

La depredación de semillas nativas y no-nativas varía en plantaciones de pino del noroeste de la Patagonia

GENEVIEVE M. CONLEY¹; LUCIANA M. MOTTA^{2,3} & SEBASTIÁN A. BALLARI²✉

¹ School of Earth and Sustainability, College of the Environment, Forestry and Natural Sciences, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona, Estados Unidos. ² Parque Nacional Nahuel Huapi (CENAC-APN). Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina. ³ Grupo de Ecología de Invasiones, INIBIOMA - CONICET, Universidad Nacional del Comahue. San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

RESUMEN. Los disturbios que ocasiona el ser humano pueden alterar el funcionamiento de los ecosistemas e interacciones claves como la interacción planta-animal. Por ejemplo, la depredación post-dispersión de semillas determina el establecimiento de plantas en muchos ecosistemas terrestres y puede afectar positiva o negativamente la composición de la comunidad vegetal, influyendo en la estructura y el funcionamiento del ecosistema. Pero la depredación de semillas puede verse alterada en ambientes modificados, con consecuencias sobre el establecimiento y la dispersión de las plantas nativas y no-nativas. El objetivo de este estudio fue evaluar a diferentes escalas la depredación post-dispersión de semillas nativas y no-nativas en ambientes modificados antrópicamente como plantaciones de pinos, áreas de tala rasa y bosques nativos en Isla Victoria, al noroeste de la Patagonia Argentina. Realizamos un experimento tipo cafetería, ofreciendo especies de semillas nativas y no-nativas en cada hábitat, y medimos la cobertura vegetal alrededor de cada área de oferta de semillas para determinar el efecto de las características del micrositio. Considerando los tres ambientes, solo encontramos una mayor preferencia de depredación de semillas nativas en las plantaciones forestales de pino. Por otra parte, identificamos que la cobertura de vegetación a nivel del suelo (correlacionada con el tipo de ambiente) se relacionó positivamente con la depredación de semillas. Este estudio muestra que la depredación de semillas de plantas nativas y no-nativas podría ser impulsada, en parte, por las características del micrositio (mayor cobertura vegetal = mayor depredación de semillas), tal vez al generar refugio (sitios seguros) para los roedores, principales depredadores de semillas de estos bosques. Las estrategias de conservación, manejo y restauración de bosques deben considerar la dinámica a corto y largo plazo de un sitio de restauración post-intervención para crear un ambiente propicio para la regeneración del bosque nativo.

[Palabras claves: bosque patagónico, área protegida, especies exóticas invasoras, dispersión de semillas, interacción planta-animal, restauración]

ABSTRACT. Seed predation of native and exotic plant species differ in pine plantations of Patagonia. Human disturbances can cause functional alterations in ecosystems, affecting key interactions such as those between plants and animals. For example, post-seed dispersal predation determines plant establishment in many terrestrial ecosystems and can have positive or negative effects on plant community composition, which can, then, influence ecosystem structure and functionality. However, seed predation can be altered in modified environments, with consequences on the establishment and dispersal of native and non-native plants. The objective of this study was to evaluate the post-dispersal predation of native and non-native seeds at different spatial scales in modified environments: pine plantations, clearcut areas and native forests in Isla Victoria, northwestern Patagonia (Argentina). We used a cafeteria-type experiment offering native and non-native seed species in each habitat and measured the vegetation cover around each seed offering area to assess the effect of microsite characteristics. After evaluating predation in the three environments, we only found that there is a greater preference for predation of native seeds in pine forest plantations. On the other hand, we identified that vegetation cover at ground level (strongly correlated with the type of environment) keeps a positive relationship with seed predation. This study shows that seed predation of native and non-native plants could be driven in part by microsite characteristics (greater plant cover = greater seed predation), perhaps through generating refuge (safe site) for the main seed predators of these forests (i.e., rodents). Forest conservation, management and restoration strategies must consider the short- and long-term dynamics of a post-intervention restoration site with the aim of creating an environment conducive to native forest regeneration.

