

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**“Plasticidad fenotípica en caracteres funcionales
relacionados a la adquisición y uso de recursos en leñosas
invasoras y nativas de las Sierras Chicas de Córdoba”**

por

Biól. Sebastián R. Zeballos

Directores: Dr. Diego E. Gurvich & Dra. Paula A. Tecco

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC)



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina

2015

Una franja horizontal que contiene tres firmas manuscritas. A la izquierda, la firma de Diego E. Gurvich con el nombre "Diego E. Gurvich." escrito debajo. En el centro, la firma de Paula A. Tecco con el nombre "PAULA TECCO" escrito debajo. A la derecha, la firma de Sebastián R. Zeballos con el nombre "ZEBALLOS SEBASTIÁN" escrito debajo.

COMISIÓN ASESORA

Dr. Roberto J. Fernández Aldúncin, IFEVA-CONICET/Facultad de Agronomía,
Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Dr. Daniel Renison, Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables - Dr. Ricardo
Luti (CERNAR), edificio de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas. Facultad de
Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, UNC - CONICET

Dra. Valeria Paiaro, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Facultad de
Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, UNC - CONICET.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

PLAN GENERAL DE LA TESIS

La presente Tesis está organizada en 5 Capítulos:

En el **Capítulo I** se presenta la Introducción general con los objetivos generales y específicos de la Tesis, en conjunto con la hipótesis general y sus predicciones. Se describe además, el área de estudio y el diseño experimental general (selección de laderas, ubicación de las parcelas dentro de las laderas y selección de las especies de estudio). Por último, se detalla el clima, los suelos y la geomorfología del área de estudio y se provee una descripción de cada una de las especies seleccionadas.

En el **Capítulo II** se realiza la identificación y descripción de las comunidades de especies leñosas en el área de estudio y su relación con las variables ambientales a una escala local. En consecuencia, en este capítulo se detallan los materiales y métodos correspondientes a la realización de los censos de especies leñosas, la caracterización fisonómica de las parcelas y la descripción de las variables edáficas y topográficas medidas. Este capítulo ha sido publicado en forma de artículo en la Revista de Biología Tropical en el Volumen 62, suplemento 4 (2014): 1549-1563. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v62i4.12995> (Apéndice 5).

En el **Capítulo III** se caracterizan y comparan las estrategias funcionales de las especies leñosas invasoras y nativas en relación al *espectro de la economía foliar*, la *dimensión del transporte de agua* y de la *inversión en biomasa foliar*. Por tal motivo, en los materiales y métodos de este capítulo se presentan los protocolos para la selección de individuos, para la toma de las muestras y la medición de los caracteres funcionales. Además, se detalla el significado ecológico de los caracteres funcionales considerados.

En el **Capítulo IV** se evalúa la plasticidad fenotípica de las especies a lo largo de un gradiente ambiental. En consecuencia, se describe en los materiales y métodos de este capítulo, el gradiente ambiental considerado y el tipo de aproximación utilizada para caracterizar la plasticidad fenotípica. Se analiza la magnitud y la dirección de la respuesta con la que las especies leñosas ajustan sus caracteres funcionales indicadores del *espectro de la economía foliar*, la *dimensión del transporte de agua* y la *inversión en biomasa foliar* a lo largo de un gradiente local de disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo.

En la *Discusión general* se integran los resultados obtenidos en los distintos capítulos y se evalúa de manera conjunta las estrategias que estarían permitiendo que las especies leñosas invasoras se establezcan en el sistema. Se discuten los resultados en el contexto de la hipótesis general y predicciones planteadas en el primer capítulo. Finalmente, se enumeran las conclusiones generales de esta Tesis.

Índice

Índice	v
Resumen	1
Abstract.....	3
Capítulo I.....	5
Introducción general	5
<i>Objetivo General</i>	12
<i>Objetivos específicos</i>	12
<i>Hipótesis general</i>	13
<i>Predicciones</i>	13
<i>Área de estudio</i>	13
<i>Clima y Vegetación</i>	13
<i>Geomorfología del área de estudio</i>	15
<i>Diseño general del estudio y selección de especies</i>	16
<i>Descripción de las especies</i>	18
<i>Especies Nativas</i>	18
<i>Especies Invasoras</i>	22
Capítulo II.....	27
Introducción.....	27
<i>Objetivo general</i>	28
<i>Materiales y Métodos</i>	29
<i>Censos de especies leñosas y caracterización fisonómica de las parcelas</i>	29
<i>Caracterización de factores a escala local</i>	30
<i>Análisis de datos</i>	31
<i>Resultados</i>	32
<i>Identificación y descripción de las comunidades de especies leñosas</i>	32
<i>Patrones de distribución de las comunidades leñosas y variables ambientales</i>	36
<i>Discusión</i>	37
<i>Consideraciones finales</i>	40
Capítulo III	41
Introducción	41
<i>Objetivo general</i>	44
<i>Materiales y Métodos</i>	45
<i>Protocolo de medición y significado ecológico de los distintos caracteres funcionales</i>	45
1 y 2. Área foliar específica (AFE) y Contenido de materia seca de hoja (CMS _h). 46	
3. Área foliar efectiva (AF _{efc})	47

4. Área foliar total por área de conducción (AF/AC).....	47
5. Densidad de leño (D _l)	48
6. Contenido saturado de agua en el leño (CSA _l).....	49
7 y 8. Área foliar total por masa total (AF/MT) y Fracción de masa foliar (FMF). 50	
<i>Análisis de datos</i>	51
<i>Resultados</i>	52
<i>Comparación funcional entre especies invasoras con especies nativas</i>	52
<i>Caracterización y comparación funcional de las especies invasoras</i>	56
<i>Caracterización y comparación funcional de las especies nativas</i>	58
<i>Discusión</i>	60
<i>¿Las especies invasoras difieren de las nativas en sus estrategias funcionales?</i>	61
<i>¿Las distintas especies invasoras poseen diferentes estrategias funcionales?</i>	63
<i>¿Las distintas especies nativas comparten una misma estrategia funcional o varían según la identidad de la especie?</i>	64
<i>Consideraciones finales</i>	65
Capítulo IV	67
<i>Introducción</i>	67
<i>Objetivo general</i>	69
<i>Materiales y Métodos</i>	70
<i>Caracterización del gradiente ambiental</i>	70
<i>Caracterización de la plasticidad fenotípica y análisis de datos</i>	72
<i>Resultados</i>	74
<i>¿Las distintas especies invasoras poseen diferentes respuestas plásticas frente a un mismo gradiente ambiental? Es decir, ¿la magnitud y dirección de la respuesta varía según la identidad de la especie invasora?</i>	74
<i>¿Las distintas especies nativas responden de forma similar al gradiente ambiental? Es decir, ¿la magnitud y dirección de la respuesta varía según la identidad de la especie nativa?</i>	79
<i>¿Las especies invasoras difieren de las nativas en su plasticidad fenotípica? Es decir, ¿la magnitud y dirección de la respuesta varía según sea una especie invasora o una nativa?</i>	82
<i>Discusión</i>	84
<i>¿Plasticidad fenotípica o adaptación local?</i>	85
<i>Consideraciones finales</i>	90
Discusión general	92
<i>“Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en las Sierras Chicas de Córdoba, Argentina: su relación con factores ambientales locales”</i>	94
<i>“Comparación funcional de especies leñosas invasoras y nativas a lo largo del espectro de la económica foliar, la dimensión del transporte de agua y ciertos caracteres indicadores de la inversión en biomasa foliar”</i>	94
<i>“Plasticidad fenotípica de especies leñosas invasoras y nativas a lo largo de un gradiente local de disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo”</i>	96
<i>“La dominancia de las principales invasoras en una región de las Sierras Chicas de Córdoba sería explicada por mecanismos alternativos que involucran una adaptación local o una elevada plasticidad fenotípica”</i>	97

<i>Implicancias para la conservación</i>	99
<i>Consideraciones finales</i>	100
Bibliografía.....	103
Apéndices	119
Apéndice 2.1	120
Apéndice 3.1	121
Apéndice 4.1.....	123
Apéndice 4.2.....	131
Apéndice 4.3.....	132
Apéndice 5.....	134

Resumen

En las Sierras Chicas de Córdoba, uno de los principales factores de cambio de la vegetación es la invasión de especies leñosas exóticas. Esta problemática ha ido acompañada de un incremento en los estudios en los cuales se examina la invasibilidad de los ecosistemas y las características de algunas invasoras leñosas. Sin embargo, en la región no existen estudios que evalúen la relación entre la presencia y abundancia de leñosas invasoras con variables ambientales edáficas y topográficas que actúan a escala local, en conjunto con atributos indicadores de la adquisición y uso de recursos. Tampoco hay antecedentes sobre la existencia de plasticidad fenotípica en las especies invasoras y nativas en respuesta a los gradientes ambientales propios del sistema serrano. Es esperable que en ambientes heterogéneos, donde la disponibilidad de recursos varía en escalas espaciales muy cortas, la capacidad de modificar o ajustar la estrategia de adquisición y uso de los mismos sea un factor clave para el establecimiento y expansión de una especie invasora. Por lo tanto, en esta Tesis se planteó un estudio comparativo a escala local con la finalidad de evaluar la influencia de la heterogeneidad ambiental local en los patrones de distribución de las especies leñosas invasoras de las Sierras Chicas de Córdoba y analizar si las principales invasoras se diferencian de las nativas en cuanto a la media de sus características funcionales y/o en la capacidad de ajustar sus caracteres funcionales a la heterogeneidad ambiental del sistema. En consecuencia, se realizó una caracterización ambiental (edáfica y topográfica) y se midió la estructura y composición florística de especies leñosas en 32 parcelas en un sitio cercano a la localidad de Salsipuedes (Prov. Córdoba). Posteriormente, se seleccionaron cuatro invasoras (*Celtis australis*, *Cotoneaster glaucophyllus*, *Ligustrum lucidum* y *Pyracantha angustifolia*) y cuatro nativas (*Acacia caven*, *Celtis ehrenbergiana*, *Condalia buxifolia* y *Lithraea molleoides*), las cuales fueron caracterizadas en base a ocho caracteres funcionales vinculados al esquema ecológico de las estrategias de vida de las plantas. En especial vinculados a la (1) *dimensión del transporte de agua*, (2) *al espectro de la economía foliar* y (3) *a la inversión en biomasa foliar*. Los caracteres medidos como indicadores de cada una de estas estrategias fueron para (1): área foliar efectiva (AF_{efc}), área foliar total por área de conducción (AF/AC), densidad de leño (D_l) y contenido saturado de agua en el leño (CSA_l); para (2): área foliar específica (AFE) y contenido de materia seca de hoja (CMS_h) y para (3) área foliar total por masa total (AF/MT) y fracción de masa foliar (FMF). Se observó una segregación

espacial entre distintas comunidades de leñosas, asociada a condiciones topográficas y edáficas diferenciales. Las leñosas invasoras fueron las especies dominantes en la mayoría de las comunidades identificadas y en los demás casos fueron las especies subordinadas más importantes. De acuerdo con los caracteres funcionales de las especies estudiadas, se observó que el éxito de las leñosas invasoras que dominan comunidades del Bosque Serrano no se relacionaría con una mayor plasticidad fenotípica sino con una ventaja constitutiva, determinada por una mayor eficiencia en el transporte del agua y una gran inversión en biomasa foliar. No obstante, la invasora *Pyracantha angustiolia* constituye una excepción a este patrón general, ya que exhibió tanto una estrategia funcional como una plasticidad fenotípica similar a algunas especies nativas y distintas a las demás invasoras, lo cual le permitiría adaptarse a condiciones ambientales con una menor disponibilidad de recursos, con grandes implicancias en la dinámica de la sucesión en las comunidades vegetales. La segregación ambiental observada en la distribución de especies leñosas, sugiere que las especies invasoras tendrían una capacidad potencial para colonizar casi todos los ambientes en las Sierras Chicas de Córdoba (variando la identidad de la invasora). Esto, sumado a su diferenciación funcional, plantearía un escenario de posible expansión de las leñosas invasoras sobre las comunidades nativas.

Abstract

Invasion by exotic woody species is one of the main factors affecting vegetation in the mountains from Central Argentina. This situation has triggered an increase in studies that examine ecosystem invasibility and species invasiveness. However there is still a lack of information on the relationship between the presence and abundance of woody invaders with local topographic and edaphic gradients as well as with species' functional attributes and phenotypic plasticity in response to the local environmental gradients. Previous observations suggest contrasting functional strategies related to resource acquisition and use among woody invaders. Some invaders seem to differ from natives being more acquisitive in resource acquisition and use, whereas some others would share most attributes with natives being more conservatives. However, species mean attributes may not fully explain the overall invasiveness of these woody species. The ability of adjusting functional attributes might also drive their success, particularly in the face of local environmental heterogeneity. That is, the phenotypic plasticity, or the ability to modify attributes in response to heterogeneous environments, might be a key factor for successful colonization and spread of invasive species. In this thesis we underwent a comparative study to evaluate the influence of local environmental heterogeneity on woody invasive and native species distribution and abundance in severely invaded communities of Chaco Serrano woodlands. Additionally, we analyzed whether the main invasive woody species differentiate from natives on their mean functional attributes and/or on their capacity of adjusting their functional attributes to the system's environmental heterogeneity (i.e., phenotypic plasticity). The environmental heterogeneity of the study site was characterized in terms of edaphic and topographic variables in 32 plots located near Salsipuedes city (Córdoba Province). The structure and floristic composition of woody species were recorded within each plot. We selected four dominant invasive species (*Celtis australis*, *Cotoneaster glaucophyllus*, *Ligustrum lucidum* and *Pyracantha angustifolia*) and four dominant native woody species (*Acacia caven*, *Celtis ehrenbergiana*, *Condalia buxifolia* and *Lithraea molleoides*). These species were characterized according to eight functional traits linked to plant ecology strategy schemes. That is, linked to (1) *water transport strategies*, (2) *leaf economics spectrum* and (3) *leaf biomass allocation*. The traits measured as indicative of each strategy were for (1) Leaf effective area (LA_{efc}), leaf area per sapwood area (LA/SA), wood density (W_d) and potential water content of wood (WC_{sat}); for (2): leaf specific area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) and for (3):

leaf area per shoot mass (LA/SM) and leaf mass fraction (LMF). The different woody communities identified were associated with varying local topographic and edaphic conditions and most of them were dominated by invasive woody species. The overall functional comparison showed that the success of woody invaders in mountains of Chaco Serrano woodlands might not relate to a high phenotypic plasticity, but rather to a constitutive advantages, determined by a higher efficiency in water transport and higher biomass allocation than native woody species. On the contrary, the invasive shrub *Pyracantha angustiolia* constitutes an exemption to this general trend, being similar to some natives in terms of mean attributes and phenotypic plasticity while differing from the rest of the invaders. This could allow its adaptation to environments with lower resource availability. The contrasting strategies observed among the studied species might have great implications in the dynamic of the invaded woodlands. The environmental segregation observed in woody species' distribution suggests that woody invaders have the potential to colonize almost all environments in the Chaco Serrano Mountains (though varying in the identity of the dominant invasive species). This, together with their functional differentiation, may facilitate the spread of woody invaders towards native communities throughout the region.

Capítulo I

Introducción general

Las invasiones biológicas son consideradas un factor determinante del cambio ambiental global, junto con cambios en el clima, en el uso de la tierra y en la composición atmosférica (Dukes & Mooney, 1999; Sala et al., 2000; Rockström et al., 2009). Frente a su irreversible incremento en ambientes de todo el mundo, es actualmente poco realista efectuar cualquier estudio ecológico ignorando estas especies (Davis, 2006; Richardson & Rejmànek, 2011). Los procesos de invasión se ven particularmente favorecidos por el cambio climático global debido a que promueve condiciones ambientales favorables para que las especies invasoras persistan o amplíen su rango de distribución (Walther et al., 2009; Bellard et al., 2013). La importancia de las especies invasoras radica en que no sólo afectan la biodiversidad de la comunidad invadida (Crooks, 2002; Levine et al., 2003; Giantomasi et al., 2008; Hoyos et al., 2010), sino que además tienen la potencialidad de modificar el funcionamiento ecosistémico y, por ende, pueden generar grandes costos económicos para las sociedades (Williamson, 1996; Le Maitre et al., 2000; Mack et al., 2000). Entre las distintas especies invasoras, las especies leñosas son consideradas las invasoras más exitosas en comunidades naturales (Cronk & Fuller, 1995; Richardson & Rejmànek, 2011; Richardson et al., 2014) y frecuentemente se describen como promotoras de profundos cambios en la estructura de las comunidades invadidas (Panetta & Sparkes, 2001; Zavaleta et al., 2001; Lichstein et al., 2004; Chanton et al., 2004). En las Sierras de Córdoba, se advierte un gran número de especies leñosas exóticas establecidas en distintos ambientes (Hoyos et al., 2010; Giorgis et al., 2011a, b; Gavier-Pizarro et al., 2012). Es por ello que numerosos estudios han procurado tanto en la región, como en el mundo, determinar los factores y mecanismos que facilitan las invasiones por plantas exóticas (Rejmànek, 2000; Sakai et al., 2001; Fargione & Tilman, 2005; MacDougall & Turkington, 2005; Stinson et al., 2006; Strauss et al., 2006; Tecco et al., 2010, 2013).

Una diversidad de hipótesis se ha desarrollado con la finalidad de comprender al proceso de invasión (Lonsdale 1999; Alpert et al., 2000; Hierro et al. 2005; Dietz & Edwards, 2006; Catford et al., 2009). En general, estas hipótesis se enfocan en tres factores principales, la presión de propágulos (Colautti et al., 2006; Simberloff, 2009), la susceptibilidad de un ambiente a ser invadido por una nueva especie, *es decir invasibilidad* (Hobbs & Huenneke, 1992; Davis et al., 2005) y las características de las especies

residentes e invasoras, *es decir invasividad* (Elton, 1958; MacArthur, 1970; Blossey & Nötzold, 1995; Callaway & Ridenour, 2004; Liu & Stiling, 2006; MacDougall et al., 2009; Kirichenko et al., 2013). Además, un considerable esfuerzo se ha realizado para definir, caracterizar e identificar especies en diferentes estados del continuo introducción-naturalización-invasión (Richardson et al., 2000; Daehler, 2001; Pyšek & Richardson, 2007; Richardson & Rejmànek, 2011; Blackburn et al., 2011). En este sentido, se ha alcanzado un consenso general, en el cual una especie exótica es considerada invasora cuando produce descendencia viable sin la intervención humana por al menos 10 años, a menudo en gran número, a una distancia considerable de las plantas madres y, además, con un gran potencial de dispersión hacia nuevas áreas (Richardson et al., 2000; Richardson & Rejmànek, 2011). A pesar del avance logrado por los ecólogos empíricos y teóricos en la comprensión de los mecanismos detrás del proceso de invasión (Shea & Chesson, 2002), hoy en día continúa en debate la importancia relativa de los distintos factores involucrados en este proceso (Catford et al., 2009). Algunos estudios han identificado ciertas características generales que distinguen a las especies invasoras de las especies nativas, tales como una mayor fijación de carbono (Leishman et al., 2007, 2010) o una mayor plasticidad fenotípica (Daehler, 2003; Richards et al., 2006; Funk, 2008). No obstante, estas características dependen de la identidad de las especies y del contexto (Pyšek & Richardson, 2007; Leishman et al., 2010), en especial del estado de invasión y el tipo de ambiente que está siendo invadido (Dietz & Edwards, 2006; Theoharides & Dukes, 2007). Por lo tanto, al evaluar las potenciales características que determinarían la *invasividad* de una especie (van Kleunen et al., 2010), sería oportuno indagar, al mismo tiempo, cómo la especie invasora se relaciona y adapta sus fenotipos a los factores ambientales de las comunidades que invade (Daehler, 2003; Dietz & Edwards, 2006; Spector & Putz, 2006; Davidson et al., 2011).

Entre las distintas especies invasoras que arriban a una nueva comunidad o ecosistema sólo el 10% logra establecerse (Williamson, 1996; Hierro et al., 2005). Principalmente, como consecuencia de que la susceptibilidad de un ambiente a ser invadido por una nueva especie es una propiedad emergente de la interacción entre distintos filtros bióticos y abióticos (Lonsdale, 1999; Alpert et al., 2000; Davis et al., 2005; Richards et al., 2006; Catford et al., 2012), los cuales operan a distintas escalas temporales y espaciales (Theoharides & Dukes, 2007; Milbau et al., 2009; Pauchard & Shea, 2006). A una escala regional los principales filtros que impiden que las especies invasoras se establezcan exitosamente están relacionados con el grado de conectividad entre los hábitats

y los mecanismos relacionados con la dispersión de las especies (Theoharides & Dukes, 2007). De acuerdo con esto en las Sierras Chicas de Córdoba se ha observado que a escala regional la invasión de leñosas está fuertemente asociada con la proximidad a caminos y centros poblados (Hoyos et al., 2010; Gavier-Pizarro et al., 2012). Esta relación se debería principalmente a la fuerte presión de propágulos que suponen estos centros urbanos y al disturbio asociado a la urbanización (Gavier-Pizarro et al., 2010). En conjunto, estos factores aumentan las probabilidades de colonización y establecimiento de especies exóticas (Colautti et al., 2006; Simberloff, 2009). En cambio, a una escala local los principales filtros que afectan la invasibilidad del sistema son la disponibilidad de recursos, el escape a los enemigos naturales y las condiciones físicas del ambiente (Alpert et al., 2000; Davis et al., 2000; Milbau et al., 2009). En las Sierras Chicas de Córdoba un aspecto poco explorado es el efecto de la variabilidad ambiental en el contexto de invasión por leñosas. En particular, se ha observado que los ambientes con una mayor heterogeneidad de hábitats y/o una alta frecuencia y/o intensidad de disturbios promueven el establecimiento exitoso de las especies invasoras (Huston & DeAngelis, 1994; Tilman, 1997; Alpert et al., 2000; Crooks, 2002). Por lo tanto, al evaluar distintos aspectos relacionados con la *invasividad* de una especie es de gran importancia explorar cómo las especies interactúan con el ambiente que están invadiendo, principalmente, debido a que se ha observado que su presencia y abundancia dependería tanto de las condiciones del sitio como de las características de las especies invasoras (Leishman et al., 2010; Ordonez & Olf, 2013). En este sentido, ambientes de montaña con una alta presión de propágulos, tales como aquellos próximos a regiones urbanizadas (Gavier-Pizarro et al., 2010; Giorgis et al., 2011b), donde la fluctuación de recursos varía tanto en el espacio, como en el tiempo, ofrecen un experimento natural apropiado para evaluar la capacidad de las especies de ajustar sus fenotipos a la heterogeneidad ambiental (Pyšek et al., 2002).

