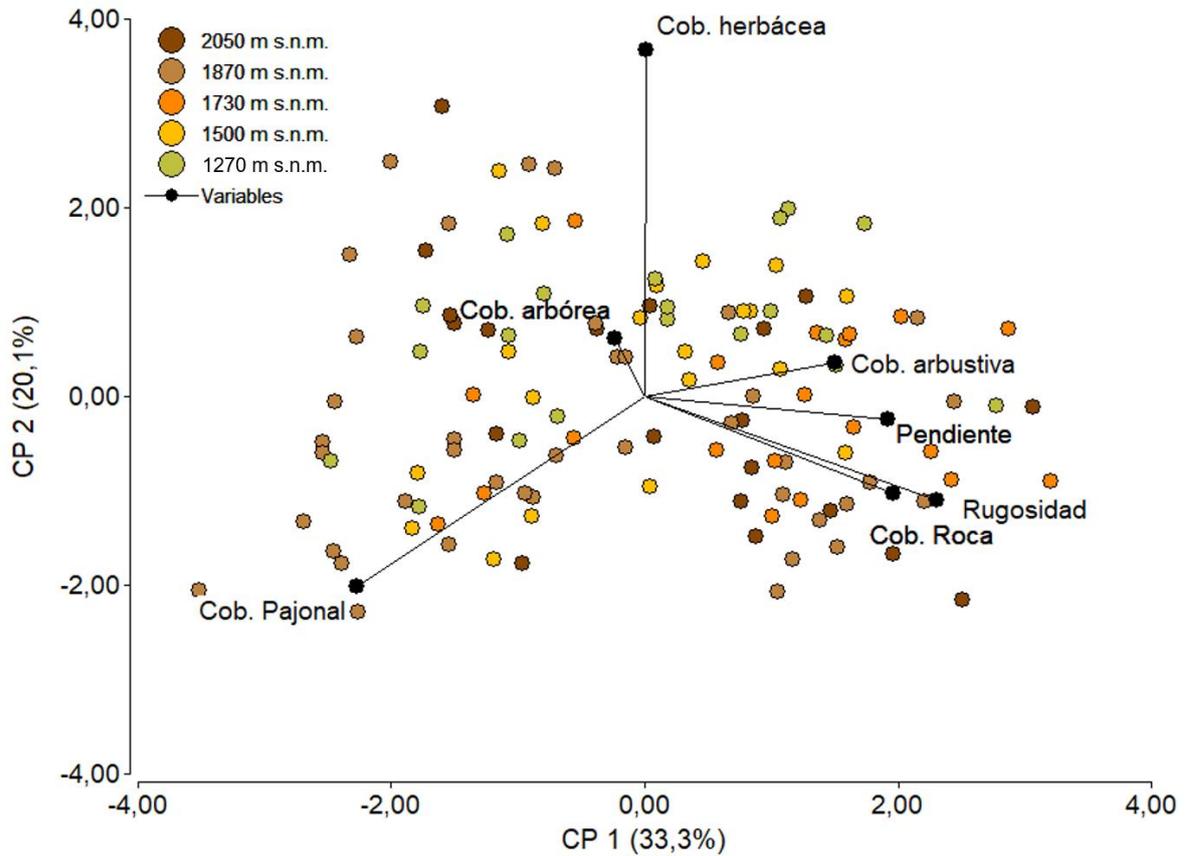
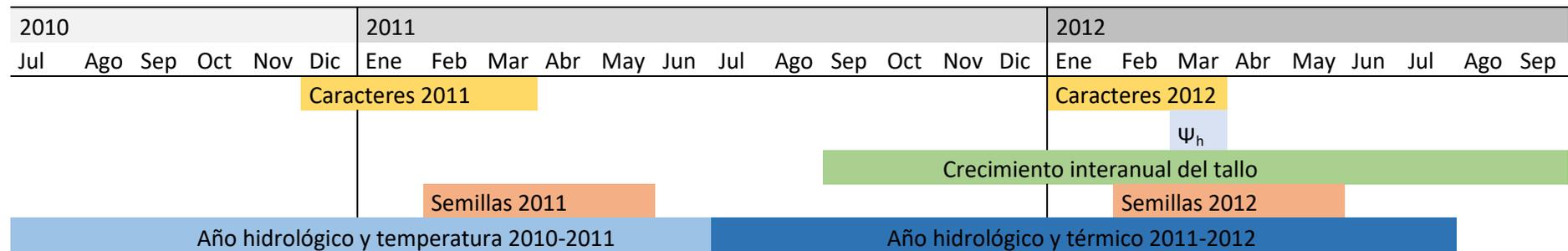