[Keywords: patagonian forest, protected area, invasive alien species, seed dispersal, plant-animal interactions, restoration]

INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas terrestres, la depredación de semillas tiene efectos importantes sobre la demografía, la distribución y la estructura de las comunidades vegetales, y es un componente clave en el establecimiento de especies nativas y no nativas en diversos ecosistemas (Maron et al. 2012; Chiuffo et al. 2018). Sin embargo, es escasa la información sobre el papel de los depredadores generalistas de semillas como determinantes del éxito o el fracaso de plantas invasoras bajo diferentes condiciones (Pearson et al. 2014). Por ejemplo, existe evidencia que demuestra que la depredación de semillas (e.g., por roedores) puede actuar como una barrera para las invasiones de coníferas no nativas en la Patagonia (Núñez et al. 2008; Moyano et al. 2019), pero también que la depredación de semillas nativas y no nativas por roedores puede variar a lo largo de su principal gradiente ambiental (e.g., por precipitación) (Chiuffo et al. 2018). Estos estudios resaltan la importancia de la depredación de semillas como filtro biótico a las invasiones, pero aún resta entender si la importancia de este filtro varía en el espacio, modulado por factores tales como la frecuencia o magnitud de disturbios o las características del micrositio. La interacción entre distintos factores abióticos y bióticos podría ayudar a explicar los patrones observados de invasión de plantas a escala local.

Las interacciones bióticas como la polinización y la depredación de semillas pueden verse afectadas en ecosistemas modificados por el ser humano (e.g., actividades como la caza, las forestaciones o tala de árboles) (García and Chacoff 2007; Markl et al. 2012). Las plantaciones forestales representan una modificación importante de los ecosistemas que conduce a cambios en la biodiversidad y en los procesos ecosistémicos asociados (Lantschner et al. 2011; Brockerhoff et al. 2017). Por otro lado, algunos estudios encontraron que los claros que genera la tala rasa en los bosques nativos pueden resultar beneficiosos porque estimulan la regeneración y el crecimiento de la vegetación herbácea nativa y la biodiversidad vegetal (Pereira Marinho et al. 2016), aunque también pueden promover invasiones secundarias de otras plantas no nativas (Torres et al. 2018). Además, algunos factores (e.g., las características del micrositio) pueden condicionar y modelar las interacciones planta-animal dentro de un mismo ambiente. La importancia del

micrositio se ha destacado en interacciones planta-polinizadores (e.g., Arroyo-Correa et al. 2020), planta-frugívoros (e.g., Morales et al. 2012; Miguel et al. 2018) y planta-depredadores de semillas (e.g., Sanguinetti and Kitzberger 2010). Por ejemplo, Pearson et al. (2014) registraron niveles de depredación de semillas considerablemente menores en bordes de los caminos en comparación con la matriz adyacente, y Sanguinetti y Kitzberger (2010) encontraron que las características de los micrositios explicaban gran parte de la variación e intensidad en la depredación de semillas por parte de jabalí (*Sus scrofa*) y de roedores al noroeste de la Patagonia. La distribución, el uso de hábitat y la selección de alimento por parte de los roedores pueden estar muy influenciadas por las características y la estructura del hábitat (Sarabi 2019; Motta et al. 2021). De este modo, la percepción de un alto riesgo de depredación (e.g., por aves de rapiña) puede alterar el uso del micrositio y las decisiones de alimentación de los roedores, que suelen preferir hábitats con mucha vegetación que brindan refugio frente a sus depredadores (Caccia et al. 2006 y referencias citadas allí).

El objetivo de este estudio fue evaluar cómo en ecosistemas modificados por actividades humanas, tales como las plantaciones de pinos y áreas de tala rasa en Patagonia, se alteran interacciones clave entre plantas y animales (e.g., la depredación de semillas). A una escala macro, evaluamos si la depredación de semillas difería entre semillas nativas y no nativas, comparando bosques nativos, plantaciones de pino y sitios de tala rasa; a una escala micro, analizamos si las características del micrositio influyeron en la depredación de semillas nativas y no nativas en estos mismos ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El sitio de estudio está ubicado en Isla Victoria (40°53.47' S - 71°32.07' O), Parque Nacional Nahuel Huapi (PNNH), en el noroeste de la Patagonia Argentina. La precipitación media anual es ~1700 mm, principalmente durante el invierno austral. Los bosques templados mixtos nativos están dominados por el coihue (*Nothofagus dombeyi*) y el ciprés (*Austrocedrus chilensis*). El sotobosque está dominado por especies como radial (*Lomatia hirsuta*), maqui (*Aristotelia chilensis*) y laura

(*Schinus patagonicus*) (Relva et al. 2010). Dentro del sitio de estudio existen plantaciones forestales iniciadas en la primera mitad del siglo XX, dominadas por pino ponderosa (*Pinus ponderosa*), pino Oregon (*Pseudotsuga menziesii*) y pino contorta (*Pinus contorta*). Otras especies introducidas e invasoras en la isla incluyen a la retama (*Cytisus scoparius*), la rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa*) y la zarzamora (*Rubus fruticosus*) (Simberloff et al. 2003). Los roedores son considerados los principales depredadores de semillas en el área de estudio (Núñez et al. 2008; Chiuffo et al. 2018).