En las últimas décadas numerosos estudios se han enfocado en identificar qué características de las especies invasoras determinan su *invasividad* (Baruch & Goldstein, 1999; Daehler, 2003; Leishman et al., 2007). Con este propósito, se han realizado diversos estudios comparativos entre especies invasoras y especies nativas (van Kleunen et al., 2010), en especial, haciendo foco en atributos ecológicos relacionados con la adquisición y uso de recursos (Leishman et al., 2010; Tecco et al., 2010, 2013; Godoy et al., 2011). La mayoría de estos estudios utilizan un marco teórico conceptual proveniente de la ecología de comunidades, en el cual las especies de una comunidad o ecosistema son clasificadas en distintos tipos o grupos funcionales de plantas a partir de un conjunto específico de

atributos ecológicos (Westoby, 1998, 2002; Reich et al., 2003). En este sistema de clasificación, los caracteres de las especies (por ej., área foliar) son llamados “*caracteres funcionales*” y los valores que toman (por ej., grande, pequeña) son las *características* o *atributos funcionales*. Se define como caracteres funcionales a aquellos que describen características morfológicas, fisiológicas o fenológicas con un impacto en el rendimiento del individuo a través de sus efectos en el crecimiento, reproducción y supervivencia (*es decir*, caracteres con impacto en alguno de los tres componentes del rendimiento individual de los organismos *sensu* Violle et al., 2007). A su vez, los caracteres funcionales relacionados con una misma función y/o efecto (Lavorel & Garnier, 2002), son agrupados en distintos síndromes funcionales, llamados dimensiones, ejes o espectros funcionales (Westoby, 1998; Violle et al., 2007; Reich et al., 2003). Los caracteres funcionales que conforman cada una de estas dimensiones funcionales exhiben un alto grado de relación entre sí. Esto es consecuencia de limitaciones evolutivas o biofísicas, las cuales impiden que se realicen funciones alternativas, es decir, si un individuo asigna recursos a alguna función (por ej., una mayor resistencia a la cavitación por estrés hídrico), lo hace en desmedro de otra (por ej., menor capacidad de aumentar la conducción de agua frente a un pulso del recurso; Chapin et al., 1993; Reich et al., 1997; Chesson et al., 2004; Schwinning & Sala, 2004). En consecuencia, si existen diferencias en las estrategias funcionales entre especies de una comunidad se podría generar una oportunidad de nicho (Shea & Chesson, 2002; Silvertown et al., 2014). Es decir, la aparición de ventanas espacio/temporales donde los recursos no son explotados eficientemente por las especies residentes como consecuencia de limitaciones impuestas por sus estrategias funcionales. Estas ventanas espacio/temporales generarían una oportunidad de nicho para aquellas especies con la capacidad de capitalizar esos recursos subutilizados (Chesson et al., 2001; Chesson et al., 2004), en este caso las especies invasoras (Tecco et al., 2010; Zeballos et al., 2014a)

Dos dimensiones funcionales relacionadas con la adquisición y uso de recursos serían particularmente importantes en el estudio de las estrategias de vida de especies leñosas (Leishman et al., 2010; Stratton et al., 2000; Caplan & Yeakley, 2010; Tecco et al., 2010; Zeballos et al., 2014a). Por un lado, el *espectro de la economía foliar*, dimensión que resume un compromiso entre especies con una *estrategia adquisitiva* (con rápida tasa potencial de recuperación de la inversión en nutrientes y materia seca en hojas), y especies con una *estrategia conservadora* (con una lenta tasa potencial de recuperación de los nutrientes y la biomasa invertida; Westoby, 1998, 2002; Wright et al., 2004; Díaz et al., 2004). Las especies con una *estrategia adquisitiva* se asocian con atributos tales como

altos valores en el área foliar específica (AFE) y contenido de nitrógeno foliar, y bajos valores en el contenido de materia seca de hoja (CMS_h), los cuales en conjunto promueven una alta tasa fotosintética principalmente por unidad de masa, permitiendo rápidas tasa de crecimiento y fijación de carbono (Reich et al., 1998, 2003; Niinemets, 1999; Vendramini et al., 2002). Las especies con una *estrategia conservadora* exhiben los atributos opuestos, los cuales determinan que presenten una lenta tasa de crecimiento (Wright et al., 2004). Por otro lado, la *dimensión del transporte de agua* define un compromiso entre especies con una elevada o baja capacidad de transportar agua a través de su sistema de conducción (Zimmermann, 1983; Tyree et al., 1994; Hacke & Sperry, 2001; Hacke et al., 2006; Hölttä et al. 2011; Manzoni et al., 2013). A lo largo de esta dimensión encontramos, por un lado, especies con una *estrategia de eficiencia* en el transporte de agua, definida por atributos tales como potenciales hídricos más positivos y bajos valores de densidad de leño (Hacke et al., 2001; Bucci et al., 2004), los cuales determinan un sistema de conducción con una gran capacidad para transportar agua, a costa de una elevada pérdida en la conductividad hidráulica ante un evento de estrés hídrico, como resultado de una baja tolerancia a potenciales hídricos más negativos y, por lo tanto, la consecuente generación de altas tasas de cavitación (Santiago et al., 2004; Bucci et al., 2012). Una *estrategia de eficiencia* en el transporte de agua promueve una mayor tasa de transpiración, y por lo tanto, podrían determinar una mayor tasa fotosintética y de crecimiento (Van der Willigen et al., 1998; Brodribb et al., 2002; Manzoni et al., 2013). En cambio, las especies con una *estrategia de seguridad* en el transporte de agua exhiben los atributos opuestos, los cuales determinan una menor capacidad de conducir agua por el leño, aunque permiten una mayor tolerancia a potenciales hídricos más negativos y, por ende, se genera una baja tasa de cavitación (Bucci et al., 2004; Santiago et al., 2004). En conjunto estos atributos determinan que una especie con una *estrategia de seguridad* en el transporte de agua presente una menor tasa de transpiración y, por ende, podrían determinar una baja tasa de fotosíntesis y de crecimiento (Van der Willigen et al., 1998; Brodribb et al., 2002; Manzoni et al., 2013).

Tanto el *espectro de la economía foliar* como la *dimensión del transporte de agua* tendrían un efecto directo sobre los patrones de *asignación de biomasa entre hojas y leño* (Reich et al., 1998; Westoby et al., 2002). En especies leñosas se ha observado que los individuos con una rápida tasa de crecimiento despliegan una gran superficie foliar con una baja asignación de biomasa al leño (Wright et al., 2006; Grady et al., 2013). En consecuencia, estas tres dimensiones o espectros (*espectro de la economía foliar*, *dimensión del transporte del agua* y patrones de asignación de biomasa a hoja o leño)

estarían relacionadas a través de la economía del carbono, debido a que, para maximizar el crecimiento debe existir cierto grado de coordinación entre el sistema de conducción con el sistema fotosintético (McDowell et al., 2008; Poorter et al., 2010; Sala et al., 2010; Hölttä et al., 2011; Reich, 2014).

En el contexto de las invasiones biológicas, la mayoría de los estudios han evaluado caracteres vinculados al *espectro de la economía foliar* y en menor medida a la *dimensión del transporte de agua*. En ambos casos se ha observado que las especies invasoras se diferencian funcionalmente de las especies nativas (Leishman et al., 2007; Stratton et al., 2000; Tecco et al., 2010; Godoy et al., 2011; Zeballos et al., 2014a). Por un lado, a lo largo del *espectro de la economía foliar* se observó que las especies invasoras exhibieron una *estrategia adquisitiva* que promueve una mayor tasa de crecimiento y fijación de carbono que las especies nativas, las cuales exhibieron una *estrategia conservadora* (Leishman et al., 2010; Tecco et al., 2010; Godoy et al., 2011). En el caso de la *dimensión del transporte de agua*, se observó que las especies invasoras presentaron una mayor eficiencia en la conducción de agua que las especies leñosas nativas (Caplan & Yeakley, 2010; Zeballos et al., 2014a). No obstante, en las Sierras de Córdoba existe evidencia de que no todas las especies exóticas comparten el mismo síndrome funcional (Gurvich et al., 2005; Tecco et al., 2013). Algunas de las principales invasoras exóticas de la región no exhiben los atributos funcionales que determinan una *estrategia adquisitiva*. Tal es el caso de las leñosas asiáticas *Ligustrum lucidum* y *Pyracantha angustifolia* que tienden a parecerse a las nativas en numerosos atributos morfo-funcionales y a diferenciarse de las demás leñosas exóticas con atributos más conservadores (Gurvich et al., 2005; Tecco et al., 2013). Estas evidencias sugieren que la invasividad mediada por una *estrategia adquisitiva* no es aplicable a todas las exóticas de la región (Tecco et al., 2013). Más aún, no explicaría consistentemente el éxito de las dos principales invasoras (Tecco, 2006; Hoyos, 2007, 2010; Giorgis et al., 2011a) que, por su capacidad de dominar estructuralmente en la comunidad, son las que tienen el potencial de generar los mayores impactos en el funcionamiento del ecosistema (Cronk & Fuller, 1995; Grime, 1998; Panetta & Sparkes, 2001; Blackburn et al., 2014; Furey et al., 2014).

Algunos autores han señalado que las características promedio de las especies pueden no ser determinantes de su capacidad de invasión, pero sí su capacidad de ajustarse a la heterogeneidad ambiental (Clardige & Franklin, 2002; Daehler, 2003; Richards et al., 2006; Spector & Putz, 2006). En especial, la capacidad de una especie para expresar diferentes fenotipos en ambientes donde la disponibilidad de recursos varía tanto en el

espacio, como en el tiempo (plasticidad fenotípica en *sentido amplio*; Sultan, 1995; Valladares et al., 2006; Gianoli & Valladares, 2012; von Arx et al., 2012), sería un rasgo clave para explicar el éxito de las especies invasoras en las comunidades que invaden (Sakai et al., 2001; Funk, 2008; Davidson et al., 2011). Más aún, la plasticidad fenotípica sería una de los mecanismos que estaría además beneficiando a las especies invasoras frente a los cambios climáticos globales, donde el incremento en las temperaturas y los cambios en los regímenes de las precipitaciones (de la Casa et al., 2006; IPCC, 2007), estarían promoviendo su expansión a regiones donde previamente no eran capaces de sobrevivir y reproducirse (Walther et al., 2009). A escala local, es esperable que en ambientes heterogéneos, donde la disponibilidad de recursos varía en escalas espaciales muy cortas, la capacidad de ajustar las estrategias de adquisición y uso de los mismos sea un factor clave para el establecimiento y expansión de una especie invasora (Richards et al. 2006; Godoy et al., 2012).

En las Sierras de Córdoba, la marcada estacionalidad de las lluvias, en conjunto con las características topográficas y edáficas supeditan la disponibilidad temporal y espacial de los recursos en el sistema (Schwinning & Sala, 2004). Esto, a su vez, condiciona la composición y estructura de las comunidades vegetales (Giorgis, 2011). Por lo tanto, los sistemas serranos proveen variedad de gradientes ambientales y, en consecuencia, representan excelentes escenarios para estudiar, en un marco de limitantes naturales, los mecanismos que subyacen las invasiones por plantas invasoras (Dietz et al., 2006). Sin embargo, se desconoce si esta heterogeneidad en la disponibilidad de recursos estaría afectando la expansión de las leñosas exóticas en el paisaje y, en última instancia, su éxito como invasoras en la región. Además, si bien hay algunos antecedentes sobre la diferenciación funcional entre leñosas nativas e invasoras de la región, la mayoría se basan en caracteres vinculados al *espectro de la economía foliar* (Gurvich et al., 2005; Tecco et al., 2010, 2013) en tanto que aquellos relacionados a la *dimensión del transporte de agua* han sido menos explorados (*pero ver* Zeballos et al., 2014a). Tampoco hay antecedentes en la región que indaguen la existencia de plasticidad fenotípica en las especies invasoras en respuesta a los gradientes ambientales propios del sistema serrano. Por lo tanto, en la presente Tesis, se pretende avanzar en este campo, incorporando variaciones intra-específicas, al evaluar la capacidad de ajuste en el *espectro de la economía foliar*, la *dimensión del transporte de agua* y ciertos caracteres funcionales indicadores de la *inversión en biomasa foliar* ante un gradiente ambiental relacionado principalmente a la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo. En conjunto, la comparación entre

especies invasoras con especies nativas tanto de sus caracteres funcionales, como de su capacidad para ajustarse a la heterogeneidad ambiental permitirá comprender algunos aspectos tanto de los mecanismos por los cuales las especies exóticas se transforman en invasoras, así como también de los efectos potenciales de la invasión de especies leñosas.

Objetivo General

A través de un estudio comparativo a escala local se pretende evaluar como los patrones de distribución de las especies leñosas invasoras de las Sierras Chicas de Córdoba están influenciados por las diferencias en las estrategias funcionales entre invasoras y nativas y/o en la capacidad de ajustar sus estrategias funcionales en respuesta a la heterogeneidad ambiental local del sistema.

Objetivos específicos

A continuación se presentan brevemente los tres objetivos específicos de la Tesis que serán abordados individualmente en los capítulos correspondientes:

1. Explorar, a escala local, si existe alguna asociación entre la presencia y abundancia de especies leñosas dominantes, tanto invasoras como nativas, con ciertas variables ambientales locales en un área invadida de las Sierras Chicas de Córdoba. Para ello se pretende realizar una caracterización de la variabilidad ambiental en su topografía, características edáficas, tipo de fisonomía, composición y abundancia de especies leñosas dominantes tanto nativas como invasoras (**Capítulo II**).
2. Caracterizar y comparar a las especies leñosas dominantes, tanto invasoras como nativas, de las Sierras Chicas de Córdoba. En particular la comparación procura hacerse dentro del marco teórico del “*Esquema ecológico de las estrategias de vida de las plantas*”, teniendo en cuenta las dimensiones/espectros de la *economía foliar*, la *del transporte de agua* y ciertos caracteres indicadores de la *inversión en biomasa foliar* (**Capítulo III**).
3. Evaluar la plasticidad fenotípica *sensu lato* de las principales especies leñosas dominantes, tanto invasoras como nativas, de las Sierras Chicas de Córdoba, Argentina. En particular se pretende comparar a lo largo de un gradiente ambiental la plasticidad fenotípica en ciertos caracteres funcionales relacionados a la *dimensión del transporte de*

agua, al espectro de la economía foliar y a la inversión en biomasa foliar. Este gradiente ambiental se relaciona principalmente con la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (Capítulo IV).

Hipótesis general

La distribución y dominancia de leñosas invasoras en ambientes serranos con una alta presión de propágulos y alta heterogeneidad ambiental se relaciona tanto a una diferenciación funcional con respecto a las especies nativas, como a una mayor plasticidad fenotípica para ajustarse al ambiente.

Predicciones

1. De acuerdo a la diferenciación funcional documentada en trabajos previos entre las especies invasoras y las nativas de la región, se espera una segregación ambiental en la distribución de las especies leñosas como producto de capacidades diferenciadas para utilizar los recursos en distintos ambientes.
2. A partir de los antecedentes previos planteados se espera que la diferenciación funcional de las especies invasoras dominantes con respecto a las nativas dominantes varíe según la identidad de las especies y que no todas las invasoras exhiban el mismo síndrome funcional.
3. La gran heterogeneidad ambiental en la disponibilidad de recursos que caracteriza los ambientes de montaña condicionaría el establecimiento y la expansión de las especies vegetales. En consecuencia, se espera que las especies leñosas invasoras dominantes presenten una elevada plasticidad fenotípica para adaptarse a la heterogeneidad ambiental de las Sierras Chicas de Córdoba.

Área de estudio

Clima y Vegetación

El área de estudio forma parte de la Estancia Los Potreros, ubicada en las Sierras Chicas de Córdoba, cerca de la localidad de Salsipuedes (31°07'00"-31°07'31"S - 64°23'191"-64°22'59" W; Fig. 1.1). El área comprende 280 ha y se encuentra entre los 900 y 1000 m

snm, correspondiendo al piso del Bosque Serrano dentro del Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera, 1976). El clima es templado cálido con una estación seca en los meses más fríos. La temperatura media anual es de 15°C, y la precipitación media anual de 850 mm, con concentración estival de las lluvias (De Fina, 1992). Actualmente, el principal uso del área es para ganadería extensiva y actividades turísticas, particularmente cabalgatas. La vegetación del área de estudio se compone de un mosaico de fisonomías en distintos estados sucesionales, con bosques abiertos a cerrados, matorrales y, en menor medida, pastizales mantenidos por fuego y pastoreo (Cabido & Zak, 1999; Gavier-Pizarro & Bucher, 2004). Además, las distintas fisonomías vegetales se encuentran sometidas a distintos grados de invasión por plantas exóticas (Giorgis, 2011; Giorgis et al., 2011a), principalmente por las leñosas invasoras *P. angustifolia* y *L. lucidum* (Tecco et al., 2006, Hoyos, 2007, Hoyos et al., 2010). En especial, este proceso de invasión es promovido por la proximidad a ciertos centros urbanizados de las Sierras Chicas de Córdoba (Río Ceballos y Salsipuedes), los cuales han propiciado una gran presión de propágulos de leñosas exóticas (Gavier-Pizarro et al., 2010, 2012). Por este motivo, los patrones de distribución de las principales especies invasoras en el área de estudio no estarían determinados por una falta de propágulos, sino que podrían ser el reflejo de las interacciones bióticas o los requerimientos ambientales propios de cada especie. En consecuencia, el área de estudio seleccionada constituye un escenario apropiado para abordar nuestro objetivo, ya que a una escala local permite abarcar un elenco de especies leñosas que, no sólo es representativo de las principales invasoras de la región (Giorgis et al., 2011a; Tecco et al., 2013), sino que además, coexisten en un área acotada, la cual se encuentra afectada por un macroclima y variables regionales homogéneas.

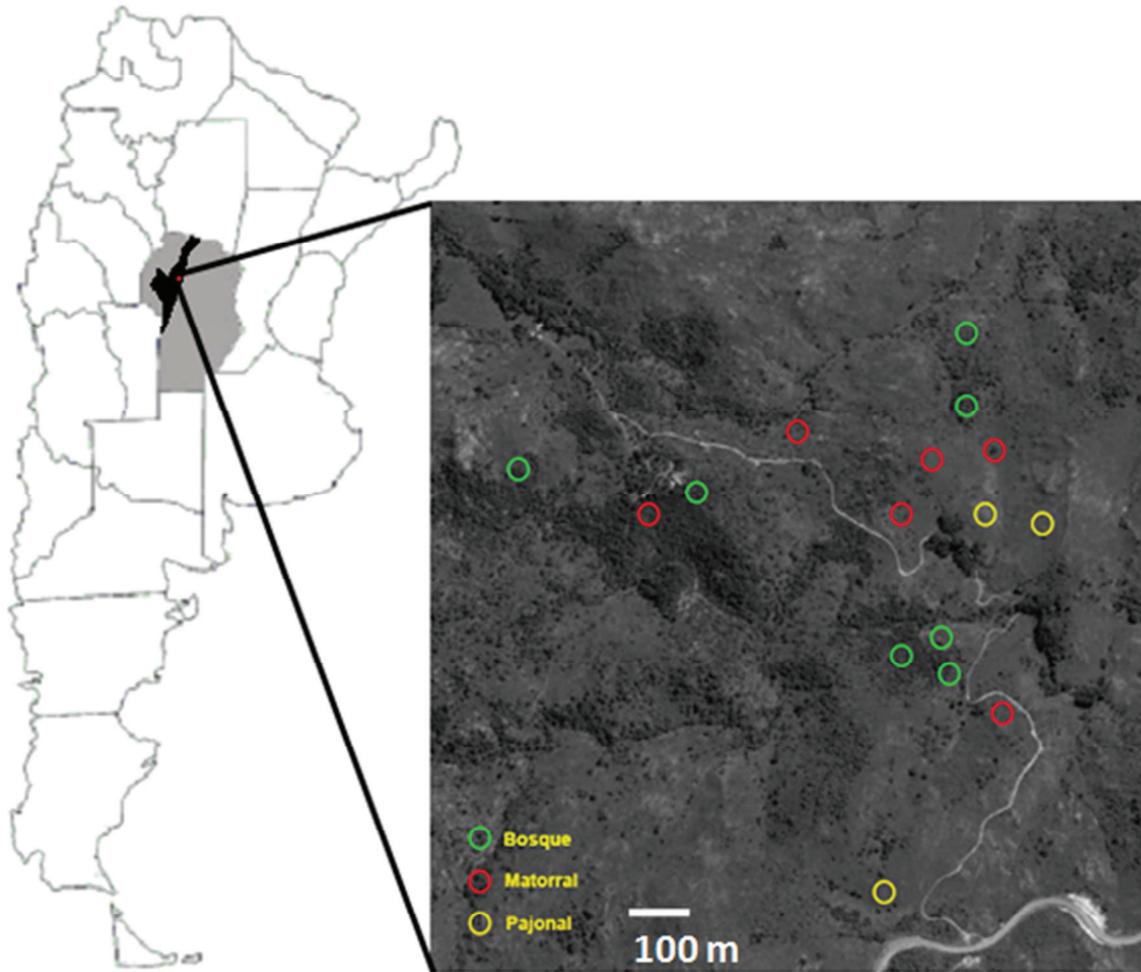


Figura 1.1. Localización de la Estancia Los Potreros ubicada en la provincia de Córdoba, República Argentina. En la imagen satelital cada uno de los círculos representa a una de las laderas seleccionadas. Círculos verdes, Bosques; círculos rojos, Matorrales; círculos amarillos, Pajonales con emergentes leñosos.

Geomorfología del área de estudio

El área de estudio se encuentra dentro del escarpe erosionado superior, en el dominio pedológico serrano (Fig. 1.2). La distribución de los diferentes tipos de suelo en el Dominio Serrano está condicionada por las pendientes, el clima y el material parental, provocando grandes variaciones en espacios muy reducidos (Cioccale, 1999). Las condiciones impuestas por estos factores controlan el drenaje del suelo y su consecuente desarrollo en respuesta directa al material parental y al relieve, cuyas características están vinculadas a los procesos de acumulación de sedimentos y erosión de origen eólico y aluvial (Cioccale, 1999). En las partes con relieve más abrupto se intensifican los procesos erosivos, los afloramientos rocosos y suelos escasamente desarrollados dominan el paisaje

mientras que en condiciones de menor pendiente se observan suelos desarrollados, conformados por una sucesión de capas aluviales o coluviales con texturas franca a arenosa franca, con porcentajes de gravas y gravillas superiores a 20% que varían irregularmente en toda su profundidad (Cioccale, 1999).

En este sector se reconoce taxonómicamente al orden de suelo Entisol. Este tipo de suelo se desarrolla en ambientes de abanicos aluviales proximales, sobre lomas y cerros de basamento y conglomerados, albardones arenosos, paleocauces y algunos derrames fluviales (INTA-SEAG, 1987). Estos suelos evolucionan sobre materiales de texturas gruesas o sobre relieves ondulados con pendientes pronunciadas y presentan un escaso desarrollo (perfiles A-AC-Ck) o se caracterizan por mostrar una sucesión de capas, sin diferenciación de horizontes genéticos (Cioccale, 1999).



Figura 1.2. Unidades cartográficas de los suelos del Dominio Serrano de las Sierras Chicas de Córdoba. El círculo rojo indica el área de estudio. Mapa tomado de Cioccale (1999).

Diseño general del estudio y selección de especies

En el área de estudio se seleccionaron 16 sitios, cada uno correspondió a una ladera, en las cuales se establecieron dos parcelas de muestreo de 10 × 20 m (16 sitios × 2 parcelas por ladera = 32 parcelas permanentes). La selección de las laderas dentro del área de estudio no fue al azar, sino que se adecuó el diseño a las mediciones de plasticidad fenotípica. Es decir, debido a que la plasticidad fenotípica fue evaluada en individuos adultos, los cuales no son clones, se procuró trabajar con individuos genéticamente más parecidos entre sí, seleccionando los sitios dentro de un radio de un kilómetro alrededor del casco principal de la estancia y a unos 500 m de distancia promedio entre ellos (Fig. 1.1). En otras palabras,

se asume que al trabajar en un área tan acotada, todos los individuos, de cada especie, pertenecen a una misma población. El criterio por el cual se establecieron dos parcelas permanentes en cada ladera fue para abarcar la heterogeneidad de configuraciones vegetales (por ej., en una misma ladera se podía encontrar un pajonal con algunos emergentes leñosos y un bosque cerrado).