Figura 1. Biplot realizado a partir de las dos primeras componentes principales obtenidas mediante un ACP realizado con las variables de hábitat (ver detalle arriba) medidas en 120 parcelas ubicadas a lo largo de un gradiente altitudinal de las Sierras Grandes de Córdoba (1200 a 2100 m s.n.m. aproximadamente), donde se registró la presencia y abundancia de *P. australis* y *C. franchetii*. *Cob. Pajonal* se refiere a la cobertura de gramíneas en mata (gruesa y fina, Cingolani et al. 2003) y *Cob. herbácea* se refiere a la vegetación no leñosa que no es corresponde a gramíneas en mata, principalmente graminoides y herbáceas.

Apéndice 4.1. Cronología de las diferentes mediciones realizadas en el campo durante los años de muestreo. Ψ_h : potencial hídrico foliar mínimo. Se grafican los años climáticos 2010-2011 y 2011-2012, pero también se trabajó con los datos correspondientes al año 2009-2010. Ver capítulo 2 para más detalles de las mediciones.



Apéndice 4.2. Resultados obtenidos al comparar los atributos funcionales de *P. australis* y *C. franchetii* en los sitios altitudinales donde las especies coexisten (1500, 1730 y 1870 m s.n.m.)

Tabla 1. Valores *F* y *p* obtenidos para los factores fijos de los modelos lineales mixtos utilizados para comparar los atributos funcionales de las especies *P. australis* y *C. franchetii* en tres sitios altitudinales donde las especies coexisten. Se indican las covariables o las interacciones que fueron significativas en el modelo de cada carácter. AF:AC, relación área foliar-área de conducción; PAF, proporción de área foliar; AF, área foliar; AFE, área foliar específica; DL, densidad de leño; CSAt, contenido saturado de agua del tallo; CMSH, contenido de materia seca de la hoja; Ψ_h , potencial hídrico foliar mínimo; H, altura de la planta; PS, profundidad del suelo promedio, E: especie. (ver Tabla 2.4 para una explicación ecológica de los caracteres).

Carácter	Especie		Año		Altitud		Especie x Año		Especie x Altitud		Año x Altitud		Especie x Año x Altitud		Covariables
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	
AF:AC	61,46	<0,0001	22,73	<0,0001	3,30	0,0405	2,70	0,1034	5,28	0,0064	0,48	0,6228	0,52	0,5942	H, PS
PAF	142,97	<0,0001	83,35	<0,0001	7,52	0,0009	2,20	0,1405	2,21	0,1147	2,89	0,0597	0,93	0,3987	H, PS
AF	0,44	0,5107	16,86	0,0001	1,97	0,1449	5,62	0,0194	3,19	0,0451	0,22	0,8008	0,21	0,8118	ExH, ExPS
AFE	85,37	<0,0001	123,60	<0,0001	13,71	<0,0001	20,18	<0,0001	2,20	0,1156	3,98	0,0213	0,77	0,4645	ExH
DL	38,97	<0,0001	83,56	<0,0001	3,13	0,0476	25,31	<0,0001	3,15	0,0469	3,75	0,0265	1,94	0,1480	ExH
CSAt	381,59	<0,0001	30,65	<0,0001	4,72	0,0107	4,90	0,0288	2,18	0,1179	0,96	0,3856	4,66	0,0114	PS
CMSH	500,21	<0,0001	19,89	<0,0001	0,94	0,3925	2,21	0,1402	1,66	0,1951	2,50	0,0868	0,49	0,6129	PS
Ψ_h	82,28	<0,0001			0,31	0,5855			0,38	0,5450					