Diseño experimental

Para estudiar la variación en la depredación de semillas entre tipo de hábitat y origen de las semillas, en otoño de 2019 realizamos un experimento tipo cafetería en el que ofrecimos semillas de especies de plantas nativas y no nativas presentes en el área de estudio (Material Suplementario 1-Tabla S1). Se seleccionaron tres tipos de ambientes (Material Suplementario 2-Figura S2): a) bosque nativo, b) plantación de pinos, y c) área de tala rasa. El bosque nativo está constituido por árboles de ciprés y coihue con un sotobosque abierto de arbustos o

árboles bajos como radial, maqui y laura. Las plantaciones de pino son monocultivos de pino ponderosa, pino Oregon o contorta, con escasa o nula vegetación de sotobosque. Las áreas de tala rasa no presentan árboles y exhiben un sotobosque denso dominado por retamas y gramíneas (Material Suplementario 2-Figura S2). Se seleccionaron tres réplicas en posiciones arbitrarias separadas por 250 m dentro de cada ambiente (considerando que los roedores tienen un área de distribución pequeña, por lo general menos de 1800 m² (Redford and Eisenberg 1992), y en cada réplica se establecieron 6 parcelas de 1 m², dispuestas en una cuadrícula a ~30 m de distancia entre sí (Figura 1). Dentro de cada parcela (n=54) se colocaron 10 palitos de madera con 5 semillas pertenecientes a una de 10 especies diferentes (n=50 semillas por parcela): 5 especies nativas (maqui, arrayán *Luma apiculata*, ciprés, maitén *Maytenus boaria* y laura) y 5 especies no nativas (pino Oregon, pino contorta, serbal del cazador *Sorbus aucuparia*, rosa mosqueta y retama) (Material Suplementario 1-Tabla S1). Los autores obtuvieron las semillas a partir de frutos maduros recolectados de las plantas o del suelo en el PNNH o fueron provistas por viveros en la zona. Los frutos fueron cuidadosamente manipulados con

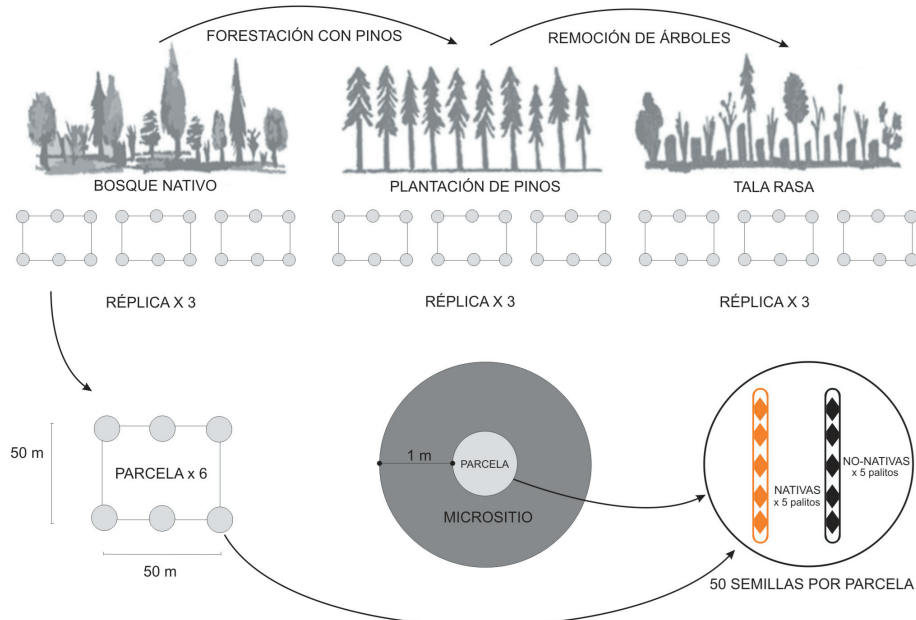


Figura 1. Ambientes y diseño del experimento de depredación de semillas. Se indica la progresión del origen de los ambientes usados para este estudio y el diseño de experimento con sus tres réplicas por ambiente, las seis parcelas por réplica, las 50 semillas en cada parcela y el área donde se midió la cobertura de la vegetación para caracterizar cada micrositio.