En cada parcela se realizó una caracterización ambiental (edáfica y topográfica) y se midió la estructura y composición florística de especies leñosas. Estos datos permitieron identificar los principales ensambles de especies leñosas en el área de estudio y analizar la segregación espacial de las leñosas dominantes en función de las variables ambientales (*ver* Capítulo II). Es decir, el diseño experimental permitió describir las diferentes fisonomías presentes en el área de estudio (desde bosques cerrados a pajonales con emergentes leñosos; Fig. 1.1) e identificar las principales especies leñosas invasoras y nativas.

A partir de la caracterización florística se seleccionaron las ocho leñosas más abundantes. Estas especies fueron las utilizadas para abordar los objetivos vinculados a las estrategias de vida de las especies invasoras y nativas tanto según sus atributos medios (*ver* Capítulo III) como a la capacidad de ajustar sus fenotipos en respuesta a un gradiente ambiental (*ver* Capítulo IV). Las especies seleccionadas fueron cuatro exóticas (*Celtis australis*, *Cotoneaster glaucophyllus*, *Ligustrum lucidum* y *Pyracantha angustifolia*) y cuatro nativas (*Acacia caven*, *Celtis ehrenbergiana*, *Condalia buxifolia* y *Lithraea molleoides*). Las cuatro especies exóticas seleccionadas en este estudio son consideradas como especies invasoras, de acuerdo a la definición de especie invasora mencionada previamente en la introducción (Richardson et al., 2000; Richardson & Rejmànek, 2011). Es decir, si bien han sido originalmente cultivadas como ornamentales en cascos de estancia y casas de veraneo (desde principios del siglo XX), llevan varias décadas naturalizadas y expandiendo su distribución sin la intervención del hombre. Además, las cuatro especies invasoras seleccionadas son dispersadas por aves lo cual propicia su dispersión a grandes distancias desde el casco principal de la estancia Los Potreros, donde se ha observado la mayor densidad de individuos de las invasoras.

Descripción de las especies

Especies Nativas

Acacia caven (Molina) Molina.

Nombre común: Espinillo, Aromo criollo, Espino, Churqui, Aromito, Aroma.

Familia Fabaceae

Orden Fabales

Arbusto hermafrodita de 2-6 m de altura, caducifolio y armado (Fig. 1.3). *Corteza*: castaño oscuro, con profundos surcos longitudinales y oblicuos de color rojizo. *Hojas*: bipinnaticompuestas, alternas o fasciculadas, cortamente pecioladas; eje principal de 2-5 cm de longitud, 3-15 pares de ejes secundarios de 1-2 cm de longitud, cada uno con 15-20 pares de foliolulos de 1-2 mm de largo. *Flores e Inflorescencias*: amarillentas, perfectas, actinomorfas de 6-8 mm de longitud; cáliz y corola tubulares, numerosos estambres, ovario supero. Flores dispuestas en capítulos esféricos o glomérulos (Fig. 1.3), amarillo anaranjadas, sostenidas por pedúnculos cortos de 5-18 mm de longitud. *Fruto*: vaina o legumbre leñosa cilíndrica de 4-7 × 1,5-2,5 cm (Fig. 1.3).

Floración: ocurre desde el mes de agosto al mes de septiembre. Fructifica de enero a abril. La polinización es entomófila, principalmente por coleópteros, y la dispersión es realizada por roedores y otros animales (zoocoría). Además, se ha observado que el ganado dispersa eficazmente sus semillas.

Distribución: Esta especie se distribuye desde Chile, Bolivia, Paraguay, Uruguay, Brasil hasta la Argentina. En la Argentina, se la encuentra en las provincias fitogeográficas Chaqueña, del Monte, del Espinal y Paranaense.

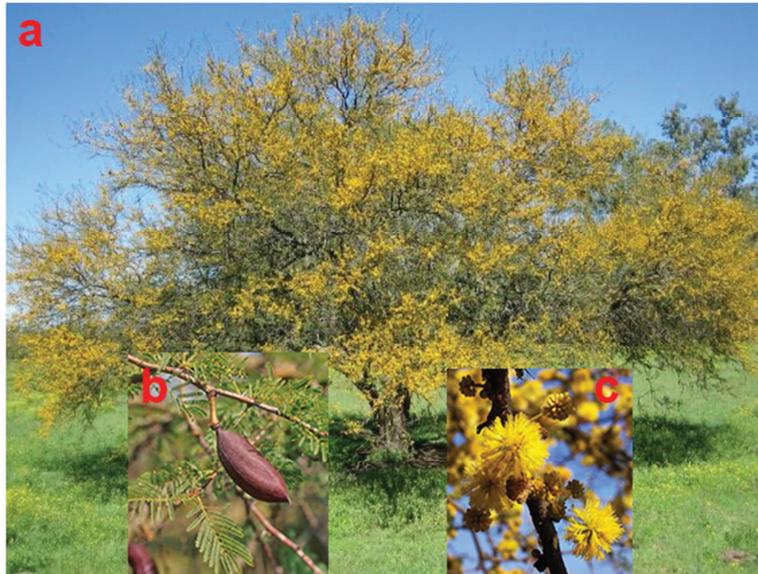


Figura 1.3. Especie nativa *Acacia caven*. Individuo completo en verano (a), detalle del fruto (b) y de la inflorescencia (c).

Celtis ehrenbergiana (Klotzsch) Liebm. var. *ehrenbergiana*

Nombre común: Tala

Familia Cannabaceae

Orden Rosales

Árbol polígamo-monoico de 4-12 m de altura, caducifolio e inerme (Fig. 1.4). *Corteza*: grisácea a castaño clara lisa a levemente agrietada con la edad. *Hojas*: simples, cortamente pecioladas, alternas, láminas ovadas, de 4-5 cm de largo por 1-2,5 cm de ancho, borde aserrado. *Flores e Inflorescencias*: verdosas o amarillentas (Fig. 1.4), imperfectas, actinomorfas, apétalas, sépalos 5, estambres 5, opuestos a los sépalos; ovario sésil, estilo 2-bífido. Las flores se disponen en glomérulos axilares. *Fruto*: drupa, de 1-1,5 cm de diámetro, anaranjada a la madurez (Fig. 1.4).

Floración: ocurre desde el mes de octubre al mes de febrero. Fructifica de febrero a junio. La polinización es anemófila y la diseminación es ornitócora.

Distribución: Especie del Brasil austral, Uruguay y norte y centro de la Argentina. En la Argentina, se lo encuentra en el Monte, Espinal, Chaco serrano y occidental, la región Paranaense, las Yungas y la llanura Pampeana.

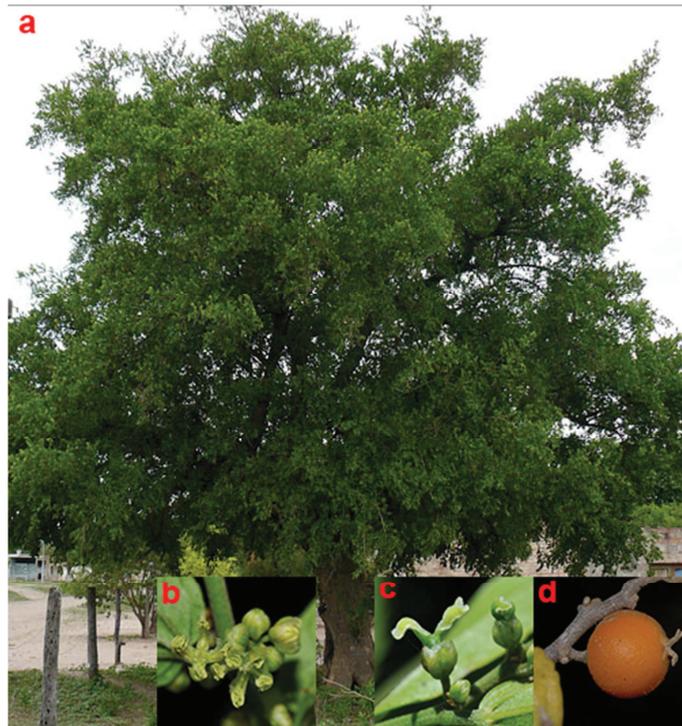


Figura 1.4. Especie nativa *Celtis ehrebergiana*. Individuo completo en verano (a), detalle de la flor masculina (b), de la flor femenina (c) y del fruto (d).

Condalia buxifolia Reissek.

Nombre común: Piquillín

Familia Rhamnaceae

Orden Rosales

Arbusto hermafrodita de 3-6 m de altura, semicaducifolio y armado (Fig. 1.5). *Corteza*: Castaño oscura, gruesa y rugosa, con fisuras longitudinales paralelas. *Hojas*: simples, alternas o fasciculadas (Fig. 1.5), verde oscuras, lustrosas, de 15-25 × 8-12 mm, ápice con una pequeña espina o apículo, elípticas, bordes enteros. *Flores e Inflorescencias*: verde amarillentas (Fig. 1.5), perfectas, pequeñas, de ca 3 mm de diámetro, sostenidas por pedúnculo de 3-5 mm de longitud, cáliz y corola pentámeros, estambres 5, ovario súpero. Las flores se disponen en fascículos sobre los mismos braquiblastos que originan las hojas. *Fruto*: drupa globosa, de ca 8 mm de diámetro, morado oscura (Fig. 1.5).

Floración: ocurre desde el mes de septiembre al mes de octubre. Fructifica de diciembre a febrero. La polinización es entomófila y la dispersión es ornitócora.

Distribución: Brasil, Paraguay y Argentina. En Argentina, se la encuentra exclusivamente en el Chaco serrano y las Yungas.



Figura 1.5. Especie nativa *Condalia buxifolia*. Individuo completo en verano (a), detalle de la flor (b), de la rama con sus hojas (c) y del fruto (d).

Lithraea molleoides (Vell.) Engl.

Nombre común: Molle de beber, Molle, Molle Córdoba, Chichita.

Familia Anacardiaceae

Orden Sapindales

Árbol polígamo dioico de 3-8 m de altura, perennifolio e inerme (Fig. 1.6). *Corteza*: castaño oscura, rugosa, con láminas pequeñas que se desprenden. *Hojas*: pinnaticompuestas, alternas opuestas, de 8-14 cm de largo, con 3-5 folíolos (a veces 7) de 3-8 × 1-2 cm. *Flores e Inflorescencias*: perfectas o imperfectas (Fig. 1.6), de 3 × 3 mm, cáliz breve con 5 lóbulos redondeados, corola con 5 pétalos redondeados, flores masculinas similares con 10 estambres y pistilo rudimentario, flores femeninas con ovario súpero. Las flores están dispuestas en racimos compuestos (Fig. 1.6), panículas, axilares de 4-7 cm de longitud, amarillas. *Fruto*: drupa globosa de 6-8 mm de diámetro, cáscara blanquecina translúcida que deja ver la pulpa negra, carnosa (Fig. 1.6).

Floración: de octubre a noviembre. Fructificación de diciembre a marzo. La polinización es entomófila y la dispersión es ornitócora.

Distribución: Esta especie presenta una amplia distribución, observándose en Brasil, Bolivia, Uruguay, Paraguay y Argentina. En Argentina, está presente en el Chaco serrano hasta los 2100 m snm, Chaco sub húmedo y región Paranaense.



Figura 1.6. Especie nativa *Lithraea molleoides*. Individuo completo en verano (a), detalle de la flor (b), de la inflorescencia (c) y del fruto (d).

Especies Invasoras

Celtis australis L.

Nombre común: Almez, Almecino, Almecina, Latonero, Lodoño, Lodón, Hackberry.

Familia Cannabaceae

Orden Rosales

Árbol polígamo-monoico de 10-25 m de altura, caducifolio e inerme (Fig. 1.7). *Corteza*: grisácea o castaño clara, lisa o levemente rugosa (Fig. 1.7). *Hojas*: simples, alternas, verde oscuras (Fig. 1.7), pecíolos de 1-1,5 cm de largo; láminas ovado-elípticas, de 5-15 cm de largo, envés grisáceo, densamente pubescente, borde aserrado. *Flores e Inflorescencias*: poco vistosas, verdosas, imperfectas estaminadas y perfectas, actinomorfas, largamente pedunculadas, apétalas, pentámeras, ovario súpero, estilo plumoso. Las flores estaminadas se disponen en fascículos, las perfectas y pistiladas son solitarias. *Fruto*: drupa, globosa, de 1-1,2 cm de diámetro, primero verde, negruzco a la madurez (Fig. 1.7).

Floración: ocurre desde el mes de septiembre al mes de diciembre. Fructifica de diciembre a abril. La polinización es entomófila y la diseminación es ornitócora.

Distribución: Especie de la región del Mediterráneo, sur de Europa, sudoeste de Asia y norte de África, y la Isla de Madeira. En la actualidad, ha sido citada como una especie invasora en Europa y América del Norte y del Sur (Richardson & Rejmànek, 2011;

Rejmànek & Richardson, 2013; Giorgis & Tecco et al., 2014). En Argentina, se la ha observado como adventicia en los talaes bonaerenses y ha sido citada en las Sierras de Córdoba (Giorgis et al., 2011a).

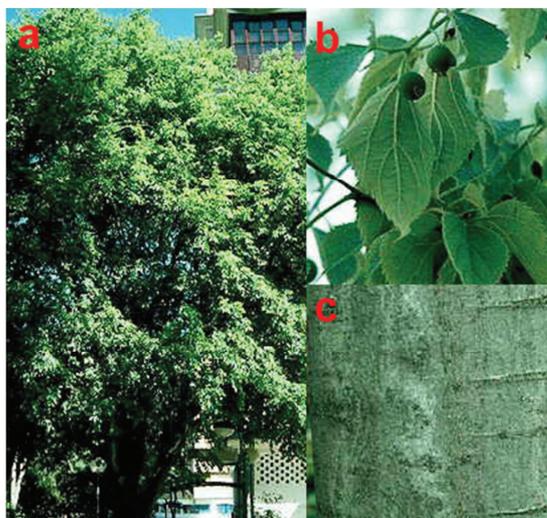


Figura 1.7. Especie invasora *Celtis australis*. Individuo completo en verano (a), detalle de las hojas y el fruto (b) y de la corteza (c).

Cotoneaster glaucophyllus Franch.

Nombre común: Crataegus; Large leaf cotoneaster

Familia Rosaceae

Orden Rosales

Arbusto hermafrodita de 1-5 m de altura, semiperennifolio e inerme. *Corteza*: castaño, lisa o levemente rugosa. *Hojas*: simples, alternas, verde grisáceas o glaucas (Fig. 1.8), pecíolos de 4-6 mm de largo, láminas elípticas u ovadas, de 4-6 (-10) mm de largo, envés primero pubescente, luego gradualmente glabro, borde entero. *Flores e Inflorescencias*: blancas, perfectas, actinomorfas, de 7-8 mm de diámetro; receptáculo ancho, unido al ovario; cáliz pentámero, persistente; pétalos 5, libres, expandidos, estambres 20, tan largos como los pétalos; ovario ínfero, lóculos 2-5, 2-ovulados. Flores agrupadas en corimbos terminales (Fig. 1.8), con más de 50 flores, de 3,5-5 (-7) cm de diámetro. *Fruto*: carnosos, de 5-7 mm de diámetro, rojo o anaranjado rojizo (Fig. 1.8), persistente.

Floración: en primavera y verano. Fructifica en otoño e invierno. La polinización es entomófila y la diseminación es ornitócora.

Distribución: Es nativa del sur de China. Es considerada una especie invasora en distintos lugares del mundo, tales como Nueva Zelanda, Australia y Sudáfrica (Richardson &

Rejmànek, 2011; Rejmànek & Richardson, 2013; Giorgis & Tecco et al., 2014). En Argentina, se la ha observado crecer como adventicia en la Reserva Natural de Otamendi, Buenos Aires y ha sido citada en las Sierras de Córdoba (Giorgis et al., 2011a).



Figura 1.8. Especie invasora *Cotoneaster glaucophyllus*. Detalle de las hojas con frutos (a), de la inflorescencia (c) y del fruto (d).

Ligustrum lucidum W.T. Aiton

Nombre común: Siempreverde, Aligustre arbóreo, Ligustro disciplinado, Glossy privet.

Familia Oleaceae

Orden Lamiales

Árbol hermafrodita de entre 5-15 m de altura, perennifolio e inerme (Fig. 1.9). *Corteza*: grisácea (Fig. 1.9), lisa, se oscurece con la edad. *Hojas*: simples, opuestas, subcoriáceas, pecíolos de 0,5-1,5 cm de largo, láminas ovado-lanceoladas, de 7-13 cm de largo por 2-4 cm de ancho, borde entero. *Flores e Inflorescencias*: blancas, perfectas, actinomorfas, brevemente pediceladas, gamopétalas, lóbulos de la corola tan largos como el tubo, estambres 2, insertos en el tubo de la corola, ovario súpero. Flores dispuestas en panículas apicales de hasta 15 cm de largo (Fig. 1.9), multifloras. *Fruto*: drupa globosa, negra de ca 6-8 mm de diámetro (Fig. 1.9).

Floración: ocurre desde el mes de noviembre hasta el mes de diciembre. Fructifica de diciembre a junio. Los frutos persisten mucho tiempo sobre la planta. La polinización es entomófila, principalmente por abejas, y la diseminación ornitócora.

Distribución: Especie originaria de China, Japón y Corea. Ha sido introducida en numerosas partes del mundo, donde se ha transformado en una especie invasora. Algunas de estas regiones son Australia, Europa, Nueva Zelanda, Estados Unidos, Sudáfrica, Mozambique, algunos países de Sudamérica, tales como Brasil y Uruguay y algunas islas del Pacífico, como Hawái, y del Atlántico, como Bermuda (Richardson & Rejmànek, 2011; Rejmànek & Richardson, 2013; Giorgis & Tecco et al., 2014). En Argentina, se la ha registrado en distintos ambientes, desde los bosques nublados de las Yungas y la selva Paranaense, hasta los bosques semiáridos del Chaco Serrano y el Monte.

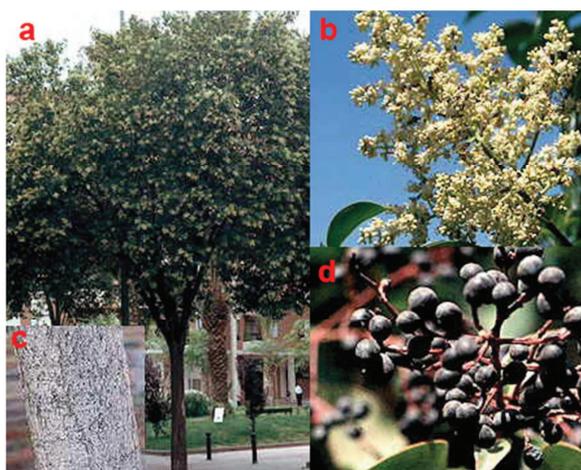


Figura 1.9. Especie invasora *Ligustrum lucidum*. Individuo completo en verano (a), detalle de la inflorescencia (b), del fruto (d) y de la corteza (c).

Pyracantha angustifolia (Franch.) C.K. Schneid.

Nombre común: Grateus, Espino de fuego naranja, Orange firethorn

Familia Rosaceae

Orden Rosales

Arbusto hermafrodita de hasta 1-3 m de altura, perennifolio y armado (Fig. 1.10). *Corteza:* de color pardo rojizo, brillante. *Hojas:* simples, enteras oblongo-espátuladas, mucronadas de 2-6 cm de largo, peciolos de 1-2,5 mm, lamina estrecha oblongo a 1,5-5 cm × 4-8 mm, densamente tomentosas en la cara inferior. *Flores e Inflorescencias:* blancas, perfectas, ca 8 mm de diámetro con un hipanto campanulado densamente tomentoso (Fig. 1.10), sépalos 5, de ca 1-1,1 mm de longitud, pétalos 5, de ca 4 mm de longitud, estambres 20, con los filamentos de ca 1,5-2 mm de longitud, ovario ínfero, 5 carpelos biovulados, estilo tan largo como los estambres. Flores dispuestas en un corimbo terminal de 2-4 cm de diámetro, tomentoso. *Fruto:* baya de ca 7-9 mm de diámetro, de color amarillo-anaranjado (Fig. 1.10).

Floración: desde la primavera hasta principios de verano. Fructificación durante el otoño y el invierno. La polinización es entomófila y la dispersión es ornitócora.

Distribución: Especie originaria de China. En la actualidad, esta especie ha sido introducida en diversas partes del mundo, tales como América del Norte, Sudáfrica, Europa, Australia y Sudamérica, principalmente con motivos ornamentales (Richardson & Rejmànek, 2011; Rejmànek & Richardson, 2013; Giorgis & Tecco et al., 2014). En Argentina, es utilizada para la formación de cercos vivos en parques y jardines. En las Sierras de Córdoba se la encuentra asociada a cursos de agua.



Figura 1.10. Especie invasora *Pyracantha angustifolia*. Individuo completo en verano (a), detalle de la flor (b) y del fruto (c).

Capítulo II

“Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en las Sierras Chicas de Córdoba, Argentina: su relación con factores ambientales locales”

Este capítulo fue publicado en la Revista de Biología Tropical en el Volumen 62, suplemento 4 (2014): 1549-1563. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v62i4.12995>.

Introducción

En la provincia de Córdoba, el Bosque Chaqueño Serrano adquiere gran importancia, no sólo porque contiene la mitad de las especies de plantas vasculares de toda la provincia (Zuloaga et al., 2008; Giorgis, 2011), sino también debido a que un 13,5% de su flora corresponde a taxones endémicos del centro de Argentina (Giorgis et al., 2011a). A su vez, provee importantes servicios ecosistémicos, particularmente la provisión de agua, ya que los territorios que ocupa forman parte de las cuencas de los principales ríos que abastecen al menos al 80% de la población de la provincia. No obstante, la vegetación del Bosque Chaqueño Serrano se encuentra amenazada debido a cambios en el uso del suelo, los cuales se incrementaron notablemente desde tiempos prehispánicos (Schofield & Bucher, 1986), hasta la actualidad (Zak et al., 2004; Brown et al., 2006).

Sumado a la deforestación, uno de los principales factores de cambio de la vegetación en la región es la invasión por especies leñosas exóticas (Hoyos et al., 2010; Giorgis et al., 2011a, b). Particularmente, la especie exótica invasora *Ligustrum lucidum* (“siempreverde”) ha experimentado una explosión demográfica en los últimos años, constituyéndose en la especie dominante en ciertas áreas de las Sierras Chicas de Córdoba (Gavier-Pizarro et al., 2012). Al mismo tiempo, existen otras especies leñosas exóticas invadiendo el área (Gurvich et al., 2005; Giorgis et al., 2011a; Tecco et al., 2013), aunque, al menos por el momento, con una menor abundancia regional que *L. lucidum*. Se ha observado que algunas de estas exóticas invasoras afectan no sólo al reclutamiento, composición y abundancia de especies nativas (Tecco et al., 2006; Giantomasi et al., 2008; Hoyos et al., 2010; Giorgis, 2011), sino también a procesos directamente vinculados al ciclo de nutrientes (Furey et al., 2014) y del agua (Cingolani et al., 2010; Jobbágy et al., 2013) del sistema.