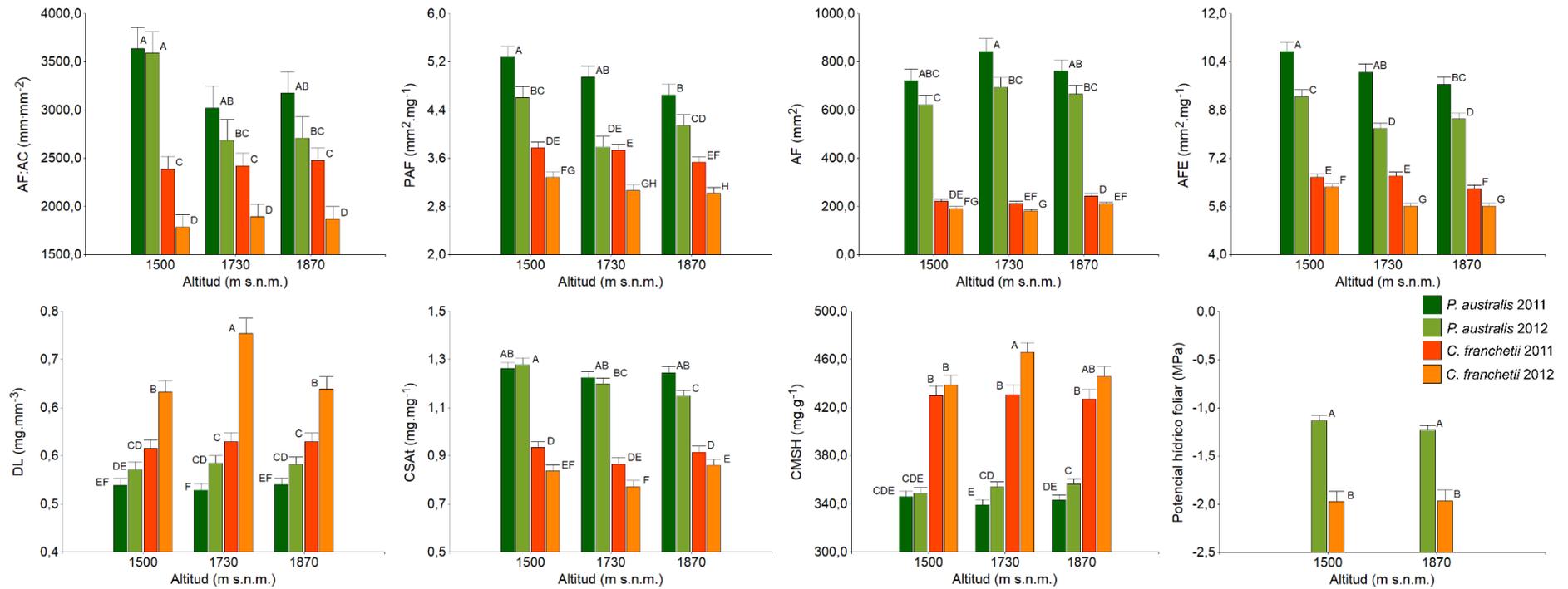


Figura 1 Medias ± e.e. estimados para ocho caracteres funcionales medidos en la leñosa nativa *P. australis* y la leñosa invasora *C. franchetii* en las Sierras Grandes de Córdoba, en dos años consecutivos y en tres sitios altitudinales donde coexisten. El Potencial hídrico foliar mínimo fue medido un solo año y en dos sitios altitudinales. Medias que no comparten letras son significativamente diferentes (LSD-Fisher, $p < 0,05$). AF:AC, relación área foliar-área de conducción; PAF, proporción de área foliar; AF, área foliar; AFE, área foliar específica; DL, densidad de leño; CSAt, contenido saturado de agua del tallo; CMSH, contenido de materia seca de la hoja (ver Tabla 2.4 para una explicación ecológica de los caracteres).

Apéndice 5.1. Índices de plasticidad (IP) calculados a partir de las medias de los caracteres en cada sitio altitudinal.

Tabla 1. Índices de plasticidad (IP) calculados a partir de las medias de los caracteres en cada sitio altitudinal. Altitud: corresponde al cálculo de los (IP) a través de las poblaciones altitudinales. Años: IP promedio calculado a partir del IP calculado entre años para cada población altitudinal. Total: IP calculado a partir de las medias de las poblaciones altitudinales en ambos años. Notar que los IP a nivel de cada sitio sólo pueden calcularse a partir de los valores de los caracteres en los individuos (ver texto).