Figure 1. Environments and design of the seed predation experiment. The figure indicates the progression of how the environments used for this study were originated, and the experimental design with its three replicates per environment, the six plots per replica, the 50 seeds in each plot, and the area where the vegetation coverage was measured vegetation to characterize each microsite.

guantes para extraer las semillas (Material Suplementario 1-Tabla S1), que fueron guardadas secas en frascos de vidrios estériles. Todas las semillas utilizadas son de tamaños similares (~3-6 mm, promedio=4.17 mm) (Material Suplementario 1-Tabla S1) y están presentes actualmente en Isla Victoria. Las semillas se unieron a los palitos de madera con un pegamento no tóxico, inodoro e incoloro (silicona neutra transparente) (Figura 1), utilizando guantes para su manipulación. Los palitos con semillas se fijaron al suelo con pequeñas estacas de alambre a fin de evitar que el viento, el agua o los animales los desplazaran. El experimento de cafetería se realizó durante 15 días continuos en otoño, época en la que coinciden la mayor actividad de roedores y la disponibilidad natural de semillas en el suelo, siguiendo los métodos utilizados en estudios previos en la región (e.g., Chiuffo et al. 2018; Moyano et al. 2019). En Isla Victoria, los principales depredadores de semillas son los roedores nativos (e.g., *Abrothrix olivaceus*, *Oligoryzomys longicaudatus* (Caccia et al. 2006; Núñez et al. 2008), que en este periodo del año tienen un pico de actividad y consumo de semillas en los bosques de Patagonia (Caccia et al. 2006; Sanguinetti and Kitzberger 2010). Además, en otoño la temperatura es suficientemente baja como para minimizar el consumo de semillas por los insectos, y aún se evitan los eventos de nevadas o heladas fuertes, más probables en el invierno (Caccia et al. 2006). No conocemos evidencia de que los depredadores de semillas en esta región recolecten y almacenen estas semillas pequeñas, por lo que todas las semillas que fueron removidas o dañadas (con marcas obvias de mordeduras) se consideraron depredadas. Las semillas depredadas no se respusieron durante el período de oferta.

Los depredadores de semillas (e.g., los roedores) a menudo prefieren áreas donde hay suficiente vegetación para escapar o esconderse de sus enemigos (Sarabi 2019). En este sentido, numerosos estudios demostraron que la cobertura vegetal a escala de micrositio suele mostrar una relación fuerte con la actividad de los roedores (Fedriani and Manzaneda 2005; Meiss et al. 2010; Lantschner et al. 2011; Sarabi 2019). Para contemplar la relación entre las características del micrositio y la depredación de semillas, en este estudio se estimó el porcentaje de cobertura vegetal del sotobosque a nivel del suelo (herbácea + arbustiva) en un anillo de 1 m de radio alrededor de las parcelas donde se ubicaron los palitos con semillas (-0.5 m de radio) (ver

Figura 1). La estimación del porcentaje de vegetación total presente (0-100%) fue visual y realizada siempre por el mismo observador; el resto de la superficie sin vegetación se asignó a la categoría 'suelo desnudo'.

Análisis estadístico

Se utilizaron modelos lineales mixtos generalizados (GLMM) para estudiar cómo varió la depredación de semillas (variable respuesta: proporción de semillas depredadas por especie y por parcela después de 15 días de oferta) según su origen (variable predictora fija con dos niveles: nativa, no nativa), el tipo de ambiente (tres niveles: bosque nativo, plantación de pino y área de tala rasa) y las características del micrositio (variable predictora continua: porcentaje de cobertura de vegetación), que se supuso independiente de las demás. Dado que nuestro diseño experimental tenía tres réplicas (parcelas) dentro de cada ambiente, la identidad de la parcela fue considerada una variable aleatoria anidada en Ambiente (afectando los interceptos). Los análisis se realizaron en el entorno R 3.5.0 (R Development Core Team 2018) utilizando GLMM (función `glmer` del paquete `lme4`) (Bates et al. 2015), basados en la aproximación de Laplace con función de enlace logit y suponiendo una distribución binomial del error.