A escala regional, se ha observado que la invasión de *L. lucidum* está fuertemente asociada con la proximidad a centros poblados (Gavier-Pizarro et al., 2010). Esta relación

se debería principalmente a dos factores: por un lado, a la fuerte presión de propágulos que suponen estos centros urbanos y, por otra parte, al disturbio asociado a la urbanización (Colautti et al., 2006; Pauchard et al., 2009; Simberloff, 2009). En conjunto, estos factores aumentan las probabilidades de colonización y establecimiento de especies exóticas invasoras (Simberloff, 2009; Gavier-Pizarro et al., 2010). Este patrón se ha observado también en las Sierras Grandes de Córdoba (Giorgis et al., 2011b) y en otras regiones montañosas del mundo (Pauchard et al., 2009). Si bien existen numerosos estudios que abordan esta problemática a escala regional, no hemos encontrado trabajos que analicen la relación entre la presencia y abundancia de especies leñosas invasoras con variables ambientales que actúan a escala local, tales como la posición topográfica, las características físico-químicas y la humedad del suelo, además de la pendiente y la orientación de las laderas. En sistemas montañosos, estos factores son importantes estructuradores de las características de la vegetación, ya que afectan la erosión y deposición de sedimentos, el balance térmico y las condiciones de humedad y fertilidad de los suelos (Clark et al., 1999; Bledsoe & Shear, 2000; Cingolani et al., 2003). Es esperable, en consecuencia, que esta heterogeneidad local, propia de ambientes montañosos, condicione la presencia y la abundancia de las diferentes especies leñosas nativas y exóticas invasoras (Davis et al., 2000; Kakembo et al., 2007). En este contexto, adquiere relevancia teórica y aplicada entender los factores que subyacen al reemplazo del bosque nativo por comunidades dominadas por especies leñosas exóticas invasoras. En consecuencia, las Sierras Chicas de Córdoba ofrecen un experimento natural apropiado para poner a prueba los efectos de factores locales sobre la composición de leñosas nativas y exóticas invasoras, particularmente en remanentes de vegetación próximos a urbanizaciones y en sitios con una alta presión de propágulos.

Objetivo general

En este capítulo se pretende explorar, a escala local, si existe alguna asociación entre la presencia y abundancia de especies leñosas dominantes, tanto invasoras como nativas, con ciertas variables ambientales locales en un área invadida de las Sierras Chicas de Córdoba. Específicamente, en este capítulo se propuso responder a las siguientes preguntas: 1) en un área con altas densidades de leñosas exóticas invasoras, ¿se observa una segregación espacial a escala local entre especies leñosas exóticas invasoras y/o nativas dominantes?, y 2) si existe esa segregación, ¿está asociada a variables ambientales?

Materiales y Métodos

Censos de especies leñosas y caracterización fisonómica de las parcelas

En cada parcela se registró la presencia y número de individuos, y se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de todas las especies leñosas. Además, se midió el área basal a todos los individuos que superaran los 5 cm de diámetro en la base. Estas mediciones se realizaron de abril a noviembre en el año 2010. Para la nomenclatura de las especies se siguió a Zuloaga et al., (2008) y su actualización on-line (www.darwin.edu.ar). Las parcelas se describieron fisonómicamente siguiendo una modificación del sistema de clasificación propuesto por Foti & Blaney, (1994) y el protocolo propuesto por la UNESCO (United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, 1973). En este caso, se definieron *a priori* las distintas fisonomías de acuerdo al porcentaje de cobertura de árboles y arbustos que presentó cada parcela. A partir de este sistema de clasificación, se determinaron cinco fisonomías:

Bosque cerrado: Áreas dominadas por árboles con una cobertura de dosel del 61% o mayor, con copas arbóreas que generalmente se entremezclan.

Bosque abierto: Áreas dominadas por árboles con una cobertura de dosel del 26-60%, muchas de las copas no se tocan unas con otras. Generalmente se presenta un estrato herbáceo o arbustivo, o ambos.

Matorral cerrado: Áreas dominadas por arbustos que generalmente exceden 0,5 a 5 m de altura cuando maduran, con una cubierta de dosel del 26% o mayor. Puede presentarse una cubierta de dosel arbórea del 25% o menor.

Matorral abierto: Áreas dominadas por arbustos que exceden 0,5 a 5 m de altura cuando maduran, con una cobertura de dosel entre 25% y 6%. Pueden tener coberturas de dosel arbóreas o de grandes arbustos del 10% o menores.

Pajonal con emergentes leñosos: Áreas dominadas por pastos, o vegetación similar a pastos, o vegetación herbácea con un componente arbóreo o arbustivo que no excede 5% de la cobertura.

Con el propósito de identificar distintas comunidades de especies leñosas (*ver análisis de datos*), las parcelas fueron clasificadas en base a su fisonomía y composición

(presencia y abundancia; Nichols, 1923; Foti & Blaney, 1994). Dado que el relevamiento florístico de las parcelas no contempló otras formas de vida (hierbas, gramíneas, etc.), los grupos de especies identificados no constituyen “comunidades” en el sentido estricto (Whittaker, 1970; Begon et al., 1999), sino ensambles de leñosas que se distribuyen en el área de estudio conformando más de un tipo fisonómico. Por practicidad, de aquí en más se hará referencia a estos ensambles de leñosas como “comunidades leñosas”.

Caracterización de factores a escala local

Las parcelas fueron caracterizadas según su posición topográfica, pendiente y orientación, y distintas variables edáficas relacionadas con la estructura, contenido de agua y concentración de nutrientes en el suelo. En el caso de la orientación, se calcularon dos nuevas variables: la orientación norte-sur (=coseno \times orientación; valores positivos indican orientación sur y valores negativos orientación norte), y la orientación este-oeste (=seno \times orientación; valores positivos representan una orientación hacia el oeste, y valores negativos una orientación hacia el este). Este método es una modificación de las estimaciones de Cushman & Wallin, (2002).

La estructura del suelo se caracterizó midiendo la profundidad, el grado de compactación y la densidad aparente. En los tres casos, para la recolección de las muestras o la toma del dato, dentro de cada parcela, se realizaron transectas de 20 m de longitud distribuidas a una distancia mínima de tres metros entre sí. La profundidad del suelo (cm) se midió en 30 puntos por parcela utilizando una varilla de acero, la cual fue introducida en el perfil del suelo hasta alcanzar la roca subyacente (Kolb et al., 2002; MacDougall et al., 2006). En este caso, se dispusieron tres transectas, a lo largo de las cuales, se realizaron 10 mediciones de profundidad de suelo cada dos metros de distancia entre ellas. La compactación (kg/cm^2) se midió con un penetrómetro ([E-280 Pocket Penetrometer](#)) que registra la dureza de la capa superficial del suelo. Para ello, a lo largo de cuatro transectas, se tomaron 10 mediciones cada dos metros, y en total se realizaron 40 lecturas por parcela. En el caso de la medición de la densidad aparente del suelo (g/cm^3), se recolectaron seis muestras de los primeros 10 cm del perfil con un cilindro de acero de 10×5 cm. En este caso, a lo largo de dos transectas, se recolectaron tres muestras de suelo cada cuatro metros, aproximadamente. Las muestras fueron secadas al aire y luego pasadas por un tamiz de 2 mm. Posteriormente, fueron secadas en un horno a 60°C durante tres días hasta peso constante y, a posterior, mediante el principio de Arquímedes se midió el volumen de

las muestras con una probeta graduada (100: 1 ml). Luego, se procedió a calcular la densidad aparente dividiendo el peso seco sobre el volumen (Throop et al., 2012). Finalmente, las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias Agropecuarias (Universidad Nacional de Córdoba, Argentina), para su caracterización físico-química en cuanto a: textura (Day, 1986), pH (Thomas, 1996), conductividad eléctrica, materia orgánica, según la técnica de Walkley & Black (Nelson & Sommers, 1996), y nitrógeno total, según la técnica de Kjeldahl (Bremner, 1996).

La humedad del suelo se estimó a partir del contenido volumétrico de humedad (%). En cada una de las parcelas, se realizaron dos transectas de 20 m, en las cuales, cada dos metros se tomaron 10 mediciones. El equipo utilizado para la medición de humedad fue un Moisture Probe Meter (MPB-160-B del ICT International Pty Ltd), con el cual se tomaron 20 registros por parcela, en total, de los primeros 10 cm del perfil del suelo, en los meses de noviembre y diciembre de 2010 y marzo de 2011. En el caso de la humedad, profundidad, densidad aparente y compactación del suelo se calculó una media por parcela. Las diferencias en el número de replicas para cada una de las mediciones de las variables ambientales por parcela dependió de la dificultad que implicaba su medición.

Análisis de datos

Para cada especie leñosa registrada en el relevamiento, se calculó un valor de importancia (V_i) por parcela. Este índice se obtuvo como: $V_i = (\text{área basal relativa} + \text{densidad relativa})/2$ (Chen et al., 1997; Bledsoe & Shear, 2000). Específicamente el V_i es un indicador del grado de dominancia en cada parcela de cada una de las especies, el cual oscila entre cero y uno. Los valores más cercanos a uno indican que la especie es dominante. A partir de una matriz con los V_i de las especies leñosas por parcela, se realizó un análisis jerárquico de agrupamientos con la finalidad de identificar las principales comunidades de leñosas del área de estudio. Las especies con una única presencia, no se tuvieron en cuenta en el análisis. Para ello se empleó el método de agrupamiento promedio (UPGMA) con el índice de disimilitud o distancia de Bray Curtis, utilizando el paquete cluster con la función `hclust()`. No obstante, una de las parcelas se perdió por motivos ajenos a esta investigación, por lo cual el número considerado en los análisis corresponde a las 31 parcelas restantes. Una vez identificadas las distintas comunidades, se las caracterizó en cuanto a su riqueza de especies leñosas (riqueza total, de nativas y de invasoras) y se identificó la especie leñosa dominante de cada grupo, la cual le dio el nombre a la comunidad. Las especies

dominantes se identificaron calculando los V_i dentro de cada comunidad, a partir de la suma de los V_i obtenidos para todas las especies presentes en las parcelas que conformaron cada una de las comunidades. En este caso el V_i , para cada especie, puede ser mayor a uno y, mientras más alto sea su valor, mayor será su grado de dominancia en esa comunidad (Chen et al., 1997; Bledsoe & Shear, 2000). Además, para evaluar si las comunidades leñosas identificadas en el análisis anterior exhibían una fisonomía identificable en particular, se realizó una tabla de contingencia entre las distintas comunidades leñosas y los cinco tipos de fisonomías. El nombre que se le atribuyó a cada comunidad responde, en consecuencia, a la especie y la fisonomía dominantes de cada una (Fig. 2.1; Tabla 2.2).

Por último, se evaluó si las comunidades leñosas identificadas difieren en cuanto a las variables topográficas y edáficas registradas. Debido a que los datos presentaron homogeneidad de varianza, distribución normal e independencia de los errores, se analizaron a través de ANOVAs. Además, se utilizó el test HSD Tukey como prueba *a posteriori*. En este caso se utilizó el paquete `lm` y la función `aov()`. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en R (R Development Core Team, 2012).

Resultados

Identificación y descripción de las comunidades de especies leñosas

En las 31 parcelas censadas se registró un total de 885 individuos pertenecientes a 24 especies (13 familias y 19 géneros) de plantas leñosas, de las cuales 14 son nativas y 10 exóticas invasoras (Apéndice 2.1). Las familias con más representantes fueron Rhamnaceae y Rosaceae, con cuatro especies cada una.

A partir del análisis jerárquico de agrupamientos, se identificaron cinco comunidades (Fig. 2.1) que difirieron principalmente en cuanto a la identidad de la especie dominante (Tabla 2.1) y a los tipos fisonómicos que conformaban (Tabla 2.2). Algunas comunidades pueden adquirir más de una fisonomía (por ej., la comunidad dominada por la invasora *L. lucidum* corresponde generalmente a un bosque, pero esporádicamente puede aparecer como un matorral) y viceversa (por ej., tanto bosques abiertos como matorrales abiertos pueden ser parte de la comunidad dominada por la invasora *Cotoneaster glaucophyllus*) (Fig. 2.1; Tabla 2.2). A continuación se describen las cinco comunidades de especies leñosas en cuanto al tipo de fisonomía que presentaron, su riqueza de leñosas

(riqueza total, de invasoras y de nativas) y la identidad de las especies dominantes y subordinadas más importantes:

Bosques de *Ligustrum lucidum*, comunidad conformada principalmente por fisonomías de bosque cerrado y, en menor medida, de bosque abierto y matorral cerrado (Fig. 2.1; Tabla 2.2). En esta comunidad se observó una riqueza media de 5,57 especies leñosas, 2,71 invasoras y 2,86 nativas por parcela. La especie invasora *L. lucidum* es la que presentó el mayor Vi observado no sólo en esta comunidad sino en toda el área de estudio (Tabla 2.1; Apéndice 2.1). Le siguieron en orden de importancia *Celtis australis*, *Lithraea molleoides* y *Acacia caven*.

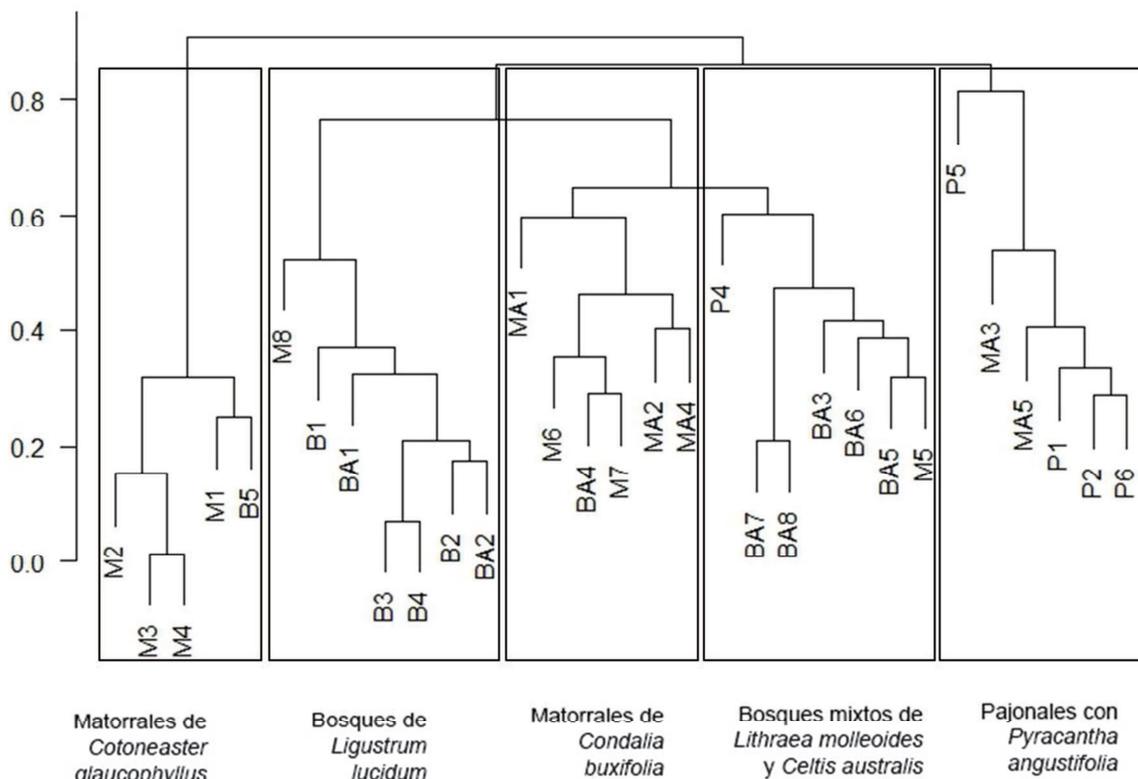


Figura 2.1. Análisis de agrupamientos jerárquicos de las parcelas de acuerdo a la composición florística de las especies leñosas dominantes presentes en el área de estudio. Las cinco comunidades o ensambles de leñosas identificadas se encuentran recuadradas y el nombre asignado a cada una se indica en la porción inferior del gráfico (elegidos en función de los valores de importancia de cada especie en las respectivas comunidades; ver Tabla 2.1). Dentro de cada recuadro, las letras indican el tipo de fisonomía presente en cada parcela: B, Bosque cerrado; BA, Bosque abierto; M, Matorral cerrado; MA, Matorral abierto; P, Pajonal con emergentes leñosos.

Bosques mixtos de *Lithraea molleoides* y *Celtis australis*, fisonómicamente conformada por bosques abiertos, aunque se observaron parcelas con coberturas propias de un matorral cerrado y pajonal con algunos emergentes arbóreos (Fig. 2.1; Tabla 2.2). En esta comunidad se observó una media de 7,14 especies leñosas y una riqueza media de 2,42 invasoras y 4,71 nativas por parcela. A los altos Vi de la especie nativa, *L. molleoides*, y la invasora *C. australis*, le siguieron en importancia las especies *Celtis ehrenbergiana*, *L. lucidum* y *Condalia montana* (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Valores de importancia (Vi) de todas las especies leñosas presentes en las cinco comunidades identificadas. Las especies exóticas invasoras se indican con un asterisco. En negrita se resalta la especie dominante de cada ensamble. $Vi=(\text{área basal relativa} + \text{densidad relativa})/2$.

Especies	Bosques de <i>Ligustrum lucidum</i>	Bosques mixtos de <i>Lithraea molleoides</i> y <i>Celtis australis</i>	Matorrales de <i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	Matorrales de <i>Condalia buxifolia</i>	Pajonales con <i>Pyracantha angustifolia</i>
<i>Acacia caven</i>	0,21	0,18	0,04	0,54	0,33
<i>Celtis australis</i> *	0,29	1	0,01	0,73	0
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	0,16	0,45	0	0,49	0
<i>Condalia buxifolia</i>	0,08	0,29	0,07	1,15	0
<i>Condalia montana</i>	0,06	0,34	0	0,15	0
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> *	0,05	0,07	2,55	0,01	0,05
<i>Gleditsia triacanthos</i> *	0	0	0	0	0,48
<i>Ligustrum lucidum</i> *	3,05	0,4	0,14	0,1	0,05
<i>Lithraea molleoides</i>	0,23	1,14	0,14	0,21	0,52
<i>Pyracantha angustifolia</i> *	0,08	0,27	0,16	0,66	1,44
<i>Schinus fasciculatus</i>	0,03	0,04	0	0,54	0,15
<i>Condalia microphylla</i>	0	0,01	0	0	0
<i>Acanthostyles buniifolius</i>	0	0,03	0	0	0
<i>Heterothalamus alienus</i>	0	0	0	0,2	0
<i>Kageneckia lanceolata</i>	0	0	0,01	0	0
<i>Lantana camara</i> *	0,01	0	0	0,01	0
<i>Colletia spinosisima</i>	0,01	0	0	0,01	0,1
<i>Ligustrum sinensis</i> *	0	0	0	0,05	0
<i>Cestrum parqui</i>	0	0	0	0,02	0
<i>Morus alba</i> *	0	0	0	0,04	0
<i>Porlieria microphylla</i>	0	0,04	0	0,01	0
<i>Pyracantha coccinea</i> *	0	0,09	0	0,06	0
<i>Pinus halepensis</i> *	0	0	0,01	0	0
<i>Zanthoxylum coco</i>	0,15	0	0	0	0

Matorrales de *Cotoneaster glaucophyllus*, estuvo conformada por matorrales cerrados, excepto por una parcela con fisonomía de un bosque cerrado (Fig. 2.1; Tabla 2.2). En esta comunidad se observó una riqueza media de 3,2 especies leñosas por parcela y una riqueza media de 2,2 invasoras y 1 nativa. La dominancia del arbusto invasor *C. glaucophyllus* fue seguida en importancia por *Pyracantha angustifolia*, *L. molleoides* y *L. lucidum* (Tabla 2.1).

Matorrales de *Condalia buxifolia*, estuvo conformada principalmente por matorrales abiertos, aunque, también adquirió fisonomías propias de un matorral cerrado y de un bosque abierto (Fig. 2.1; Tabla 2.2). Esta comunidad presentó la mayor riqueza de especies, con un total de 8,66 leñosas por parcela, y una riqueza media de 3,33 especies invasoras y 5,33 nativas por parcela. Al arbusto nativo dominante de esta comunidad, *C. buxifolia*, le siguieron en orden de importancia *C. australis*, *P. angustifolia*, *A. caven* y *Schinus fasciculatus* (Tabla 2.1).

Pajonales con *Pyracantha angustifolia*, fisonómicamente conformada por pajonales con arbustos aislados y matorrales abiertos (Fig. 2.1; Tabla 2.2). Esta comunidad exhibió una riqueza media de 3,5 especies leñosas por parcela y una riqueza media de 1,83 invasoras y 1,67 nativas. Al arbusto invasor dominante, *P. angustifolia*, le siguieron en orden de importancia, *L. molleoides*, *Gleditsia triacanthos* y *A. caven* (Tabla 2.1).

Tabla 2.2. Relación entre la clasificación de las parcelas según su composición de especies leñosas dominantes (Fig. 2.1) y su clasificación fisonómica. Los números corresponden a la cantidad de parcelas asignadas a cada unidad fisonómica (columnas) y a cada comunidad definida en términos de las especies leñosas (filas).

Especie dominante de la comunidad	Unidades fisonómicas					Total
	Bosque cerrado	Bosque abierto	Matorral cerrado	Matorral abierto	Pajonal	
<i>Ligustrum lucidum</i>	4	2	1	-	-	7
<i>Lithraea molleoides</i> y <i>Celtis australis</i>	-	5	1	-	1	7
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	1	-	4	-	-	5
<i>Condalia buxifolia</i>	-	1	2	3	-	6
<i>Pyracantha angustifolia</i>	-	-	-	2	4	6
Total	5	8	8	5	6	31

Patrones de distribución de las comunidades leñosas y variables ambientales

Las cinco comunidades leñosas identificadas se asociaron diferencialmente a la orientación N-S de las laderas ($F_{4,26 \ 31}=4,35$; $p\leq 0,01$), y al contenido de humedad ($F_{4,26 \ 31}=2,87$; $p\leq 0,05$), la concentración de nitrógeno ($F_{4,26 \ 31}=3,49$; $p\leq 0,05$) y materia orgánica ($F_{4,26 \ 31}=3,51$; $p\leq 0,05$), el pH ($F_{4,26 \ 31}=2,79$; $p\leq 0,05$) y la profundidad del suelo ($F_{4,26 \ 31}=4,53$; $p\leq 0,01$; Tabla 2.3). Los bosques de *L. lucidum* y los bosques mixtos de *L. molleoides* y *C. australis* se asociaron a la orientación sur, mientras las restantes comunidades lo hicieron a la orientación norte (Tabla 2.3). Entre las comunidades asociadas a la orientación norte, los matorrales de *C. glaucophyllus* se ubicaron sobre suelos con mayor contenido de materia orgánica, nitrógeno y pH más alto (Tabla 2.3). Además, hubo una tendencia a que *C. glaucophyllus* se ubicara sobre suelos con menor profundidad que las comunidades dominadas por *C. buxifolia* y *P. angustifolia*. Los matorrales de *C. buxifolia* se distribuyeron sobre suelos significativamente más profundos. Finalmente, los pajonales con *P. angustifolia*, a pesar de compartir la orientación con las dos comunidades de matorrales, fueron las únicas parcelas que estuvieron asociadas a suelos significativamente con un menor contenido de humedad y, además, presentaron una tendencia a ser los más ácidos.

Tabla 2.3. Factores topográficos y edáficos registrados en las cinco comunidades leñosas identificadas en el área de estudio. Los valores del cuadro corresponden a las medias de las variables para las parcelas de cada comunidad y las letras indican diferencias significativas entre los ensambles (HSD Tukey; $p < 0.05$).