Carácter	<i>P. australis</i>				<i>C. franchetii</i>			
	Altitud				Altitud			
	2011	2012	Años	Total	2011	2012	Años	Total
AF:AC	0,35	0,32	0,09	0,35	0,06	0,17	0,28	0,38
PAF	0,24	0,19	0,12	0,29	0,06	0,11	0,16	0,23
AF	0,23	0,10	0,16	0,23	0,24	0,18	0,12	0,29
AFE	0,14	0,12	0,11	0,23	0,05	0,08	0,08	0,13
DL	0,02	0,04	0,05	0,08	0,08	0,19	0,13	0,25
CSAt	0,10	0,08	0,04	0,10	0,07	0,16	0,08	0,17
CMSH	0,03	0,02	0,03	0,05	0,05	0,09	0,05	0,09

Apéndice 5.2. Modelo lineal utilizado para evaluar el efecto de la altitud y del gradiente edáfico vinculado a la topografía sobre la raíz del porcentaje de germinación en *P. australis*.

Tabla 1. Estadístico F y p-valor asociados correspondientes a los factores del modelo lineal utilizado para evaluar el efecto de la altitud y del gradiente edáfico vinculado a la topografía sobre la raíz de la germinación en *P. australis*.

Fuente de variación	g.l.	F	p-valor	β (sólo covariables)
Altitud (sitio)	3	3,50	0,0268	
CP1	1	3,81	0,0599	-0,4065
Peso Inicial	1	8,58	0,0063	28,0644

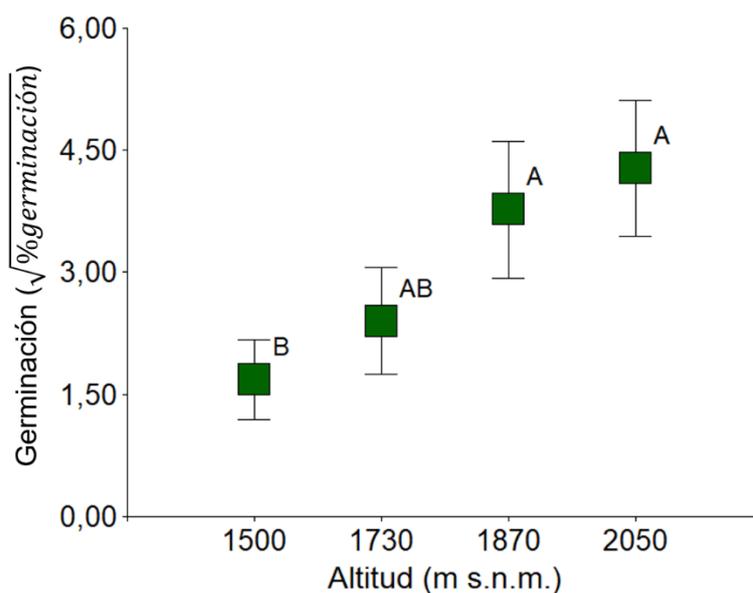


Figura 1. Medias \pm error estándar de la raíz del porcentaje de germinación de *P. australis* estimadas para cada sitio altitudinal (medias que no comparte letras son significativamente distintas, LSD-Fisher, p-valor<0,05).

Apéndice 5.3. Análisis de componentes principales realizado para cada especie a partir de siete caracteres funcionales, para dos años por separado.

Tabla 1. Correlaciones de los caracteres funcionales medidos en cada año (2011) y (2012) con las dos primeras componentes (CP1 y CP2) del análisis de componentes principales correspondiente a cada una de las especies en cada año.