RESULTADOS

Después de 15 días de oferta, se depredaron el 35.5% (n=958) de todas las semillas ofrecidas (n=2700), de las cuales 51.6% eran nativas y 48.4% no nativas. El 39.1% de las semillas depredadas se consumieron en el bosque nativo, seguido por la tala rasa (32.5%) y la plantación de pinos (28.4%). Las semillas nativas de *S. patagonicus* fueron las más depredadas en este experimento (19.8% de las 958 semillas depredadas). En contraste, la especie no nativa *C. scoparius* fue la menos depredada (4.6%). En principio, la depredación sobre semillas nativas y no nativas parece depender del tipo de hábitat: las semillas nativas fueron levemente más depredadas que las no nativas en las plantaciones de pinos que en los bosques nativos o en los sitios de tala rasa (Figura 2). Sin embargo, la interacción significativa encontrada entre la plantación de pino y las semillas de origen nativo no nos permite evaluar qué sucede en cada ambiente, más allá del origen de las semillas (Tabla 1). Sí encontramos que la cobertura de vegetación a nivel del suelo (asociada fuertemente con el

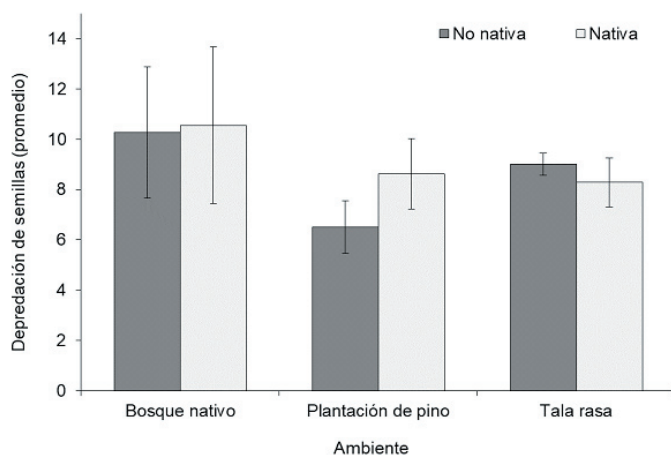


Figura 2. Depredación de semillas nativas (promedio \pm EE; gris claro) y no nativas (gris oscuro) por ambiente al cabo de 15 días de oferta experimental de semillas.

Figure 2. Predation of native (average \pm EE; light gray) and non-native (dark gray) seeds per environment after 15 days of experimental seed supply.

Tabla 1. Resultados del modelo lineal mixto generalizado para analizar la proporción de semillas depredadas por especie y parcela (variable de respuesta) en función de las variables predictoras (efectos fijos), el tipo de hábitat (bosque nativo, plantación de pino, tala rasa), el origen de la semilla (nativo, no nativo), la interacción (doble) entre ambas y el porcentaje de cobertura vegetal a nivel del suelo del micrositio (variable continua). Los valores de P asociados a las hipótesis nulas de que los parámetros estimados son igual a cero considerados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negrita.

Table 1. Results of the generalized mixed linear model to analyze the proportion of seeds predated by species and plot (response variable) as a function of the predictor variables (fixed effects), type of environment (native forest, pine plantation, clear-cutting), origin of the seed (native, non-native), the interaction (double) between them and the percentage of plant cover at the soil level of the microsite (continuous variable). The P-values associated with the null hypothesis that the estimated parameters are equal to zero considered significant ($P < 0.05$) are shown in bold.

Efectos fijos mixtos generalizados	Estimado	EE	P
Intercepto	-1.019	0.30	0.001**
Bosque nativo	-0.401	0.34	0.23
Plantación de pino	-0.080	0.46	0.86
Origen nativo	-0.388	0.33	0.24
Cobertura vegetal a nivel del suelo	0.340	0.15	0.03*
Bosque nativo: origen nativo	0.392	0.46	0.39
Plantación de pino: origen nativo	1.013	0.47	0.03*

tipo de ambiente: bosque nativo= $47.3\% \pm 9.1$, pinar= $3.3\% \pm 3.8$, tala rasa= $79.7\% \pm 14.3$) mostró una correlación positiva con la depredación de semillas (Tabla 1), lo que sugiere que la cobertura del micrositio podría ser más determinante que el tipo de hábitat para determinar la depredación. Además, se realizaron modelos lineales para evaluar el efecto de cada variable por separado sobre la depredación de semillas: solo con el ambiente (sin cobertura) ($\text{Chisq}=6.71$, d.f.=2, $P=0.03$), y solo cobertura de vegetación (sin tratamiento ambiente) ($\text{Chisq}=6.45$, d.f.=1, $P=0.01$); se observa que la cobertura explica mejor la variación en la depredación de semillas que el tipo de ambiente.

DISCUSIÓN

La modificación del hábitat (e.g., reemplazo de bosques nativos por especies forestales exóticas) puede afectar las interacciones entre plantas y animales (García and Chacoff 2007).