Variable ambiental	Comunidad leñosa				
	Bosques de <i>Ligustrum lucidum</i>	Bosques mixtos de <i>Lithraea molleoides</i> y <i>Celtis australis</i>	Matorrales de <i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	Matorrales de <i>Condalia buxifolia</i>	Pajonales con <i>Pyracantha angustifolia</i>
Orientación (N – S)	0,57 ^b	0,39 ^b	-0,50 ^a	-0,41 ^a	-0,37 ^a
Orientación (E – W)	0,07	-0,18	0,59	0,01	0,27
Pendiente (%)	33,57	28,08	35,80	23,13	30,50
Humedad (%)	8,08 ^b	7,73 ^{ab}	9,20 ^b	9,50 ^b	5,44 ^a
Profundidad (cm)	44,01 ^{bc}	36,11 ^{ab}	30,33 ^a	54,29 ^c	42,23 ^{ab}
Compactación suelo (kg/cm ²)	1,49	1,44	1,71	1,91	1,93
Densidad aparente (g/cm ³)	0,95	0,98	0,92	1,02	1,16
Arena (%)	78,97	81,49	80,48	77,00	80,78
Limo (%)	10,97	10,39	10,00	13,03	10,92
Arcilla (%)	10,06	8,13	9,52	9,97	8,30
pH	5,86 ^{bc}	5,53 ^{abc}	6,15 ^c	5,42 ^{ab}	5,19 ^a
Cond. Electr. (dS/m)	0,65	0,72	0,96	0,53	0,58
Materia orgánica (%)	5,36 ^a	6,23 ^{ab}	8,59 ^b	4,99 ^a	3,92 ^a
Nitrógeno total (%)	0,24 ^a	0,28 ^{ab}	0,37 ^b	0,24 ^a	0,20 ^a
Fósforo total (ppm)	5,39	6,52	4,86	5,15	5,37

Discusión

El arreglo espacial de las especies leñosas de las Sierras Chicas de Córdoba, junto a la composición florística y la fisonomía de los ensambles, permitieron identificar cinco comunidades principales, algunas de ellas dominadas por especies exóticas invasoras. Los resultados de este trabajo también indican que la presencia y abundancia de las principales exóticas invasoras del Chaco Serrano (Giorgis et al., 2011a) se asocian, a escala local, a condiciones topográficas y edáficas particulares. Además, las características ambientales a las cuales estuvieron asociadas las comunidades dominadas por nativas (matorrales y bosques de *C. buxifolia* y *L. molleoides*) fueron en su mayoría compartidas con alguna comunidad dominada por exóticas invasoras, lo que plantearía un escenario posible de avance de las exóticas invasoras sobre estos remanentes nativos.

En concordancia con resultados previos disponibles para el área de estudio (Gavier-Pizarro et al., 2010; Giorgis et al., 2011a), y con respecto a las predicciones sobre el efecto

de la proximidad a urbanizaciones, los resultados de este capítulo reportan un alto grado de invasión por leñosas en las Sierras Chicas de Córdoba. Cerca del 50% de la flora leñosa registrada correspondió a exóticas invasoras, llegando a dominar en casi todas las comunidades identificadas y, si no lo hicieron, fueron las especies subordinadas más importantes en cada comunidad. Esto último es consistente con el patrón de avance de *L. lucidum* documentado en las últimas décadas a escala regional (Hoyos et al., 2010; Gavier-Pizarro et al., 2012), pero destaca, además, la importancia de otras leñosas exóticas invasoras como *C. glaucophyllus*, *P. angustifolia* y *Celtis australis*. Las comunidades dominadas por especies exóticas invasoras se caracterizaron por una baja riqueza de leñosas (1,83 a 5,57 especies por parcela), mientras que aquellas dominadas por especies nativas exhibieron los mayores valores de riqueza (7,14 a 8,6 especies por parcela). Esto aportaría nuevas evidencias a la tendencia general de desplazamiento de las especies nativas y empobrecimiento florístico propio de comunidades invadidas descriptas a otras escalas y en otras regiones del mundo (McKinney & Lockwood, 1999; Hejda et al., 2009).

La distribución de las especies de plantas y de las comunidades vegetales ha sido tradicionalmente asociada, dentro de una misma región climática, a factores topográficos y edáficos (Woodward, 1987). En este sentido, los resultados observados también permiten destacar el efecto de los factores topográficos y edáficos a escala local sobre los patrones de dominancia de las especies exóticas invasoras y nativas y, además, la segregación espacial de las comunidades de leñosas en las Sierras Chicas de Córdoba. Las parcelas con comunidades de bosques (tanto las dominadas por la exótica invasora *L. lucidum* como las codominadas por la nativa *L. molleoides* y la invasora *C. australis*), se presentaron preferentemente en laderas con orientación sur. Las laderas orientadas al norte presentaron alternativamente matorrales o pajonales dominados por nativas (*C. buxifolia*) o por exóticas invasoras (*C. glaucophyllus* o *P. angustifolia*). La presencia de bosques en laderas expuestas al sur y de matorrales en laderas con orientación al norte, podría deberse a las diferencias ambientales entre ambas situaciones, principalmente mayor insolación y menor humedad en laderas norte, como tradicionalmente se cree. No obstante, como en este capítulo no se ha observado este patrón no se puede descartar que esta asociación se relacione a la historia del uso del suelo y los regímenes de disturbio en la región (Giorgis, 2011). Por ejemplo, se ha observado que laderas con orientación norte sufren una mayor frecuencia de incendios que laderas sur, por lo que la regeneración de especies arbóreas, tanto nativas como exóticas, se vería retardada (Giorgis et al., 2013). En cuanto a las comunidades leñosas asociadas a laderas norte, vale destacar las diferencias en variables

edáficas entre los sitios ocupados por matorrales dominados por la exótica invasora *C. glaucophyllus* y los pajonales dominados por el arbusto, también invasor, *P. angustifolia*. Los primeros se presentan sobre suelos significativamente menos ácidos que los segundos, con mayor contenido de humedad y concentración de nutrientes y de materia orgánica; las parcelas con comunidades dominadas por la nativa *C. buxifolia* presentan para la mayoría de las variables condiciones intermedias. La segregación espacial observada en las distintas comunidades en relación a la topografía, y la asociación de los ensambles a variables edáficas particulares, podrían responder a dos mecanismos no excluyentes operando a escala local: por un lado, la presencia (o ausencia) de una especie exótica en un sitio sería el resultado de un filtro ambiental inicial (por ej., variables topográficas particulares estrechamente vinculadas con aspectos microclimáticos y/o disturbio). Por otro lado, si una vez establecida, una especie exótica se torna dominante en el sitio, su impacto sobre procesos ecosistémicos como la descomposición y el ciclo del agua, modificarían características edáficas locales (por ej., contenido de nutrientes, pH, humedad, etc.). En consecuencia, sería oportuno realizar estudios complementarios evaluando si las diferencias en la calidad edáfica entre las comunidades leñosas corresponden a una condición preexistente o representan, más bien, una consecuencia del establecimiento de la especie exótica invasora que, en este último caso, estaría actuando como un ingeniero ecosistémico (Crooks, 2002).

Estudios como este, en los cuales se analice la relación de las comunidades florísticas con aspectos topográficos y edáficos locales, abarcando la heterogeneidad ambiental propia de los sistemas montañosos, podrían arrojar indicios de la dinámica de la vegetación del sistema, particularmente en áreas expuestas a una alta presión de propágulos exóticos (por ej., vegetación natural próxima a regiones urbanizadas; Gavier et al., 2010). De acuerdo a los resultados reportados en este trabajo, la dinámica de la vegetación a escala local de parche estaría siendo afectada seriamente por las leñosas exóticas invasoras, las cuales estarían desplazando a las especies nativas en nuestra área de estudio. La aparente segregación ambiental observada, no sólo sugiere que las especies exóticas invasoras tienen una capacidad potencial para colonizar casi todos los ambientes en las Sierras Chicas de Córdoba, variando la identidad de la exótica invasora, sino que, en algunos casos, al establecerse estarían conformando comunidades dominadas por una única especie leñosa. Este fenómeno se pone de manifiesto al observar que de las cinco comunidades de leñosas descritas, cuatro están dominadas o codominadas por una exótica invasora y, además, se asociaron a condiciones ambientales particulares, conformando tres

fisonomías distintas (por ej., fisonomías boscosas dominadas por *L. lucidum*, matorrales cerrados dominados por *C. glaucophyllus* y pajonales por *P. angustifolia*). A su vez, las comunidades dominadas por nativas (por ej., *C. buxifolia* y *L. molleoides*), no sólo se encontraron invadidas en distinto grado (Tabla 2.1), sino que se asociaron a condiciones ambientales similares a alguna de las comunidades dominadas por especies invasoras (Tabla 2.3). En conjunto, los patrones descritos, aunque circunscriptos a un área del Chaco Serrano con un avanzado grado de invasión, son compatibles con un escenario de expansión de las leñosas exóticas invasoras sobre los remanentes de bosques y matorrales nativos. En particular, se observó la presencia de *L. lucidum* en todas las comunidades leñosas (Tabla 2.1) y en casi todas las parcelas (*datos no mostrados*), ya sea como individuos aislados o formando parches de bosques mono específicos. La expansión de *L. lucidum* hacia los matorrales y pajonales podría, además, verse facilitada por las leñosas que dominan dichas fisonomías. Estudios previos en la región confirman que los arbustos de *P. angustifolia* y, en menor medida, los de *C. buxifolia*, facilitan el reclutamiento y supervivencia de *L. lucidum* bajo sus copas (Tecco et al., 2006, 2007). Estas evidencias de nodricismo sugieren que, al menos los pajonales y matorrales de *P. angustifolia*, pero probablemente también aquellos dominados por *C. buxifolia* y *C. glaucophyllus* podrían transformarse en bosques de *L. lucidum*. En conjunto, estos antecedentes, junto a resultados previos que muestran tendencias similares a escala de paisaje (Lichstein et al., 2004; Hoyos et al., 2010; Gavier-Pizarro et al., 2012), sugieren para el mediano y largo plazo un progresivo avance y dominancia de *L. lucidum* sobre todas las comunidades leñosas descritas, tanto las dominadas por leñosas nativas como por otras exóticas invasoras.

Consideraciones finales

Los resultados observados indican que detrás del gran aumento en la superficie invadida en la región (Hoyos et al., 2010; Gavier-Pizarro et al., 2012), existiría una compleja dinámica en la que interactúan numerosas especies en un ambiente heterogéneo. La capacidad de algunas leñosas exóticas invasoras del Bosque Chaqueño Serrano de constituir comunidades dominadas casi por una sola especie, su aparente asociación a condiciones edáficas particulares y su solapamiento ambiental con las leñosas nativas, constituyen un claro indicio de la necesidad de profundizar en el estudio de aspectos relacionados con la dinámica a largo plazo de los patrones observados y su impacto ecosistémico.

Capítulo III

“Comparación funcional de especies leñosas invasoras y nativas a lo largo del *espectro de la económica foliar, la dimensión del transporte de agua y ciertos caracteres indicadores de la inversión en biomasa foliar*”

Introducción

A pesar del considerable esfuerzo por comprender los factores que subyacen al proceso de invasión no es posible obtener hasta el momento generalizaciones acerca del por qué ocurren y cuáles son los mecanismos más importantes involucrados en este proceso (Pyšek & Richardson, 2007; Catford et al., 2009; Thompson & Davis, 2011). Numerosas aproximaciones han sido utilizadas para caracterizar los atributos de una especie que ha logrado una invasión exitosa (van Kleunen et al., 2010). En general, a partir de la comparación entre las especies invasoras con las especies residentes de una comunidad o ecosistema se ha observado que tanto una divergencia fenotípica (*limiting similarity*; Hutchinson, 1959; Pokorný et al., 2005; Lambdon et al., 2008), como una convergencia fenotípica (*habitat filtering*; Keddy, 1992; Smith & Knapp, 2001) con las especies nativas incrementaría las probabilidades de éxito de una especie invasora (Hierro et al., 2005). Ambos mecanismos se basan en la idea de que el éxito de una especie invasora está determinado en cómo sus atributos coinciden o se diferencian de las especies nativas con las que coexisten, influenciando uno o más caracteres al mismo tiempo (Ordóñez et al., 2010). En consecuencia, este capítulo abordará preguntas vinculadas a las características relacionadas con la adquisición y uso de recursos de las ocho especies más abundantes del área de estudio, de las cuales la mayoría de ellas son las principales especies leñosas exóticas invasoras (por ej., *Ligustrum lucidum* y *Pyracantha angustifolia*) y residentes (por ej., *Acacia caven* y *Celtis ehrenbergiana*) del Bosque Serrano de Córdoba (Giorgis et al., 2011a), esperando contribuir a una mejor comprensión de los atributos que subyacen al éxito de las especies leñosas en este tipo de ecosistema (*es decir su invasividad*; Alpert et al., 2000).

La ecología de comunidades ofrece múltiples herramientas que pueden ser utilizadas para comprender algunos aspectos de los factores y mecanismos involucrados en el proceso de invasión (Shea & Chesson, 2002; McGill et al., 2006). En particular, la ecología funcional ha desarrollado un marco teórico conceptual, los “*Esquemas ecológicos de las estrategias de vida de las plantas*” (Westoby, 1998; Reich et al., 2003), en el cual

las especies de una comunidad pueden ser clasificadas en distintos tipos o grupos funcionales de plantas (Díaz et al., 2002; Lavorel & Garnier, 2002; Reich et al., 2003). Este esquema de estrategias de vida se encuentra conformado por distintas dimensiones, ejes o espectros funcionales, ortogonales entre sí (*pero ver* Reich et al., 2014) y que están relacionados a diferentes aspectos de la ecología de las plantas. (Westoby et al., 2002; Westoby & Wright, 2006; Violle et al., 2007). En general, cada una de estas dimensiones/espectros funcionales se construyen en base a ciertos rasgos ecológicos específicos (morfológicos, fisiológicos y/o fenológicos), comúnmente llamados “caracteres funcionales”(Westoby & Wright, 2006; Violle et al., 2007), relacionados tanto con la respuesta de las especies a ciertos factores ambientales (Lavorel & Garnier, 2002; Westoby et al., 2002; Zeballos et al., 2014), como al efecto de las mismas sobre el ambiente (Furey et al., 2014; Zeballos et al., 2014a). Además, cada una de las dimensiones/espectros funcionales son representados por un conjunto de caracteres funcionales correlacionados entre sí debido a restricciones y/o compromisos evolutivos o biofísicos (Reich et al., 2003), como resultado de la acción de diferentes presiones selectivas (Díaz et al., 2002; Westoby & Wright, 2006). Es importante remarcar este último punto, debido a que la base fundamental de esta teoría parte de la hipótesis de que una planta está limitada en su capacidad para realizar funciones alternativas (Chapin et al., 1993). Es decir, si un individuo asigna recursos a alguna función, lo hace en desmedro de otra (Westoby & Wright, 2006), lo cual tiene una influencia directa sobre el rendimiento de los organismos, tanto en el crecimiento y la reproducción, como en la supervivencia (Reich et al., 2003; Poorter et al., 2010). Por lo tanto, en el contexto de las invasiones biológicas, si una especie invasora exhibe una estrategia de vida contrastante con la de las especies residentes, las primeras pueden encontrar un nicho vacante a través del aprovechamiento de un recurso subutilizado por las residentes o realizar un uso más eficiente de los recursos, aumentando sus probabilidades de establecimiento y expansión (Davis et al., 2000; Shea & Chesson, 2002; Gurvich et al., 2005; Funk & Vitousek, 2007).

En la actualidad, se han caracterizado distintas dimensiones que conforman el “*Esquema ecológico de las estrategias de vida de las plantas*” (Westoby et al., 2002; Reich et al., 2003). Entre las dimensiones funcionales relacionadas a la adquisición y uso de los recursos en especies leñosas, las más importantes que se han descrito hasta el momento son el *espectro de la economía foliar* y la *dimensión del transporte de agua* (Westoby et al., 1998; Reich et al., 2003; Wright et al., 2004; Hacke et al., 2006; Chave et al., 2009). Numerosos estudios se han enfocado en comparar especies invasoras con nativas en

relación a distintos caracteres funcionales asociados a alguna de estas dimensiones funcionales (por ej., Stratton et al., 2000; Gurvich et al., 2005; Leishman et al., 2005, 2007; Tecco et al., 2010, 2013; Godoy et al., 2011; Zeballos et al., 2014a). De las dimensiones mencionadas, la más explorada en la literatura es el *espectro de la economía foliar* (Reich et al., 1998; Wright et al., 2004), el cual resume un compromiso entre especies *adquisitivas* y especies *conservadoras*. Las primeras combinan altos valores de área foliar específica (AFE) y contenido de nitrógeno foliar con bajos valores de contenido de materia seca foliar (CMS_h), atributos que determinan una rápida tasa de adquisición y uso de recursos (Wright et al., 2004). Por su parte, las especies *conservadoras*, tienen los atributos opuestos y, por ende, una baja tasa de asimilación y uso de recursos (Díaz et al., 2004; Wright et al., 2004). A lo largo de este espectro de variación funcional las especies invasoras se ubicarían hacia el extremo del espectro que resume una *estrategia adquisitiva* en la asimilación y uso de recursos (Leishman et al., 2007, 2010; Ordonez et al., 2010; Ordonez & Olff, 2013); en tanto que, las especies nativas se ubicarían en el extremo opuesto, con una *estrategia conservadora* en la asimilación y uso de recursos (Leishman et al., 2010; Tecco et al., 2010). La segunda de las dimensiones, poco explorada en el contexto de las invasiones biológicas, pero con una gran importancia para las especies leñosas, es la *dimensión del transporte de agua* (Zimmermann, 1983; Tyree et al., 1994; Hacke & Sperry, 2001; Reich et al., 2003; Hacke et al., 2006). Esta dimensión, define un compromiso entre especies *eficientes* y especies *seguras*. Las primeras poseen atributos que permiten una elevada capacidad de transportar agua (caracterizada por altos valores de potencial hídrico, más positivos, y bajos de densidad de leño), pero exhiben una baja tolerancia al estrés hídrico (Bucci et al., 2004). Por su parte las especies *seguras*, poseen atributos que determinan una alta tolerancia al estrés hídrico, confiriendo un sistema de conducción seguro pero con una baja capacidad de conducir agua (caracterizada por bajos valores de potencial hídrico, más negativos, y altos de densidad de leño; Santiago et al., 2004; Bucci et al., 2012). A lo largo de este eje de variación funcional, se ha observado que las especies invasoras exhibirían una *estrategia de eficiencia* en el transporte del agua, debido a una mayor conductividad específica y potencial hídrico; y una menor densidad de leño que las especies nativas (Stratton et al., 2000; Zeballos et al., 2014a), las cuales presentarían una *estrategia de seguridad* en el transporte del agua. Tanto el *espectro de la economía foliar*, como la *dimensión del transporte de agua* tiene un efecto directo sobre los *patrones de asignación de biomasa* entre hojas y leño (Reich et al., 1998; Westoby, 2002). De ahí que, la asignación diferenciada entre especies en el proceso de inversión y reinversión de materia

seca en biomasa foliar sea un aspecto con gran influencia sobre la tasa de crecimiento y, por ende, en la habilidad competitiva de las especies (Givinish, 1995; Reich, 1998). En especies leñosas se ha observado que los individuos con una rápida tasa de crecimiento despliegan una gran superficie foliar con una baja asignación de biomasa al leño (Wright et al., 2006). No obstante, hasta el momento no se ha explorado cómo las especies invasoras y nativas difieren con respecto a ciertos caracteres indicadores de la *inversión en biomasa foliar*.

Los antecedentes descriptos para las especies invasoras en relación a estas dos dimensiones (*espectro de la economía foliar y del transporte de agua*), sugieren que éstas exhibirían un conjunto de atributos funcionales que determinan una mayor tasa de adquisición y uso de recursos, tanto de carbono y nutrientes, como de agua, que las especies nativas (Stratton et al., 2000; Leishman et al. 2010; Ordonez et al., 2010). A su vez, estas estrategias de vida, tanto la adquisitiva, como la de eficiencia, estarían asociadas a una mayor tasa de crecimiento (Reich et al., 2003; Díaz et al., 2004) y, por ende, brindarían a las especies invasoras una mayor habilidad competitiva sobre las especies nativas en ambientes con una gran disponibilidad de recursos (Grotkopp et al., 2002; Burns, 2006; Grotkopp & Rejmànek 2007). Este patrón general ha sido observado en especies leñosas invasoras de las Sierras de Córdoba (Tecco et al., 2010; Zeballos et al., 2014a). Sin embargo, también se ha observado que algunas de las principales especies leñosas invasoras de la región presentan una superposición en sus estrategias de vida con algunas especies leñosas nativas (Gurvich et al., 2005; Tecco et al., 2013). Esto sumaría evidencias a que no existe un único síndrome funcional que unifique a todas las especies invasoras (Pyšek & Richardson, 2007), advirtiendo la necesidad de profundizar en el análisis de los atributos funcionales de las principales leñosas invasoras del Bosque Serrano de Córdoba.

Objetivo general

En este capítulo se propone caracterizar y comparar las ocho especies leñosas dominantes, tanto invasoras como nativas, del área de estudio, de las cuales la mayoría son las especies más abundantes de las Sierras Chicas de Córdoba. En particular la comparación procura hacerse dentro del marco teórico del “*Esquema ecológico de las estrategias de vida de las plantas*” (Westoby, 1998; Reich et al., 2003), teniendo en cuenta las dimensiones de la *economía foliar*, la *del transporte de agua* y ciertos caracteres indicadores de la *inversión*

en *biomasa foliar*. Específicamente, se propone responder: 1) ¿Las especies invasoras difieren de las nativas en sus estrategias funcionales? 2) ¿Las distintas especies invasoras poseen diferentes estrategias funcionales? 3) ¿Las distintas especies nativas comparten una misma estrategia funcional o varían según la identidad de la especie?

Materiales y Métodos

La medición de los caracteres funcionales se realizó en las 8 especies leñosas (4 nativas y 4 exóticas invasoras), las cuales resultaron ser las más abundantes en el Capítulo II, durante la época de crecimiento, desde febrero a marzo en el año 2011, siguiendo protocolos estándares establecidos en Pérez-Harguindeguy et al., (2013). La selección de individuos de cada especie a caracterizar se realizó procurando abarcar las 16 laderas del área de estudio. En consecuencia el número de réplicas estuvo condicionado a la abundancia de cada una de las especies en el área de estudio. Originalmente se estableció un número de dos individuos por ladera por especie ($2 \times 16 = 32$ individuos por especie). No obstante, no fue posible encontrar algunas especies en todas las laderas y, en algunos casos, se encontró un solo individuo por ladera. En consecuencia, el número final de individuos caracterizados fue de 186. De los mismos, 98 correspondieron a especies invasoras (25 individuos de *Celtis australis*, 25 de *Cotoneaster glaucophyllus*, 21 de *Ligustrum lucidum* y 27 de *Pyracantha angustifolia*) y 88 correspondieron a especies nativas (25 individuos de *Acacia caven*, 19 de *Celtis ehrenbergiana*, 17 de *Condalia buxifolia* y 27 de *Lithraea molleoides*).