Variables	<i>P. australis</i>				<i>C. franchetii</i>			
	2011		2012		2011		2012	
	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2
AF/AC	0,7031	0,5041	0,7168	-0,4127	0,7677	-0,1393	0,6792	-0,5363
PAF	0,8848	0,3165	0,8978	-0,2291	0,8496	-0,4277	0,8427	-0,4671
AF	0,5962	0,3015	0,4920	-0,4599	0,5339	0,5730	0,5287	0,4171
AFE	0,5971	-0,1754	0,5695	0,4058	0,6946	-0,4368	0,3642	-0,3000
DL	-0,2988	0,7235	-0,3469	-0,3545	-0,5123	-0,3084	-0,3920	-0,5817
CSAt	0,5108	-0,6549	0,3876	0,5603	0,3597	0,5724	0,3635	0,6989
CMSH	-0,2466	0,6440	-0,2874	-0,5446	-0,2225	-0,4668	-0,4575	-0,3595

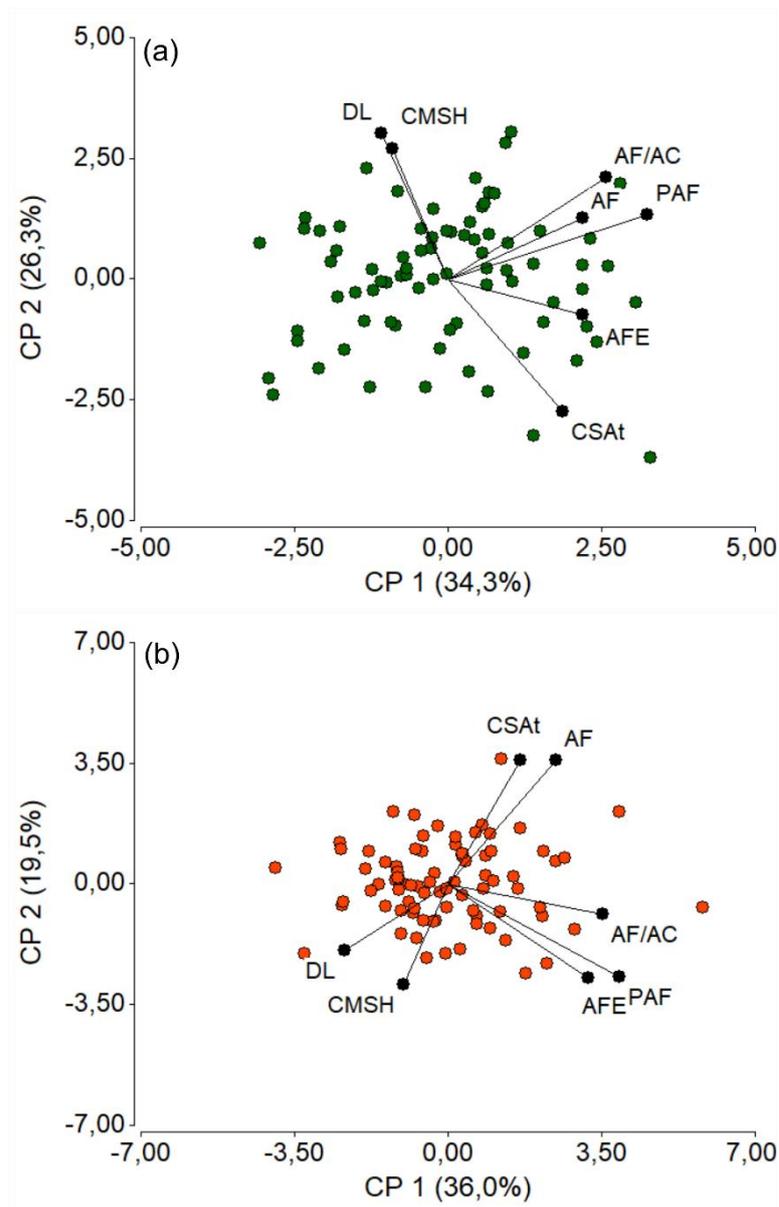


Figura 1. Biplots correspondientes a los análisis de componentes principales realizado a partir de siete caracteres funcionales en el año 2011 para (a) *P. australis* y (b) *C. franchetii*. La tendencia fue la misma para el año 2012 (ver Tabla 1). AF:AC, relación área foliar-área de conducción; PAF, proporción de área foliar; AF, área foliar; AFE, área foliar específica; DL, densidad de leño; CSAt, contenido saturado de agua del tallo; CMSH, contenido de materia seca de la hoja (ver Tabla 2.4).