En este estudio evaluamos si la depredación de semillas difería entre semillas nativas y no nativas en hábitats modificados de Patagonia, y encontramos una mayor preferencia por semillas nativas solo en las plantaciones forestales de pino. Sin embargo, el efecto independiente de las características del micrositio fue significativo, y esto muestra que la cobertura vegetal tuvo un efecto positivo sobre la depredación de semillas (Tabla 1). Debido a la baja riqueza de semillas en los monocultivos de pinos, los principales depredadores de semillas en Isla Victoria (i.e., roedores) podrían haber sido atraídos por las semillas nativas ofrecidas en el experimento en las plantaciones de pino debido a que podrían representar un recurso 'novedoso' en estos hábitats, con valores nutricionales más altos (e.g., Connolly et al. 2014).

Si bien la depredación de semillas no nativas podría tener un efecto beneficioso sobre los sistemas modificados al favorecer

potencialmente el reclutamiento de especies nativas y retardar la invasión de plantas (Núñez et al. 2008), una mayor depredación de semillas nativas en plantaciones de pino podría causar el efecto inverso. La contribución o aporte de semillas nativas provenientes de hábitats adyacentes a los sitios de tala rasa (e.g., bosques nativos) es esencial para la regeneración de estos parches modificados (Parrotta et al. 1997). Sin embargo, hasta el momento, la remoción de plantaciones de árboles no nativos en Isla Victoria ha creado sitios donde la vegetación no nativa del sotobosque es dominante, en comparación con los sitios de bosques nativos (Sample et al. 2019), y ha creado, además, un hábitat adecuado para ungulados no nativos (Ballari et al. 2019).

En el presente trabajo identificamos que la cobertura vegetal es un factor importante asociado positivamente a la depredación de semillas. Diversos autores destacaron la fuerte preferencia de los roedores por los hábitats con sotobosques densos que les brindan refugio ante sus depredadores (Manson and Stiles 1998; Jacob and Brown 2000; Caccia et al. 2006). En los sitios de estudio, la cobertura de vegetación alrededor de las parcelas fue menor en las plantaciones de pinos, donde la depredación de semillas fue muy baja, en contraste con la mayor cobertura de vegetación herbácea en las áreas taladas y el bosque nativo (Material Suplementario 2-Figura S2). Estas condiciones de micrositio pueden determinar el comportamiento de los depredadores de semillas, que pueden preferir los ambientes con bajo riesgo de depredación (i.e., sitios con mayor cobertura de vegetación del suelo) como las áreas taladas o bosque nativo (Sunyer et al. 2013). En este sentido, Kollmann y Buschor (2003) encontraron que la depredación de semillas por roedores aumentó con la cobertura de hierbas y arbustos para diferentes especies de semillas, independientemente del tipo de bosque de borde. De manera similar, Fedriani (2005) observó que otras variables ambientales relacionadas con las condiciones del micrositio (como el tipo de sustrato y la distancia al árbol más cercano) explicaban mejor la depredación por roedores que el origen o tipo de alimento ofrecido.

Las plantaciones de pinos no nativos en este estudio tuvieron un mayor efecto sobre la depredación; se vio que los roedores prefieren depredar más las semillas nativas que las no

nativas. Sin embargo, trabajos previos en ambientes naturales cercanos a plantaciones de pino en Isla Victoria encontraron que las semillas no nativas suelen ser más depredadas que las semillas de especies nativas, lo que sugiere que los depredadores de semillas serían un componente importante de resistencia biótica a la invasión de plantas (Núñez et al. 2008). Además, otros estudios en sistemas naturales (i.e., no modificados) también encontraron que los herbívoros nativos prefieren plantas o semillas no nativas por sobre las nativas (Parker and Hay 2005; Moyano et al. 2019). De este modo, la mayor depredación de semillas en plantaciones de pino registrada en este estudio podría representar un componente en la resistencia biótica de estos ambientes afectando el establecimiento de plantas nativas, contrariamente a lo registrado en los estudios en los que la depredación de semillas de pino podría, en esos casos, estar retardando las invasiones de plantas exóticas (Núñez et al. 2008; Pearson et al. 2014).