Protocolo de medición y significado ecológico de los distintos caracteres funcionales

Las muestras vegetales fueron recolectadas de individuos sexualmente maduros, con la máxima exposición solar posible, sin rastros de enfermedades ni herbivoría (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Para la medición de los caracteres funcionales de cada individuo se recolectaron dos unidades muestrales, es decir dos ramas por individuo, y en cada una de ellas se midieron los distintos caracteres funcionales. Para cada individuo se obtuvo luego un promedio entre las dos unidades muestrales para cada carácter. Una vez recolectadas las muestras se las llevó inmediatamente al laboratorio donde fueron almacenadas en una heladera hasta su medición, la cual ocurrió dentro de las posteriores 48 hs. En total, se midieron ocho caracteres funcionales indicadores tanto del

espectro de la economía foliar (AFE y CMS_h; Wright et al., 2004), como de la *dimensión del transporte de agua* (AF_{efc}, AF/AC, D₁ y CSA₁; Bhaskar & Ackerly, 2006) y de la *inversión en biomasa foliar* (AF/MT y FMF; Poorter & Remkes, 1990; Pickup et al., 2005; Sun et al., 2006; Tabla 3.1). A continuación se enumeran los métodos utilizados para dichas mediciones y el significado ecológico de los ocho caracteres funcionales considerados:

1 y 2. *Área foliar específica* (AFE) y *Contenido de materia seca de hoja* (CMS_h)

Una vez calculada el área foliar efectiva (*ver a continuación*), las muestras fueron secadas en estufa a 70°C por 48 hs y posteriormente se las pesó con una balanza de precisión. Luego, se dividió el área foliar por su peso seco obteniéndose el área foliar específica (AFE; mm²/mg). Además, se recolectaron otras dos hojas por unidad muestral, para las mediciones del contenido de materia seca de hoja (CMS_h; mg/g). Estas hojas fueron puestas en remojo por 24 hs en una caja de Petri. Luego, se midió el peso saturado de las hojas y se llevaron las muestras a una estufa a 70°C por 48 hs. A posteriori, se determinó el peso seco constante, con una balanza de precisión, y se calculó el contenido de materia seca de hoja (CMS_h), dividiendo el peso seco sobre el peso saturado (Wilson et al., 1999; Garnier et al., 2001; Vaieretti et al., 2007).

Estos dos caracteres se midieron debido a que son indicadores del *espectro de la economía foliar* (Westoby, 1998; Wilson et al., 1999; Wright et al., 2004). Ambos caracteres definen un compromiso entre especies con una rápida tasa potencial de recuperación de la inversión en nutrientes y materia seca en hojas (*estrategia adquisitiva*), dada por altos valores de área foliar específica (AFE) y bajos de contenido materia seca de hoja (CMS_h); y especies con una una lenta tasa potencial de recuperación de los nutrientes y la biomasa invertida pero con una gran eficiencia en la conservación de recursos (*estrategia conservadora*), determinada por los atributos opuestos (Poorter & Garnier, 1999; Vendramini et al., 2002; Díaz et al., 2004). Especies con altos valores en el área foliar específica (AFE) y bajos en el contenido materia seca de hoja (CMS_h) exhiben, a su vez, un corto periodo de vida foliar, un alto contenido de nitrógeno por unidad de masa foliar y una alta tasa fotosintética (Westoby et al., 2002; Cornelissen et al., 2003). En conjunto, estos atributos determinan una alta tasa de adquisición y uso de recursos, de fijación de carbono y, por ende, podrían determinar una alta tasa relativa de crecimiento potencial (Reich et al., 2003; Díaz et al., 2004; Lieshman et al., 2010).

3. Área foliar efectiva (AF_{efc})

En el caso de las mediciones del área foliar efectiva (AF_{efc} ; mm^2) se recolectaron cinco hojas por unidad muestral. Estas hojas fueron escaneadas y, a posterior, se les calculó el área de un lado de la hoja utilizando un software de análisis de imágenes (Leaf Area© University of Sheffield, UK). Las mediciones del área foliar se realizaron en todos los casos sobre la lámina, tanto en hojas simples como compuestas. Es decir, no se incluyó la superficie del raquis ni pecíolos. En el caso de especies con hojas compuestas, se consideró como el área foliar efectiva la media del área de entre 5-10 foliolulos por hoja por unidad muestral (Ackerly, 2004).

Este carácter adquiere importancia en la *dimensión del transporte de agua*, ya que se ha observado que el tamaño de las hojas es uno de los principales factores relacionados con la tasa de intercambio gaseoso entre la planta y la atmósfera (Monteith & Unsworth, 1990; Nobel, 1991; Schuepp, 1993). Esto se debe a que, a medida que aumenta el área foliar, también lo hace la capa límite. Como resultado, se produce un proceso dinámico por el cual se disminuye la conductancia de la capa límite y aumentarían tanto la conductancia estomática máxima, como la temperatura foliar (Wullschlegel et al., 1998; Martin et al., 1999). En consecuencia, se produce un incremento en la tasa de transpiración (Gates, 1968; Schuepp, 1993). Por lo tanto, en especies con hojas grandes se genera una mayor resistencia, o menor conductancia, de la capa límite a la difusión del CO_2 y al vapor de agua, dando como resultado, en general, tasas de respiración y transpiración mayores que en especies con capas límites más pequeñas (Givnish, 1978; Lambers et al., 1998; Taiz & Sieger, 2006). En términos generales, especies con una *estrategia de eficiencia* en la conducción de agua estarían asociadas a una mayor superficie por unidad foliar.

4. Área foliar total por área de conducción (AF/AC)

Para la medición del área foliar total por área de conducción (AF/AC), la inversa del valor de Huber, se recolectaron dos rama terminales por individuo. En el laboratorio, cada una de las ramas fue cortada a 25 cm desde el ápice de la rama. Luego, se procedió a separar las hojas del leño en cada una de las ramas. Las fracciones de hojas y leño fueron almacenadas por separado en sobres de papel y se secaron en estufa a 70°C por 48 hs, hasta obtener el peso seco constante utilizando una balanza de precisión. A posterior, se multiplicó el peso seco constante de las hojas por el área foliar específica, de la respectiva

rama, para obtener el Área Foliar total de la rama (mm^2). En cada rama, al nivel en el que fueron cortadas, se le removió la corteza y se midió con un calibre digital el diámetro tanto del leño como de la medula, con los cuales se calculó el área del leño y de la medula. Luego se procedió a calcular al Área de Conducción (mm^2) como el área del leño menos el área de la medula. Con ambos valores se obtuvo la relación Área Foliar total/Área de Conducción (mm^2/mm^2 ; Wright et al. 2006; Bucci et al., 2012).

El AF/AC es un carácter de importancia en la *dimensión del transporte de agua*, ya que brinda a las plantas una mayor tolerancia al estrés hídrico (Bhaskar & Ackerly, 2006) puesto que, este carácter varía en respuesta al déficit de presión de vapor de la atmósfera (Mencuccini & Grace, 1995). Al incrementarse el déficit de presión de vapor aumenta la tensión en el sistema de conducción (una disminución del potencial hídrico) y, por ende, la tasa de cavitación (Bhaskar & Ackerly, 2006), con una notable pérdida en la tasa de transpiración (Sperry et al., 2002). Por lo tanto, una disminución en el área foliar total por área de conducción (AF/AC) previene un excesivo descenso del potencial hídrico que conlleva a una mayor conductancia específica foliar y, por ende, un mayor suplemento de agua por unidad foliar (Mencuccini et al., 1995; Bucci et al., 2012), permitiendo a las plantas seguir transpirando y fotosintetizando en un ambiente con una alta presión de vapor. De esta manera se mantienen un suministro constante de agua a las hojas sin poner en riesgo el sistema de conducción (Bhaskar & Ackerly, 2006). Además, se ha observado que el área foliar total por área de conducción (AF/AC) está relacionado positivamente con la tasa relativa de crecimiento (Grady et al., 2013). En términos generales, altos valores de AF/AC permitirían que una especie mantenga una *estrategia de eficiencia* en la conducción de agua al ajustar su superficie foliar en función de la demanda evaporativa de la atmósfera sin sufrir cavitación en su sistema de conducción (Bhaskar & Ackerly, 2006; Bucci et al., 2012).

5. Densidad de leño (D_1)

A partir de cada una de las ramas recolectadas para las mediciones del área foliar total por área de conducción (AF/AC) se obtuvo un segmento de aproximadamente 5 cm de longitud, al cual se le removió la corteza y la médula si es que presentaba. Las muestras se pusieron en remojo en capsulas de Petri por 24 hs. Una vez transcurridas las 24 hs, se determinó en una probeta graduada (10: 0,1 ml) el volumen de las muestras, mediante el principio de Arquímedes. A posterior las muestras fueron secadas en una estufa durante 48

hs a 70°C y se les midió el peso seco constante utilizando una balanza de precisión. Para calcular la densidad de leño (D_l ; g/cm^3) se dividió el peso seco sobre el volumen (Pratt & Black, 2006; Jacobsen et al., 2007, 2008).

La importancia de medir este carácter radica en que se encuentra relacionado a distintas funciones del leño que van desde el transporte de agua en el leño (por ej., resistencia a la cavitación; Hacke et al., 2001) hasta propiedades mecánicas (por ej., estabilidad mecánica contra la flexión del leño; Jacobsen et al., 2007; Chave et al., 2009) y de defensa del leño (por ej., resistencia a patógenos; Taylor et al., 2002). No obstante, recientemente numerosos trabajos aportan evidencia sobre la existencia de nuevo eje de variación funcional denominado “*espectro de la economía del leño*” (*sensu* Chave et al., 2009; Reich, 2014). Siendo la densidad de leño (D_l) el carácter indicador de este eje de variación. En el caso particular de este trabajo, la densidad de leño (D_l) ha sido considerada como un carácter relacionado con la *dimensión del transporte de agua*, ya que especies con altos valores de densidad de leño presentan una baja conductividad hidráulica del leño y capacitancia, bajos valores de potencial hídrico y una alta resistencia a la cavitación (Hacke et al., 2001; Santiago et al., 2004; Reich, 2014). Es decir, altos valores de densidad del leño (D_l) se asocian a una *estrategia de seguridad* (vs. *eficiencia*) en el transporte del agua. Por último, es interesante destacar que en especies leñosas la densidad del leño (D_l) se relaciona negativamente con la tasa de crecimiento y positivamente con la supervivencia (Poorter et al., 2010).

6. Contenido saturado de agua en el leño (CSA_l)

Para el cálculo del contenido saturado de agua en el leño (CSA_l ; %) se utilizaron las mismas muestras que para densidad de leño (D_l), las cuales fueron puestas en remojo por 24 hs y, luego, con una balanza de precisión se procedió a medir el peso saturado de agua (Borchert, 1994). A continuación, se utilizó el peso saturado de agua y el peso seco del leño, en la siguiente fórmula: $CSA_l = ((\text{peso saturado} - \text{peso seco}) / \text{peso seco}) * 100$ (Borchert, 1994).

El contenido saturado de agua en el leño (CSA_l) es utilizado, en este estudio, como un sustituto de la capacidad relativa de almacenaje de agua en el leño o capacitancia, ya que es un indicador del contenido potencial de agua que puede ser almacenado en el leño (Borchert, 1994). Este carácter permite a las plantas leñosas atenuar el aumento de la presión inducido por el déficit de presión de vapor de la atmósfera sobre el flujo de agua en

el xilema (Sperry et al., 2008; Meinzer et al., 2009). En consecuencia, las especies con una mayor capacitancia pueden sostener una alta tasa de transpiración y mantener las estomas abiertas por un mayor tiempo cuando el déficit de presión de la atmósfera es alto, lo cual ayudaría a reducir las limitaciones hidráulicas durante el intercambio gaseoso (Bhaskar & Ackerly, 2006; Sperry et al., 2008). En términos de la *dimensión del transporte de agua*, altos valores en el contenido saturado de agua en el leño (CSA_1) aportarían a que una especie con una *estrategia de eficiencia* en la conducción de agua pueda amortiguar el déficit de presión de vapor de la atmósfera a través de una liberación de agua de sus tejidos al sistema de conducción sin que se produzca una pérdida en la conductividad del leño por un aumento de la cavitación (Meizner et al., 2009).

7 y 8. Área foliar total por masa total (AF/MT) y Fracción de masa foliar (FMF)

A partir del área foliar total de una rama, obtenida para el cálculo de la relación área foliar total por área de conducción (AF/AC), y la masa total (es decir, la sumatoria del peso seco de las hojas y del leño de la misma rama), se procedió a calcular la relación área foliar total por masa total (AF/MT; mm^2/g), dividiendo el área foliar total por la masa total de cada rama (Wright et al., 2006). Además, se calculó la fracción de masa foliar (FMF; %) dividiendo el peso seco de las hojas de una rama por la masa total de la misma rama (Pickup et al., 2005).

Estos dos caracteres son indicadores de la asignación diferencial entre hojas y leño en relación a la biomasa total de una rama para cada una de las especies. Además, en conjunto con el área foliar específica (AFE), son de gran relevancia para explicar la tasa relativa de crecimiento de una especie en particular (Poorter & Remkes, 1990) debido a que la tasa relativa de crecimiento suele ser descompuesta en un componente fisiológico, la tasa de asimilación neta (NAR), y un componente morfológico, la proporción del área foliar total por masa total ($LAR = AF/MT$). Por un lado, el componente morfológico es el producto del área foliar específica (AFE), la proporción entre el área foliar y su peso, y la fracción de masa foliar (FMF), la cual es un indicador de la asignación de biomasa que se deriva a la producción de hojas. En cambio, la tasa de asimilación neta es el resultado neto de la ganancia de carbono (fotosíntesis) y la pérdida de carbono (respiración, exudación, volatilización, etc.) expresada por unidad de área foliar. La caracterización de las distintas especies en cuanto al componente morfológico de la tasa relativa de crecimiento potencial permite medir y comparar distintas especies, incluso en la ausencia de información de toda

la planta o de la ganancia de materia seca en un tiempo dado (Wright et al., 2006). En general, esta aproximación es utilizada en renovales y herbáceas, aunque recientemente ha sido aplicada al estudio de especies leñosas (Pickup et al., 2005; Sun et al., 2006).

Tabla 3.1. Nombre y sigla de los ocho caracteres funcionales medidos en las especies de estudio. Se indica a cuál de los espectros, dimensiones o ejes funcionales considerados se relaciona a cada carácter (ver detalles de metodología y significado ecológico en el texto).

<i>Espectro, dimensión o eje funcional</i>			
<i>Espectro de la economía foliar</i> <i>(Adquisitivas vs. Conservadoras)</i>	<i>Dimensión del transporte de agua</i> <i>(Eficientes vs. Seguras)</i>	<i>Inversión en biomasa foliar</i> <i>(Alta vs. Baja)</i>	
Carácter funcional	1. Área foliar específica (AFE)	3. Área foliar efectiva (AF_{efe})	7. Área foliar total por masa total (AF/MT)
	2. Contenido de materia seca de hoja (CMS_h)	4. Área foliar total por área de conducción (AF/AC)	8. Fracción de masa foliar (FMF)
		5. Densidad de leño (D_l)	
		6. Contenido saturado de agua en el leño (CSA_l)	

Análisis de datos

En primer lugar, con el objetivo de caracterizar a las distintas especies, en cuanto a sus estrategias funcionales, se realizaron tres análisis multivariados de componentes principales (ACP): (1) con todas las especies, (2) sólo con las especies invasoras y (3), sólo con las especies nativas. Luego, se evaluó la existencia de diferencias en las estrategias funcionales, (1) entre el conjunto de especies invasoras con respecto al conjunto de nativas, (2) entre las invasoras, (3) entre las especies nativas y, (4) entre todas las especies entre sí. Para ello se realizó un análisis de procedimiento de permutación de respuesta múltiple (MRPP; Zimmerman et al., 1985), contemplando a todos los caracteres funcionales en conjunto de cada uno de los individuos. El MRPP es un test multivariado no paramétrico análogo a un análisis de la varianza, que prueba la hipótesis nula de que no existen diferencias significativas entre grupos definidos a priori (Mielke et al., 1981). Este test reporta tres estadísticos (T, A y p). El estadístico T describe el grado de separación entre los grupos que se comparan, mientras menor es su valor, más se superponen los grupos que se comparan en sus atributos. El estadístico A, definido como la agregación dentro del grupo corregida por el azar (*chance-corrected within-group agreement*), es un indicador

del grado de homogeneidad que existe dentro del grupo, en comparación de lo que se esperaría por azar y, a su vez, es una medida independiente del tamaño de la muestra. De manera que, cuando todos los individuos dentro de un grupo son iguales, A adquiere valores de 1. Al contrario, cuando los individuos de un grupo son diferentes, A toma valores cercanos a 0. En ecología de comunidades, es común encontrar valores de A menores a 0,1; incluso cuando se observan diferencias significativas de lo esperado por azar. En consecuencia, valores de A mayores a 0,3 son considerados elevados en esta disciplina (McCune & Grace, 2002). Por último, el valor p representa la probabilidad de encontrar una combinación lineal de los promedios de las distancias medidas dentro de los grupos, igual o menor que el observado, basándose en todas las posibles combinaciones del conjunto de datos generadas a través de las permutaciones al azar. Por lo tanto, se realizaron dos análisis de MRPP, para lo cual se utilizó una matriz de 183 individuos \times ocho caracteres funcionales. Por un lado, se efectuó: (1) un MRPP para observar si las especies invasoras y nativas diferían en el espacio multivariado, sin discriminar por especies; y (2) otro para comparar a todas las especies entre sí, discriminando la identidad de las especies. De manera complementaria, se realizó un modelo de efectos mixtos, en el cual se tomó a cada una de las especies como factor fijo y a la ladera (en donde se muestreó a cada uno de los individuos de cada especie) como factor aleatorio. Este análisis tuvo la finalidad de comparar de forma individual los distintos caracteres de cada una de las especies (Apéndice 3.1).

El análisis multivariado de componentes principales ACP, se realizó utilizando el paquete *vegan* y para el modelo mixto se utilizó el paquete *lmer4*, estos tres análisis se realizaron en R (R Development Core Team, 2012). En cambio, el MRPP se realizó en el programa estadístico PC-ORD versión 6.0 (McCune & Mefford 1999).

Resultados

Comparación funcional entre especies invasoras con especies nativas

Al analizar la relación entre todas las especies en conjunto de acuerdo a los distintos caracteres funcionales medidos, a través de un análisis multivariado de componentes principales (ACP), se observó que la componente principal 1 y 2 explicaron un 62,7% de la variabilidad total de los datos (Fig. 3.1). El eje 1 del ACP (40,3% de la variabilidad) se asoció, en mayor medida, a caracteres funcionales indicadores de la *inversión en biomasa*

foliar, relación fracción de masa foliar (FMF; 0,50, entre paréntesis están los eigen valores) y área foliar total por masa total (AF/MT; 0,43); y, en menor medida, a caracteres funcionales relacionados con la *dimensión del transporte de agua*, área foliar total por área de conducción (AF/AC; 0,40), contenido saturado de agua en el leño (CSA_I ; 0,37), densidad de leño (D_I ; -0,35) y área foliar efectiva (AF_{efc} ; 0,35). Por otro lado, el eje 2 del ACP (22,4%) se asoció, principalmente, con caracteres indicadores del *espectro de la economía foliar* y de la *inversión en biomasa foliar*, área foliar específica (AFE; 0,67) y área foliar total por masa total (AF/MT; 0,43); y en menor medida al área foliar total por área de conducción (AF/AC; 0,35), carácter indicador de la *dimensión del transporte de agua*.

A lo largo del eje 1 del ACP (Fig. 3.1), se observó en el extremo derecho, a las especies invasoras, *C. australis*, *C. glaucophyllus* y *L. lucidum*, las cuales se asociaron a los valores más bajos de densidad de leño (D_I) y los más altos de área foliar total por masa total (AF/MT), fracción de masa foliar (FMF), área foliar total por área de conducción (AF/AC), área foliar efectiva (AF_{efc}), y contenido saturado de agua en el leño CSA_I (Fig. 3.1). En el extremo izquierdo, se encontró a la nativa *C. buxifolia*, con los atributos opuestos. Además, en un posición intermedia entre estos dos extremos se encuentran la invasora *P. angustifolia* y las especies nativas *C. ehrenbergiana* y *L. molleoides* (Fig. 3.1). En el caso particular de la nativa *A. caven*, se observó que presentó una gran variabilidad funcional, ya que exhibió individuos con atributos similares tanto a *C. buxifolia* como a *L. molleoides* (Fig. 3.1). Por otro lado, la especie invasora, *P. angustifolia*, y las especies nativas, *L. molleoides* y *C. ehrenbergiana*, exhibieron una superposición en el espacio multivariado a lo largo del eje 1 (Fig. 3.1).

A lo largo del eje 2, se observó que las especies invasoras se separaron menos que las especies nativas. Además, en el extremo superior, se ubicó la especie nativa *A. caven*, la cual presentó los valores más altos en el área foliar específica (AFE), área foliar total por masa total (AF/MT) y área foliar total por área de conducción (AF/AC; Fig. 3.1). En el extremo inferior, se encontró a la especie invasora *P. angustifolia*, con los atributos opuestos. El resto de las especies, tanto invasoras, como nativas, se las observó en una posición intermedia entre *P. angustifolia* y *A. caven* (Fig. 3.1).

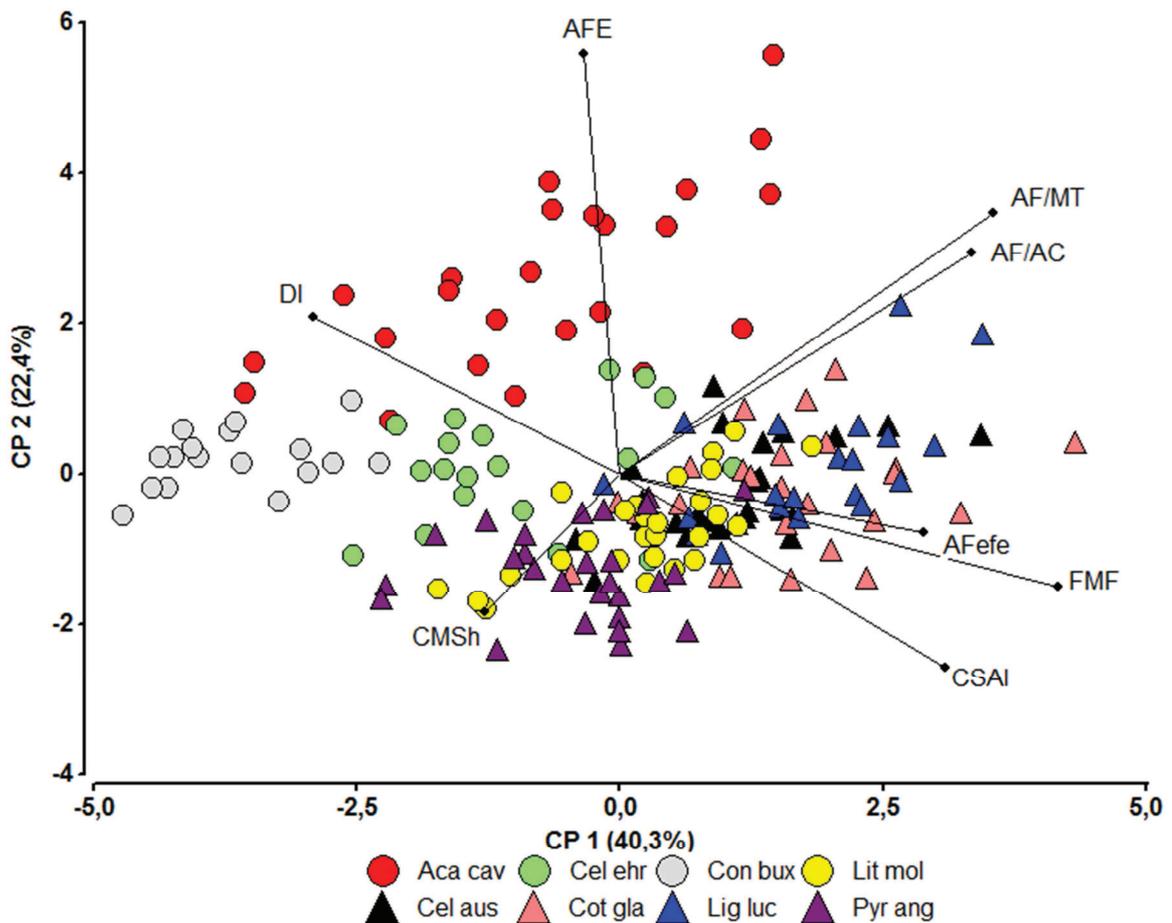


Figura 3.1. Análisis multivariado de componentes principales según el plano conformado por las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2), donde se observa el ordenamiento de todas las especies leñosas (nativas y exóticas invasoras) basado en los distintos caracteres funcionales. Cada punto representa un individuo. *Abreviaturas de los caracteres funcionales:* AFE, área foliar específica; CMS_h, contenido de materia seca de hoja; D_l, densidad de leño; CSA_l, contenido saturado de agua de leño; AF/AC, área foliar total por área de conducción; AF_{efc}, área foliar efectiva; FMF, fracción de masa foliar; AF/MT, área foliar total por masa total. Círculos, especies nativas; triángulos, especies invasoras. *Abreviaturas de las especies:* Aca cav, *Acacia caven*; Cel aus, *Celtis australis*; Cel ehr, *Celtis ehrenbergiana*; Con bux, *Condalia buxifolia*; Cot gla, *Cotoneaster glaucophyllus*; Lit mol, *Lithraea molleoides*; Lig luc, *Ligustrum lucidum*; Pyr ang, *Pyracantha angustifolia*.

Al comparar a las especies invasoras y nativas, como dos grupos discretos sin discriminar entre especies, se encontraron diferencias significativas entre ellos (Tabla 3.2). Sin embargo, a pesar de que se observó un cierto grado de separación entre el grupo de especies invasoras y el grupo de especies nativas, cada grupo exhibió un bajo grado de agregación, ya que el valor del estadístico A estuvo muy por debajo de 0,3. Por otro lado, al comparar de a pares a las especies invasoras con las nativas, se observaron diferencias

significativas en casi todas las comparaciones, con la excepción de la comparación entre la nativa *Celtis ehrenbergiana* y la invasora *Pyracantha angustifolia* (Tabla 3.2). En general, se observó un alto grado de separación (estadístico T) y agregación (estadístico A), entre las especies comparadas. Sin embargo, en las comparaciones que involucraron a la especie invasora *C. glaucophyllus* con algunas especies nativas, se observaron los valores más bajos en el estadístico T y A (Tabla 3.2). Esto se observó principalmente en las comparaciones con las invasoras *A. caven* y *L. molleoides*, en las cuales a pesar de que se hayan diferenciado significativamente de la invasora *C. glaucophyllus*, las especies exhibieron un bajo grado de agregación (A) y de separación (T; Tabla 3.2).

Los resultados del modelo mixto, con el cual se compararon los caracteres funcionales individuales entre las distintas especies (Apéndice 3.1), respaldan los patrones observados en los análisis con los caracteres en conjunto (MRPP) y muestran la variabilidad entre las distintas especies.

Tabla 3.2. Análisis de procedimiento de permutación de respuesta múltiple (MRPP) de la hipótesis nula de que no existen diferencias entre (a) el conjunto de invasoras y el conjunto de nativas y (b) las distintas especies invasoras y nativas.

Comparaciones	T	A	p
a			
Nativas vs. Invasoras	-16,29	0,05	<0,001
b			
<i>Acacia caven</i> vs. <i>Celtis australis</i>	-13,52	0,16	0,001
<i>Acacia caven</i> vs. <i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	-2,69	0,03	0,05
<i>Acacia caven</i> vs. <i>Ligustrum lucidum</i>	-10,37	0,13	0,001
<i>Acacia caven</i> vs. <i>Pyracantha angustifolia</i>	-14,74	0,17	0,001
<i>Celtis australis</i> vs. <i>Celtis ehrenbergiana</i>	-12,9	0,18	0,001
<i>Celtis australis</i> vs. <i>Condalia buxifolia</i>	-24,53	0,43	0,001
<i>Celtis australis</i> vs. <i>Lithraea molleoides</i>	-15,14	0,16	0,001
<i>Celtis ehrenbergiana</i> vs. <i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	-10,22	0,15	0,001
<i>Celtis ehrenbergiana</i> vs. <i>Ligustrum lucidum</i>	-13,08	0,21	0,001
<i>Celtis ehrenbergiana</i> vs. <i>Pyracantha angustifolia</i>	-0,59	0,01	0,21
<i>Condalia buxifolia</i> vs. <i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	-23,02	0,4	0,001
<i>Condalia buxifolia</i> vs. <i>Ligustrum lucidum</i>	-21,17	0,39	0,001
<i>Condalia buxifolia</i> vs. <i>Pyracantha angustifolia</i>	-19,84	0,33	0,001
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> vs. <i>Lithraea molleoides</i>	-8,68	0,1	0,001
<i>Ligustrum lucidum</i> vs. <i>Lithraea molleoides</i>	-13,32	0,15	0,001
<i>Lithraea molleoides</i> vs. <i>Pyracantha angustifolia</i>	-11,38	0,13	0,001

T, estadístico T; A, efecto del tamaño; p, la probabilidad de encontrar un valor de T mayor en todas las permutaciones de los datos.

Valores de A mayores a 0,3 son considerados elevados en ecología de comunidades.

Caracterización y comparación funcional de las especies invasoras

Los dos primeros ejes del ACP explicaron el 67,2% de la variabilidad de los datos (Fig. 3.2). El eje 1 (45,3% de la variabilidad total) fue explicado, principalmente, tanto por caracteres asociados con el *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar*, tales como el área foliar total por masa total (AF/MT; 0,47, entre paréntesis están los eigen valores), seguido en orden de importancia, por la fracción de masa foliar (FMF; 0,43) y el área foliar específica (AFE; 0,34), como por algunos caracteres asociados con la *dimensión del transporte de agua*, el área foliar total por área de conducción (AF/AC; 0,43) y el área foliar efectiva (AF_{efc}; 0,39). En cambio, el eje 2 (21,9%), fue explicado en mayor medida por caracteres asociados con la *dimensión del transporte de agua*, la densidad de leño (D_l; 0,65) y el contenido saturado de agua en el leño (CSA_l; -0,60). Al observar qué posición adoptaron las especies invasoras en el espacio multivariado (Fig. 3.2), se observó un cierto grado de separación entre ellas, principalmente a lo largo del eje 1. En el extremo izquierdo, se observó a la especie *P. angustifolia*, la cual presentó los valores más bajos de área foliar total por masa total (AF/MT), fracción de masa foliar (FMF), área foliar total por área de conducción (AF/AC), área foliar específica (AFE) y el área foliar efectiva (AF_{efc}; Fig. 3.2). En el extremo opuesto, se observó al resto de las especies invasoras, las cuales exhibieron los atributos opuestos en estos caracteres funcionales (Fig. 3.2). En cambio, a lo largo del eje 2 no se observaron grandes diferencias entre las especies, aunque se aprecia en el extremo inferior a *C. glaucophyllus*, con los valores más bajos de densidad de leño (D_l) y los más altos en el contenido saturado de agua en el leño (CSA_l; Fig. 3.2). En el extremo superior se encontraron a las especies *C. australis* y *L. lucidum* con los atributos opuestos. En cambio, *P. angustifolia* exhibió individuos con atributos similares tanto a *C. glaucophyllus*, como a *C. australis* y *L. lucidum*, ya que se observaron individuos de esta especie a lo largo de todo el eje 2 (Fig. 3.2).

Al analizar si las especies invasoras se diferenciaron del azar en su ubicación dentro del espacio multivariado, se observaron diferencias significativas en casi todas las comparaciones, con la excepción de la comparación entre *C. australis* y *L. lucidum* (Tabla 3.3), a pesar de la baja segregación espacial observada en el espacio multivariado (Fig. 3.2). Además, en las comparaciones donde estuvo involucrada *P. angustifolia* se observaron los mayores valores de T y A (Fig. 3.2; Tabla 3.3) indicando un alto grado de separación y agregación entre *P. angustifolia* y el resto de las especies invasoras. En cambio, en el resto de las comparaciones, no sólo se observaron los valores más bajos en el

estadístico T (Tabla 3.3), reflejando un bajo grado de separación (Fig. 3.2), sino que, a su vez, se observó un bajo grado de agregación entre los individuos de cada especie (Fig. 3.2), ya que los valores de A estuvieron muy por debajo de 0,3 (Tabla 3.3).

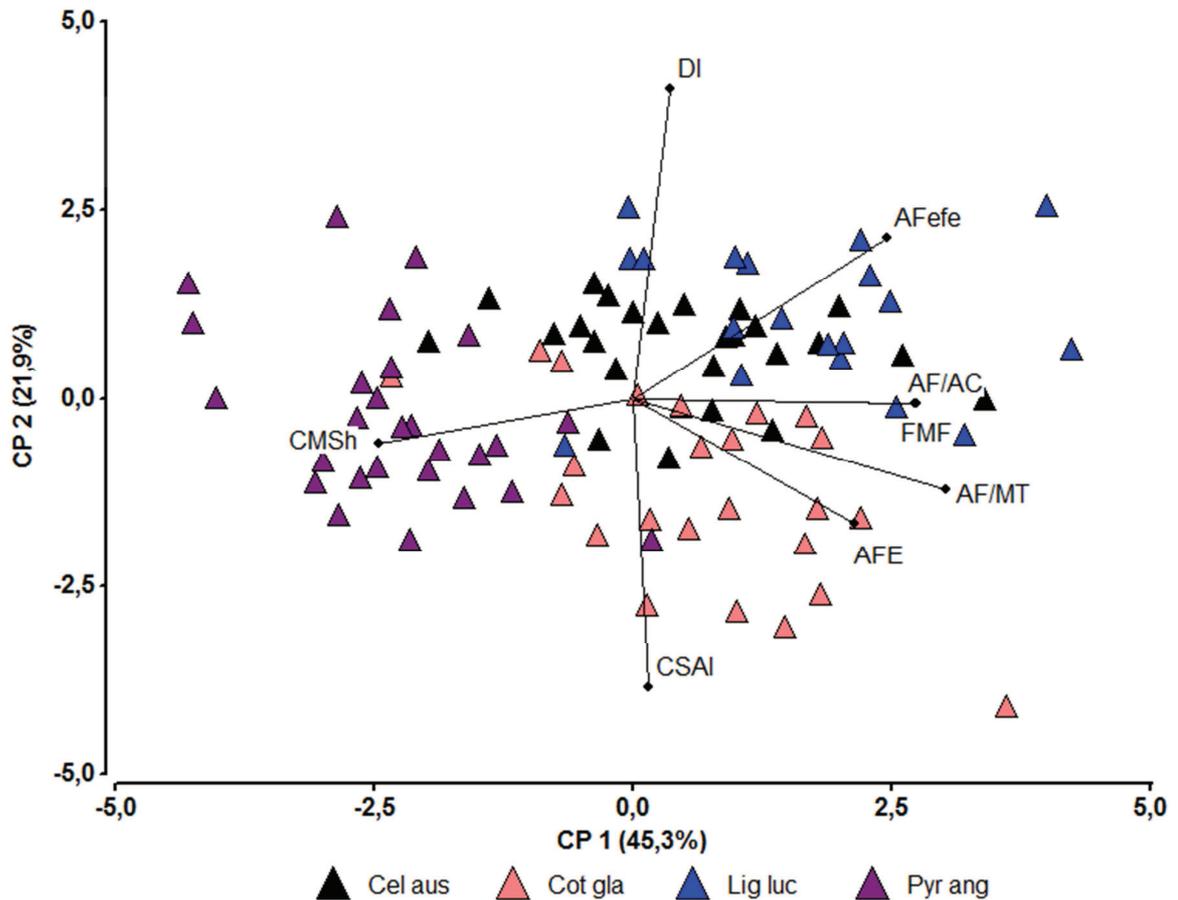


Figura 3.2. Análisis multivariado de componentes principales según el plano conformado por las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2), donde se observa el ordenamiento de las especies exóticas invasoras basado en los distintos caracteres funcionales. Cada punto representa un individuo. *Abreviaturas de los caracteres funcionales:* AFE, área foliar específica; CMS_h, contenido de materia seca de hoja; D_l, densidad de leño; CSA_l, contenido saturado de agua de leño; AF/AC, área foliar total por área de conducción; AF_{efe}, área foliar efectiva; FMF, fracción de masa foliar; AF/MT, área foliar total por masa total. *Abreviaturas de las especies:* Cel aus, *Celtis australis*; Cot gla, *Cotoneaster glaucophyllus*; Lig luc, *Ligustrum lucidum*; Pyr ang, *Pyracantha angustifolia*.

Tabla 3.3. Análisis de procedimiento de permutación de respuesta múltiple (MRPP) de la hipótesis nula de que no existen diferencias entre las especies invasoras.

Comparaciones	T	A	p
<i>Celtis australis</i> vs. <i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	-6,32	0,07	0,001
<i>Celtis australis</i> vs. <i>Ligustrum lucidum</i>	-0,86	0,01	0,16
<i>Celtis australis</i> vs. <i>Pyracantha angustifolia</i>	-22,31	0,27	0,001
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> vs. <i>Ligustrum lucidum</i>	-5,12	0,06	0,001
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> vs. <i>Pyracantha angustifolia</i>	-17,72	0,21	0,001
<i>Ligustrum lucidum</i> vs. <i>Pyracantha angustifolia</i>	-21,48	0,27	0,001

T, estadístico T; A, efecto del tamaño; p, la probabilidad de encontrar un valor de T mayor en todas las permutaciones de los datos.
Valores de A mayores a 0,3 son considerados elevados en ecología de comunidades.

Caracterización y comparación funcional de las especies nativas

Las componentes 1 y 2 del ACP realizado sólo con las especies nativas, explicaron el 67% de la variabilidad total de los datos (Fig. 3.3). El eje 1 (38,9% de la variabilidad total) fue explicado en mayor medida tanto por caracteres funcionales indicadores de la *inversión en biomasa foliar*, la fracción de masa foliar (FMF; 0,47, entre paréntesis están los eigen valores), el área foliar total por masa total (AF/MT; 0,47), como por caracteres relacionados a la *dimensión del transporte de agua*, el área foliar total por área de conducción (AF/AC; 0,47) y el contenido saturado de agua en el leño (CSA₁; 0,38); y por la densidad de leño (D₁; -0,4). En cambio, el eje 2 (28,1%), fue explicado en mayor medida por el carácter indicador del *espectro de la economía foliar*, el área foliar específica (AFE; 0,61), y por un carácter indicador de la *dimensión del transporte de agua*, el área foliar efectiva (AF_{efc}; -0,51). Al analizar cómo las especies nativas se ubicaron en el espacio multivariado, se observó una segregación entre ellas (Fig. 3.3). En el extremo izquierdo, se ubicó *C. buxifolia* con los valores más altos de densidad de leño (D₁) y los más bajos en el fracción de masa foliar (FMF), área foliar total por masa total (AF/MT), contenido saturado de agua en el (CSA₁) y área foliar total por área de conducción (AF/AC; Fig. 3.3). En el extremo opuesto, se observó a la especie *L. molleoides*, con los atributos contrarios a *C. buxifolia*. La especie *C. ehrenbergiana* exhibió una distribución intermedia entre estas dos especies a lo largo del primer eje (Fig. 3.3). En cambio, *A. caven* abarcó una amplia región de la variación funcional, observándose individuos con atributos similares a *C. buxifolia*, hasta individuos con atributos similares a *L. molleoides* (Fig. 3.3). Por otro lado, a lo largo del eje 2, en el extremo superior, se observó a la especie *A. caven* con los valores más altos de área foliar específica (AFE), área foliar total por masa total (AF/MT) y área

foliar total por área de conducción (AF/AC; Fig. 3.3). En el extremo inferior, se ubicaron las especies *C. ehrenbergiana* y *L. molleoides* con los atributos opuestos a *A. caven* (Fig. 3.3). La especie *C. buxifolia* exhibió atributos intermedios en estos caracteres con respecto a las demás especies a lo largo del eje 2 (Fig. 3.3).

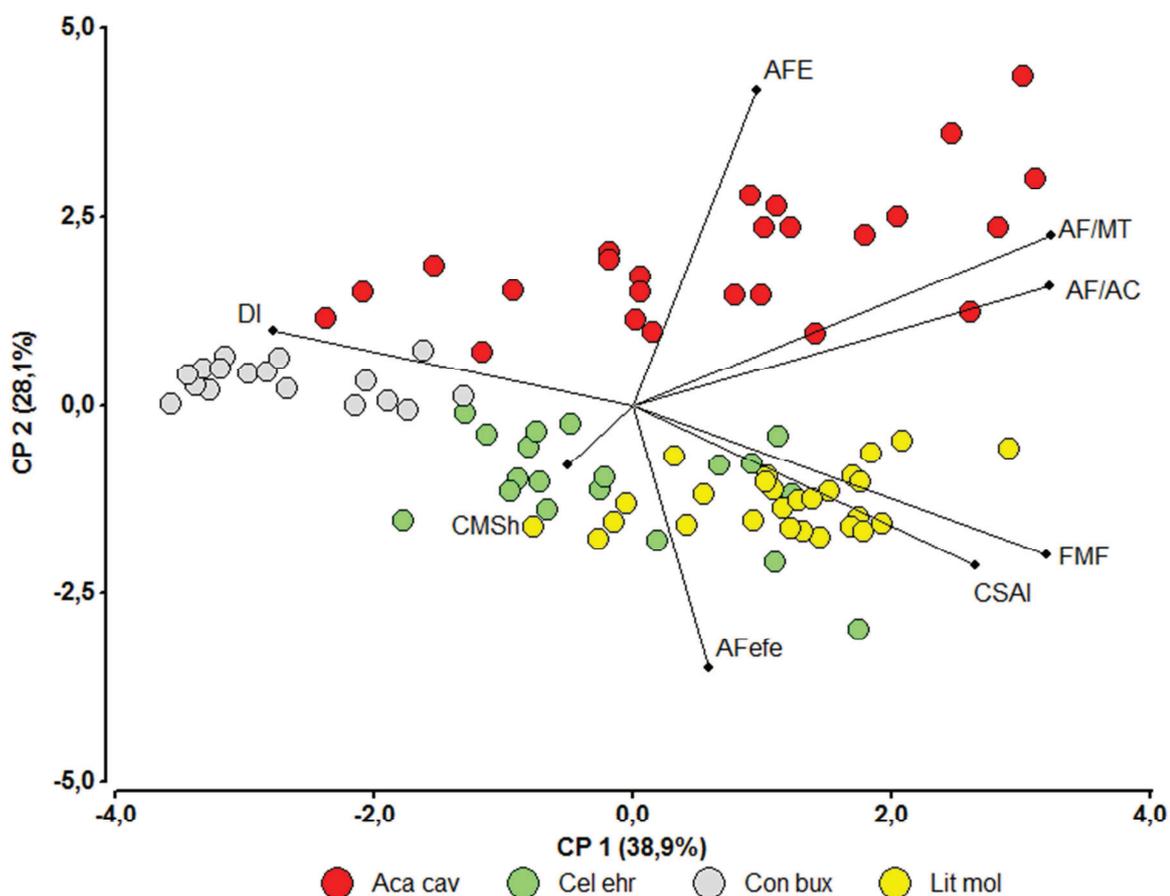


Figura 3.3. Análisis multivariado de componentes principales según el plano conformado por las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2), donde se observa el ordenamiento de las especies nativas basado en los distintos caracteres funcionales. Cada punto representa un individuo. *Abreviaturas de los caracteres funcionales:* AFE, área foliar específica; CMS_h, contenido de materia seca de hoja; D_i, densidad de leño; CSA_i, contenido saturado de agua de leño; AF/AC, área foliar total por área de conducción; AF_{efe}, área foliar efectiva; FMF, fracción de masa foliar; AF/MT, área foliar total por masa total. *Abreviaturas de las especies:* Aca cav, *Acacia caven*; Cel ehr, *Celtis ehrenbergiana*; Con bux, *Condalia buxifolia*; Lit mol, *Lithraea molleoides*.

Las especies nativas se diferenciaron en cuanto a su ubicación dentro del espacio multivariado, encontrándose diferencias significativas entre todas las comparaciones (Tabla 3.4). En general, se observó un alto grado de separación entre las especies, debido a los elevados valores observados en el estadístico T (Fig. 3.3; Tabla 3.4). Además, en

general, se observó un alto grado de agregación (A) entre los individuos de cada especie, ya que el estadístico A exhibió, en general, altos valores. En el caso de las comparaciones entre *L. molleoides* con *A. caven* y *C. ehrenbergiana* y *L. molleoides*, a pesar de que difirieron significativamente en su ubicación dentro del espacio multivariado, exhibieron un bajo grado de agregación (Fig. 3.3; Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Análisis de procedimiento de permutación de respuesta múltiple (MRPP) de la hipótesis nula de que no existen diferencias entre las especies nativas.

Comparaciones	T	A	p
<i>Acacia caven</i> vs. <i>Celtis ehrenbergiana</i>	-9,73	0,14	0,001
<i>Acacia caven</i> vs. <i>Condalia buxifolia</i>	-19,86	0,32	0,001
<i>Acacia caven</i> vs. <i>Lithraea molleoides</i>	-7,94	0,11	0,001
<i>Celtis ehrenbergiana</i> vs. <i>Condalia buxifolia</i>	-15,79	0,28	0,001
<i>Celtis ehrenbergiana</i> vs. <i>Lithraea molleoides</i>	-7,92	0,11	0,001
<i>Condalia buxifolia</i> vs. <i>Lithraea molleoides</i>	-20,58	0,33	0,001

T, estadístico T; A, efecto del tamaño; p, la probabilidad de encontrar un valor de T mayor en todas las permutaciones de los datos.
Valores de A mayores a 0,3 son considerados elevados en ecología de comunidades.

Discusión

La mayoría de los antecedentes sobre diferenciación funcional de especies invasoras se basan en caracteres vinculados al *espectro de la economía foliar* en tanto que aquellos relacionados a la *dimensión del transporte de agua* han sido menos explorados (*pero ver* Stratton et al., 2000; Caplan & Yeakley, 2010; Zeballos et al., 2014a). En el área de estudio, la diferenciación funcional de las leñosas estudiadas ocurre principalmente a lo largo de la *dimensión del transporte de agua* y de la *inversión en biomasa foliar*, en tanto que los caracteres indicadores del *espectro de la economía foliar* tendrían una relevancia secundaria. Las invasoras se encuentran en un extremo con atributos que maximizan la capacidad de conducción de agua a expensas de aumentar la vulnerabilidad a la cavitación (*estrategia de eficiencia*), en conjunto con una alta inversión en biomasa foliar. En cambio, las nativas se ubican en el extremo opuesto, con atributos que determinan una mayor resistencia a la cavitación con el desmedro de una menor capacidad de conducción de agua (*estrategia de seguridad*) y una baja inversión en biomasa foliar. Esta estrategia de las especies nativas resulta apropiada en las Sierras Chicas de Córdoba, dadas las medias anuales de precipitación y su marcada estacionalidad (De Fina, 1992), que sugieren que el agua sería una de los principales factores limitantes de la vegetación.

La diferenciación funcional en cuanto a la *dimensión del transporte de agua* podría interpretarse como una diferenciación de nicho (Chesson, 2004) y tendría implicancias en cuanto a las probabilidades de coexistencia (o exclusión competitiva) con las especies residentes (*sensu* MacDougall et al., 2009). La *estrategia de seguridad* en el transporte del agua conlleva limitaciones biofísicas que impide a las nativas incrementar el consumo de agua ante un aumento del recurso (Schwinning & Sala, 2004). Las invasoras podrían aprovechar estos excedentes de agua como consecuencia de su *estrategia de eficiencia* en el transporte del agua. En un escenario de alta disponibilidad hídrica (por ej., meses de lluvia), esta diferenciación de nichos podría propiciar el establecimiento y coexistencia de las especies invasoras y nativas. Sin embargo, las invasoras estudiadas combinan la eficiencia en el transporte de agua con una alta inversión en biomasa foliar. En este sentido, se ha sugerido que los atributos que facilitan el establecimiento y coexistencia de una especie en una comunidad no son necesariamente los mismos que aquellos que le confieren potencial para transformarse en dominantes (Cingolani et al., 2007; Tecco et al., 2012). La mayor *inversión en biomasa foliar* que presentaron las invasoras sobre las nativas, les permitiría alcanzar altas tasas de crecimiento y, por ende, una mayor habilidad competitiva sobre las especies nativas. Es decir, la combinación de eficiencia en el transporte del agua y alta *inversión en biomasa foliar* promovería que las especies invasoras desplacen competitivamente a las especies nativas en condiciones de alta disponibilidad de recursos (Davis et al., 2000). No obstante, las especies nativas tendrían una ventaja competitiva en ambientes con una baja disponibilidad de recursos.