Las limitaciones metodológicas de este trabajo incluyeron la falta de réplica temporal (el experimento de depredación de semillas se realizó durante solo una temporada), la falta de identificación de los depredadores de las semillas (e.g., utilizando cámaras trampa) y la cuantificación de la velocidad de detección y las tasas de remoción de las semillas. Además, teniendo en cuenta que la elección de los depredadores de semillas puede ser compleja y estar influenciada por muchos factores en condiciones naturales, realizar experimentos controlados de laboratorio podría ayudar a comprender los procesos que afectan la elección de las semillas consumidas (ver Lichti et al. 2017). Incluir estos elementos en futuros estudios en el área podría no solo generar resultados más robustos o con menos sesgos, sino más cercanos a poder dilucidar los mecanismos que subyacen a los patrones detectados, dado que los factores involucrados en la interacción depredador-semilla son diversos y están condicionados por características de las semillas y sus depredadores, y que operan a diferentes escalas del ambiente. Identificar y comprender los mecanismos que limitan o facilitan estas interacciones puede proporcionar información valiosa para el manejo de los bosques templados con intervención humana en Patagonia, evitando por un lado el establecimiento y dispersión de plantas exóticas invasoras y, además,

promoviendo las condiciones apropiadas para la restauración del bosque nativo.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos al CONICET por su apoyo, a la Administración de Parques Nacionales (APN) de Argentina y al Parque Nacional Nahuel Huapi por la emisión de los permisos de investigación (IF-2019-36296453-APN-DRPN#APNAC), y Cau Cau Spacio S.A. por brindar el transporte a Isla Victoria. También agradecemos a la APN, a Alejandro G. Aparicio (Coordinador

de Área Forestal INTA) y al Grupo de Ecología de Invasiones (INIBIOMA-CRUB) por proporcionar algunas de las semillas utilizadas para este estudio, a M. Noelia Barrios-García y Jaime Moyano por sus atentos comentarios sobre versiones anteriores de este manuscrito, y a los revisores y editor que sugirieron modificaciones substanciales para el manuscrito. GC participó en este proyecto gracias al Interdisciplinary Global Program (IGP) de la Northern Arizona University (USA).

REFERENCIAS

- Arroyo-Correa, B., L. A. Burkle, and C. Emer. 2020. Alien plants and flower visitors disrupt the seasonal dynamics of mutualistic networks. *J Ecol* 108:1475-1486. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13332>.
- Ballari, S. A., B. D. Hendrix, M. Sample, and M. A. Núñez. 2019. Management of invasive Pinaceae is imperiled by the lack of invasive ungulate control: successful restoration requires multiple-species management. *Mammal Res* 64: 535-542. <https://doi.org/10.1007/s13364-019-00439-0>.
- Bates, D., M. Machler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67(1): 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Brockerhoff, E. G., L. Barbaro, B. Castagnyrol, D. I. Forrester, B. Gardiner, et al. 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodivers Conserv* 26:3005-3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>.
- Caccia, F. D., E. J. Chaneton, and T. Kitzberger. 2006. Trophic and non-trophic pathways mediate apparent competition through post-dispersal seed predation in a Patagonian mixed forest. *Oikos* 113:469-480. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14390.x>.
- Chiuffo, M. C., J. Moyano, M. A. Rodríguez-Cabal, and M. A. Núñez. 2018. Seed predation of non-native species along a precipitation gradient. *Plant Ecol* 219:1307-1314. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0880-9>.
- Connolly, B., D. Pearson, and R. Mack R. 2014. Granivory of invasive, naturalized, and native plants in communities differentially susceptible to invasion. *Ecology* 95:1759-1769. <https://doi.org/10.1890/13-1774.1>.
- Fedriani, J. M. 2005. Do frugivorous mice choose where or what to feed on? *J Mammal* 86:576-586. <https://doi.org/10.1644/1545-1542>.
- Fedriani, J. M., and A. J. Manzaneda. 2005. Pre-and postdispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behav Ecol* 16:1018-1024. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)86\[576:DFMCWO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)86[576:DFMCWO]2.0.CO;2).
- García, D., and N. P. Chacoff. 2007. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on hawthorn pollination, frugivory, and seed predation. *Conservation Biol* 21:400-411. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00593.x>.
- Jacob, J., and J. S. Brown. 2000. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short-and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos* 91:131-138. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910112.x>.
- Kollmann, J., and M. Buschor. 2003. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecol* 164:249-261. <https://doi.org/10.1023/A:1021225728493>.
- Lantschner, M. V., V. Rusch, and J. P. Hayes. 2011. Influences of pine plantations on small mammal assemblages of the Patagonian forest-steppe ecotone. *Mammalia* 75:249-255. <https://doi.org/10.1515/mamm.2011.031>.
- Lichti, N. L., M. A. Steele, and R. K. Swihart. 2017. Seed fate and decision-making processes in scatter-hoarding rodents. *Biol Rev* 92:474-504. <https://doi.org/10.1111/brv.12240>.
- Manson, R. H., and E. W. Stiles. 1998. Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos* 82:37-50. <https://doi.org/10.2307/3546915>.
- Markl, J. S., M. Schleuning, P. M. Forget, P. Jordano, J. E. Lambert, et al. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conserv Biol* 26:1072-1081. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01927.x>.
- Maron, J. L., D. E. Pearson, T. Potter, and Y. K. Ortega. 2012. Seed size and provenance mediate the joint effects of disturbance and seed predation on community assembly. *J Ecol* 100:1492-1500. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02027.x>.
- Meiss, H., L. Le Lagadec, N. Munier-Jolain, R. Waldhardt, and S. Petit. 2010. Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agric Ecosyst Environ* 138:10-16. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.03.009>.
- Miguel, M. F., P. Jordano, S. Tabeni, and C. M. Campos. 2018. Context-dependency and anthropogenic effects on individual plant-frugivore networks. *Oikos* 127:1045-1059. <https://doi.org/10.1111/oik.04978>.
- Morales, J. M., M. D. Rivarola, G. Amico, and T. A. Carlo. 2012. Neighborhood effects on seed dispersal by frugivores: testing theory with a mistletoe-marsupial system in Patagonia. *Ecology* 93:741-748. <https://doi.org/10.1890/11-0935.1>.
- Motta, L., A. Vitali, G. C. Amico, D. García, and M. A. Rodríguez-Cabal. 2021. Post-dispersal seed predation in Patagonia temperate forest depends on habitat patchiness and seed species. *Plant Ecol* 222:819-827. <https://doi.org/10.1007>

- s11258-021-01145-1.
- Moyano, J., M. C. Chiuffo, M. A. Núñez, and M. A. Rodríguez-Cabal. 2019. Seed predation does not explain pine invasion success. *Oecologia* 189:981-991. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04354-8>.
- Núñez, M. A., D. Simberloff, and M. A. Relva. 2008. Seed predation as a barrier to alien conifer invasions. *Biol Invasions* 10:1389-1398. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9214-x>.
- Parker, J. D., and M. E. Hay. 2005. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecol Lett* 8:959-967. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00799.x>.
- Parrotta J., J. W. Turnbull, and N. Jones. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded forest lands. *For Ecol Manag* 99:1-7. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00190-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00190-4).
- Pearson, D. E., J. L. Hierro, M. Chiuffo, and D. Villarreal. 2014. Rodent seed predation as a biotic filter influencing exotic plant abundance and distribution. *Biol Invasions* 16:1185-1196. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0573-1>.
- Pereira Marinho, F., G. G. Mazzochini, A. P. Manhães, W. W. Weisser, and G. Ganade. 2016. Effects of past and present land use on vegetation cover and regeneration in a tropical dryland forest. *J Arid Environ* 132:26-33. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.04.006>.
- R Development Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: r-project.org.
- Redford, K. H., and J. F. Eisenberg. 1992. Mammals of the Neotropics. Vol. 2. The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 430.
- Relva, M. A., M. A. Núñez, and D. Simberloff. 2010. Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biol Invasions* 12:303-311. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9623-0>.
- Sample, M., C. E. Aslan, N. Policelli, R. L. Sanford, E. Nielsen, et al. 2019. Increase in nonnative understorey vegetation cover after nonnative conifer removal and passive restoration. *Austral Ecol* 44:1384-1397. <https://doi.org/10.1111/aec.12812>.
- Sanguinetti, J., and T. Kitzberger. 2010. Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. *Biol Invasions* 12:689-706. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9474-8>.
- Sarabi, V. 2019. Factors that influence the level of weed seed predation: A review. *Weed Biol Manag* 19:61-74. <https://doi.org/10.1111/wbm.12186>.
- Simberloff, D., M. A. Relva, and M. Núñez. 2003. Introduced species and management of a *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Environ Manage* 31:0263-0275. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2794-4>.
- Sunyer, P., A. Muñoz, R. Bonal, and J. M. Espelta. 2013. The ecology of seed dispersal by small rodents: a role for predator and conspecific scents. *Funct Ecol* 27:1313-1321. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12143>.
- Torres, A., P. A. E. Alarcón, M. A. Rodríguez-Cabal, and M. A. Núñez. 2018. Secondary invasions hinder the recovery of native communities after the removal of nonnative pines along a precipitation gradient in Patagonia. *Forests* 9: 394. <https://doi.org/10.3390/f9070394>.