¿Las especies invasoras difieren de las nativas en sus estrategias funcionales?

Las especies invasoras como grupo, sin distinguir entre especies, se diferenciaron funcionalmente de las especies nativas. Los caracteres indicadores de la *dimensión del transporte de agua* y de la *inversión en biomasa foliar* fueron los que explicaron la variación funcional entre estos dos grupos mientras que, el *espectro de la economía foliar* no tuvo un papel preponderante en explicar la variación funcional entre las especies invasoras y nativas seleccionadas. Estas evidencias apoyarían las propuestas recientes que sostienen que para explicar la *invasividad* en especies leñosas es de suma importancia considerar caracteres vinculados al transporte y uso del agua (Ordóñez & Ollf, 2013; Funk, 2013; Zeballos et al., 2014a), y no sólo aquellos relacionados con el *espectro de la economía foliar*. Además, los principales resultados observados concuerdan con el patrón

descrito en estudios previos en donde han abordado la comparación de especies leñosas invasoras y residentes, en cuanto a caracteres asociados con la *dimensión del transporte de agua* (Stratton et al., 2000; Caplan & Yeakley, 2010; Zeballos et al., 2014a). En este sentido, se observó que las especies invasoras exhibieron una *estrategia de eficiencia* en el transporte del agua, determinada por ciertos atributos que permiten una gran capacidad de conducción y uso del agua, tales como altos valores de potencial hídrico y bajos de densidad de leño (Zeballos et al., 2014a), entre otros atributos funcionales (Tecco et al., 2010). En cambio, las especies nativas exhibieron una *estrategia de seguridad* en el transporte del agua al exhibir los atributos opuestos. Con respecto al *espectro de la economía foliar* entre las especies evaluadas no se observó el patrón recurrente que numerosos trabajos han encontrado en distintas partes del mundo (Leishman et al., 2007, 2010; Ordonez et al., 2010; Tecco et al., 2010), en el cual, las especies invasoras exhiben una *estrategia adquisitiva* y las nativas una *estrategia conservadora*. En nuestro caso las especies invasoras no se diferenciaron de las especies nativas a lo largo del *espectro de la economía foliar*. A pesar de ello, las especies invasoras igualmente podrían exhibir una ventaja competitiva sobre las especies nativas, no sólo debido a un sistema de conducción eficiente, sino también a la capacidad de invertir una gran cantidad de materia seca en biomasa foliar, estrategias que en conjunto resultarían en una elevada tasa de crecimiento (Vander Willigen & Pammenter, 1998; Reich et al., 2003; Grady et al., 2013). Es decir, los caracteres que definen el *espectro de la economía foliar* están medidos a un nivel de organización de hoja, pero las plantas podrían ajustar otros caracteres a distintos niveles de organización y lograr altas tasa de crecimiento relativo, a pesar de exhibir una *estrategia conservadora* en el *espectro de la economía foliar*. En este sentido, las especies invasoras con una *estrategia conservadora* (por ej., *P. angustifolia*) tendrían una mayor habilidad competitiva sobre las especies nativas, como resultado no sólo de asignar una gran cantidad de recursos a la producción de una biomasa foliar, con una baja capacidad fotosintética pero significativamente mayor que las especies nativas, sino que también, de asegurar un suministro de agua que permita el desarrollo de esa biomasa foliar (Reich, 2014), como consecuencia de su *estrategia de eficiencia* en el transporte del agua. Por lo tanto, este resultado estaría de acuerdo con estudios previos, tanto en otras partes del mundo (Leishman et al., 2007, 2010; Ordonez et al., 2010; Ordonez & Ollf, 2013), como en el centro de Argentina (Gurvich et al., 2005; Tecco et al., 2010), en el cual las especies invasoras presentan una estrategia de rápido crecimiento en relación a las especies nativas (Grotkopp et al., 2002; Burns, 2006; Grotkopp & Rejmànek 2007). No obstante, las

especies evaluadas en esta Tesis alcanzarían una alta tasa relativa de crecimiento por una vía distinta.

A pesar de las diferencias funcionales observadas entre las especies invasoras y nativas seleccionadas, al comparar a todas las especies, manteniendo la identidad y el estatus (invasora o nativa) de cada especie, se observó en concordancia con algunos antecedentes previos (Tecco et al., 2013), una cierta superposición funcional entre algunas nativas e invasoras leñosas. En particular, la invasora *P. angustifolia* se superpuso funcionalmente con las especies nativas, *L. molleoides* y *C. ehrenbergiana*, sin diferenciarse significativamente de esta última. Además, la invasora *P. angustifolia* fue la especie con el sistema de conducción más seguro de las especies invasoras, pareciéndose a las nativas. Al contrario, la nativa *L. molleoides* fue la especie que presentó el sistema de conducción más eficiente de las nativas, pareciéndose más a las especies invasoras. Este resultado suma nuevas evidencias a la ausencia de un síndrome funcional universal entre especies invasoras (Pyšek & Richardson, 2007), es decir no todas las especies invasoras que están invadiendo el Bosque Serrano de Córdoba exhibirían el mismo síndrome funcional (Tecco et al., 2013).

¿Las distintas especies invasoras poseen diferentes estrategias funcionales?

Al analizar sólo las especies invasoras se observó un patrón distinto al encontrado cuando se compararon conjuntamente con las nativas. En este caso, los caracteres relacionados con el *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar*, explicaron en mayor medida su variación funcional. En cambio, los caracteres funcionales indicadores de la *dimensión del transporte de agua* pasaron a segundo plano. En particular, se observó cierta variabilidad funcional, en la cual, *P. angustifolia* se distribuyó hacia el extremo correspondiente a una *estrategia conservadora*, con una baja inversión en biomasa foliar, en tanto que las demás especies invasoras (*L. lucidum*, *C. australis* y *C. glaucophyllus*) se distribuyeron hacia el extremo opuesto, con una *estrategia adquisitiva* y una elevada *inversión en biomasa foliar*. El contraste de este resultado con lo observado al analizar a todas las especies en conjunto sugiere la existencia de una jerarquía entre las distintas dimensiones/espectros funcionales. Por un lado, la *dimensión del transporte de agua* pareciese ser la dimensión funcional más importante en determinar el establecimiento de las especies leñosas invasoras en el sistema. En particular, una *estrategia de eficiencia* en el transporte del agua, común a todas las invasoras y que las diferencia de las nativas,

estaría posibilitando su ingreso al sistema debido a que podrían hacer uso de la oportunidad de nicho que las especies nativas generan al no poder aumentar el consumo de agua al aumentar su disponibilidad como consecuencia de las limitaciones intrínsecas de su estrategia funcional (Davis et al., 2000; Shea & Chesson, 2002; Chesson, 2004; Silvertown et al., 2014). En cambio, el *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar* tendrían una menor importancia que la *dimensión del transporte de agua*, aunque una diferenciación en cuanto a las dos primeras dimensiones o espectros funcionales entre las distintas invasoras permitiría cierta segregación en la forma de explotar los recursos (MacDougall et al., 2009), lo cual les posibilitaría abarcar una mayor heterogeneidad ambiental en los sitios donde invaden (Capítulo II de esta Tesis y Zeballos et al., 2014).

¿Las distintas especies nativas comparten una misma estrategia funcional o varían según la identidad de la especie?

En el caso de las especies nativas, se observó el mismo patrón de variación funcional descrito previamente para el análisis conjunto de todas las especies. Es decir, fueron también los caracteres de la *dimensión del transporte de agua* y de la *inversión en biomasa foliar* los que explicaron en mayor medida la variación funcional entre las nativas. En particular, se observó un gradiente funcional, en el cual *C. buxifolia* se caracterizó por el sistema de conducción más seguro y la menor inversión en biomasa foliar, *L. molleoides* mostró los atributos opuestos (es decir más eficiente y con una mayor *inversión en biomasa foliar* que las demás nativas) y las restantes especies (*A. caven* y *C. ehrenbergiana*) tuvieron estrategias funcionales intermedias. Al igual que la comparación de todas las especies, el *espectro de la economía foliar* explicó, en menor grado, la variación funcional entre las leñosas nativas. En particular, este segundo eje permitió diferenciar a *A. caven* (más *adquisitiva*), del resto de las especies nativas, las cuales presentaron una *estrategia conservadora*. Es probable que esta diferenciación se relacione con la capacidad de *A. caven* de incorporar nitrógeno atmosférico a través de asociaciones simbióticas con bacterias fijadoras de nitrógeno (nódulos simbióticos). En conjunto, la variabilidad funcional entre las nativas reflejaría cierta segregación en la capacidad para adquirir y utilizar el agua, aunque dentro de un rango en promedio más seguro que el descrito para las invasoras. Probablemente la tendencia hacia una estrategia funcional más conservadora y segura observada en las especies nativas seleccionadas sea el reflejo de la

fuerte presión ambiental de la fluctuación estacional en la disponibilidad de agua que ha estructurado las comunidades vegetales residentes del ecosistema a lo largo del tiempo.

Consideraciones finales

En las Sierras Chicas de Córdoba, la fluctuación temporal en la disponibilidad de agua, con una marcada estación seca invernal podría haber estructurado los atributos funcionales de la vegetación, particularmente aquellos vinculados con la *dimensión del transporte de agua*. Es decir, las especies nativas seleccionadas, con una *estrategia de seguridad* en el transporte del agua parecerían estar adaptadas o ajustadas a la sequía estacional del sistema, con el costo de no poder aumentar la adquisición de agua en los períodos de lluvias, principalmente debido a restricciones biofísicas en su sistema de conducción. Este excedente de agua en la estación de lluvias podría interpretarse como una ventana temporal, la cual cumpliría el rol de un nicho vacante que sería aprovechado por las especies invasoras (Davis et al., 2000; Shea & Chesson, 2002; Hierro et al., 2005; Silvertown et al., 2014). Estas últimas, al tener un sistema de conducción eficiente (*estrategia de eficiencia*), tendrían la capacidad de maximizar la adquisición del agua en la estación de lluvias, lo cual favorecería su establecimiento en el ecosistema invadido (Chesson et al., 2004). No obstante, el costo de dicho sistema de conducción eficiente, sería la predisposición de las especies invasoras a sufrir algún grado de cavitación en la época de sequía, lo cual, ante eventos de sequía extremos podría conducir a la muerte (McDowell et al., 2008; McDowell & Sevano, 2010; Sala et al., 2010). Existen mecanismos alternativos, que evitarían que las invasoras caviten ante un estrés hídrico a pesar de poseer una estrategia eficiente (Bhaskar & Ackerly, 2006; de Dios Miranda et al., 2010). Por ejemplo, las invasoras al exhibir los mayores valores en el contenido saturado de agua en el leño (CSA_l) y en la relación área foliar por área de conducción (AF/AC), podrían aumentar o mantener constante la conductividad hidráulica por aérea de unidad foliar y continuar transpirando sin sufrir cavitación en el sistema de conducción ante condiciones prolongadas de baja disponibilidad de agua. Por un lado, se produciría una respuesta a corto plazo, en cuestión de horas o días, por la cual se liberaría una mayor cantidad del agua almacenada en sus tejidos al sistema de conducción (Bhaskar & Ackerly, 2006; Meinzer et al., 2009). De forma alternativa y simultánea se produciría la abscisión de las hojas, la cual opera a una escala temporal más amplia, conocida como “sacrificio de ramas” (*branch sacrifice*; Rood et al., 2000; Bucci et al., 2012). En suma, la estrategia de

eficiencia permitiría a las invasoras capitalizar los pulsos de agua en la temporada de lluvia (Schwinning & Sala, 2004) tanto para el crecimiento individual como para la expansión de sus poblaciones. Además, las especies invasoras tendrían una aptitud diferencial respecto de las especies nativas dada por una mayor *inversión en biomasa foliar* que les conferiría una ventaja competitiva que eventualmente podría conducir al desplazamiento de las nativas (MacDougall et al., 2009).

Para finalizar, a pesar de que las especies invasoras exhibirían una estrategia de rápido crecimiento en comparación a las especies nativas, la especie invasora *P. angustifolia* sería funcionalmente similar a algunas especies nativas, en especial a *C. ehrenbergiana*. Esto sumado a la diferenciación funcional existente entre las distintas invasoras indicaría que no existe un único síndrome funcional por el cual las especies invasoras lograron establecerse en la región. Además, las variaciones funcionales entre las especies invasoras les permitirían explotar los recursos de manera diferenciada, lo cual redundaría en una mayor diversidad de ambientes invadidos (por ej., Capítulo II y Zeballos et al., 2014). Así mismo, vale la pena destacar que las especies invasoras al presentar una *estrategia de eficiencia* en la conducción de agua y, a su vez, una gran inversión en biomasa foliar, pueden generar un efecto negativo sobre el ciclo hidrológico (Boyce et al., 2012; Jobbágy et al., 2013; Cavaleri et al., 2014). Por último, los patrones descriptos resaltan la importancia de la inclusión de caracteres vinculados al transporte del agua, particularmente para comprender las estrategias funcionales y los mecanismos involucrados en el proceso de invasión por especies leñosas.

Capítulo IV

“Plasticidad fenotípica de especies leñosas invasoras y nativas a lo largo de un gradiente local de disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo”

Introducción

Una característica clave de las especies invasoras es su habilidad para colonizar y persistir en un amplio rango de condiciones ambientales, incluyendo sitios con alta y una baja disponibilidad de recursos y con una gran heterogeneidad ambiental (Baker, 1965; Parker et al., 2003; Funk, 2008; Buswell et al., 2011). La plasticidad fenotípica en conjunto con la variabilidad genética tendrían un rol fundamental al permitir que los individuos se adapten a una mayor diversidad de ambientes (Sakai et al., 2001; Sexton et al., 2002). Ambos mecanismos pueden tener consecuencias significativas tanto en el rendimiento y el éxito reproductivo de los individuos, como en la amplitud del nicho de las especies (Sultan, 2001; González & Gianoli, 2004; Valladares et al., 2014). No obstante, se ha sugerido que la plasticidad fenotípica sería uno de los mecanismos más importantes, por el cual, las especies invasoras ajustarían su morfología, fisiología y reproducción para lograr una invasión exitosa (Alpert, 2000; Daehler, 2003; Spector & Putz, 2006; Davidson et al., 2011).

En las últimas décadas, la plasticidad fenotípica ha recibido una amplia atención en el estudio de las invasiones biológicas (Matesanz et al., 2010). Dependiendo del objetivo del trabajo existen dos enfoques alternativos para evaluar la plasticidad fenotípica, uno en sentido más tradicional, *sensu stricto*, y el otro en un sentido más amplio, *sensu lato* (Richards et al., 2006; Valladares et al., 2006). La corriente *sensu stricto* se centra en evaluar la base genética de la plasticidad fenotípica, a través del estudio de genotipos replicados expuestos a diferentes condiciones ambientales (Richards et al., 2006; Gianoli & Valladares, 2011). La aproximación *sensu lato*, en cambio, hace foco en comparar si las unidades de observación exhiben diferentes fenotipos bajo un mismo rango de condiciones ambientales (Valladares et al., 2006; Gianoli & Valladares, 2012). Esta última aproximación asume que las relaciones genéticas son significativamente mayores dentro de las unidades experimentales que entre ellas, ya que los genotipos que se comparan (por ej., poblaciones y/o especies como unidades experimentales) comparten cierto grado de relación a pesar de no ser clones (Gianoli & Valladares, 2012). En los estudios ecológicos

comparativos, la plasticidad fenotípica *sensu lato* tiene particular interés, debido a que permite la inclusión de una gama más amplia tanto de sistemas de estudio (especies o poblaciones), como de caracteres a comparar. Además, permite alcanzar una visión más holística de la plasticidad fenotípica, debido a que puede ser evaluada en el contexto ecológico de las especies (Funk, 2008; Hulme, 2008; Gianoli & Valladares, 2012).

Las plantas suelen responder al ambiente a través de una respuesta plástica en distintos aspectos de su fenotipo (Nicotra et al., 2010). Estas respuestas pueden ser de corto y/o largo plazo (fisiológicas y/o morfológicas, respectivamente; González & Gianoli, 2004; Gratani et al., 2006; Portsmouth & Niinemets, 2007), permitiendo a las plantas ajustar su fenotipo a la variabilidad espacio/temporal de los recursos del ambiente (Sultan, 2000). Los individuos que logran ajustarse a esa heterogeneidad ambiental obtienen una ventaja competitiva sobre aquellos individuos que no lo logran (Poorter & Lambers, 1986; Davis et al., 2000; Valladares et al., 2000; Funk, 2008). En consecuencia, disponer de plasticidad fenotípica en caracteres relacionados a la adquisición y uso de recursos (Sultan, 2003; Funk, 2008; Godoy et al., 2011), constituiría una estrategia adaptativa en ambientes con fluctuaciones espacio/temporales de los recursos importantes (Davis et al., 2000; Matesanz et al., 2010), particularmente en ambientes con recursos limitantes. En el contexto de las invasiones biológicas una mayor plasticidad fenotípica en caracteres relacionados con la adquisición y uso de recursos incrementaría la *invasividad* de las especies al poder adaptarse a un rango más amplio de condiciones ambientales (Alpert et al., 2000; Daehler, 2003; Funk, 2008).

Los antecedentes a la fecha en cuanto a la plasticidad fenotípica en invasoras no son concluyentes y en algunos casos se contraponen (Palacio-López & Gianoli, 2011; Davidson et al., 2011). Por ejemplo, Davidson et al., (2011) encontraron una mayor plasticidad fenotípica en especies invasoras al comparar caracteres relacionados a la adquisición y uso de recursos entre 75 pares de especies invasoras y nativas. Sin embargo, en oposición a estos autores, Palacio-López & Gianoli, (2011), observaron niveles similares de plasticidad fenotípica entre especies invasoras y nativas, a partir de una comparación de 35 pares de especies invasoras y nativas provenientes de distintos géneros, tribus y familias de plantas. Un patrón similar fue observado por Godoy et al., (2011) quienes no encontraron diferencias en la plasticidad fenotípica al comparar caracteres relacionados con la adquisición de recursos, la habilidad competitiva de las plantas y la tolerancia al estrés, en 20 pares de especies invasoras y nativas filogenéticamente relacionadas. En suma, los antecedentes a la fecha no permiten postular una relación

general entre la plasticidad fenotípica y la *invasividad* de una especie (Daehler, 2003; Funk, 2008; Matesanz et al., 2010; Palacio-López & Gianoli, 2011; Godoy et al., 2011).

Las Sierras de Córdoba se encuentran bajo un creciente proceso de invasión, principalmente por parte de especies leñosas (Giorgis et al., 2011a, b). El área de estudio de esta Tesis constituye un claro ejemplo de este fenómeno, con un elenco de leñosas exóticas invasoras representativo de la región (Giorgis et al., 2011a) entre las cuales dominan las cuatro especies seleccionadas para este estudio (Capítulo 2; Zeballos et al., 2014). Como se desarrolló en el Capítulo III, estas especies invasoras se diferenciarían de las especies nativas, principalmente por una mayor eficiencia en *el transporte de agua* y una mayor *inversión en biomasa foliar*. Esta combinación particular de atributos asociados a una mayor habilidad competitiva en las especies invasoras es coherente con otros antecedentes en la región y el mundo (Leishman et al., 2007, 2010; Godoy et al., 2011; Thompson & Davis, 2011; Tecco et al., 2012, 2013). Sin embargo, estos patrones, en los cuales la caracterización de especies (y posterior comparación) se basa en los valores promedio de los atributos, no reflejarían acabadamente la capacidad que tienen las especies invasoras de adaptarse a la heterogeneidad ambiental propia de los sistemas que invaden (Claridge & Franklin, 2002; Richards et al., 2006). Es decir, el rango de valores de un carácter, es decir su variabilidad fenotípica, podría ser más funcional en determinar la *invasividad* de las especies que su promedio. En relación a esto, no hay antecedentes en la región que indaguen la existencia de plasticidad fenotípica en las especies invasoras bajo diferentes condiciones ambientales (Valladares et al., 2006; Gianoli & Valladares, 2012), un mecanismo que permitiría a las invasoras ajustarse a la heterogeneidad ambiental propia del sistema serrano y eventualmente excluir competitivamente a las residentes (Spector & Putz, 2006; Davidson et al., 2011).

Objetivo general

En este capítulo se propone evaluar y comparar la plasticidad fenotípica *sensu lato* de las ocho especies leñosas dominantes, tanto invasoras como nativas, del área de estudio. En particular, se pretende comparar la magnitud y la dirección de la plasticidad fenotípica entre dichas especies en ciertos caracteres funcionales relacionados a la *dimensión del transporte de agua*, al *espectro de la economía foliar* y a la *inversión en biomasa foliar* a lo largo de un gradiente ambiental relacionado principalmente con la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo. Específicamente, me propongo responder: 1) ¿Las

distintas especies invasoras poseen diferentes respuestas plásticas frente a un mismo gradiente ambiental? Es decir, ¿la magnitud y dirección de la respuesta varía según la identidad de la especie invasora? 2) ¿Las distintas especies nativas responden de forma similar al gradiente ambiental? Es decir, ¿la magnitud y dirección de la respuesta varía según la identidad de la especie nativa?; y 3) ¿Las especies invasoras difieren de las nativas en su plasticidad fenotípica? Es decir, ¿la magnitud y dirección de la respuesta varía según sea una especie invasora o nativa?

Materiales y Métodos

Caracterización del gradiente ambiental

El gradiente ambiental fue calculado como consecuencia de que se observó un patrón idiosincrático al analizar la relación entre los caracteres funcionales de cada especie y las distintas variables ambientales. Es decir, no se observó ninguna variable ambiental que haya estado relacionada con algún carácter funcional en todas las especies, motivo por el cual no fue posible comparar la capacidad de respuesta a alguna variable ambiental específica entre las distintas especies (Apéndice 4.1). En consecuencia, a partir de una selección de algunas de las variables ambientales se determinó un gradiente ambiental a lo largo del cual se comparó la capacidad de las distintas especies de modificar su fenotipo. En este caso, se realizó un análisis multivariado de componentes principales (ACP; Fig. 4.1), a partir de una matriz de 10 variables ambientales por 16 sitios (laderas). Para ello se calculó previamente una media para cada una de las variables ambientales, a partir de los valores obtenidos en las dos parcelas ubicadas en cada ladera. El motivo por el cual se calculó una media por ladera para cada variable ambiental, se debe a que el muestreo de los caracteres funcionales de cada una de las especies se realizó a una escala de ladera. Las diez variables ambientales utilizadas para el análisis de componentes principales fueron: pendiente, orientación norte-sur, orientación este-oeste, humedad del suelo, profundidad, densidad aparente del suelo, compactación del suelo, conductividad eléctrica, concentración de nitrógeno y pH. El criterio por el cual se consideraron estas 10 variables ambientales de las 15 variables medidas fue la selección de aquellas relacionadas en mayor grado con los distintos caracteres funcionales (Apéndice 4.1). El mayor grado hace referencia al número de correlaciones significativas entre los caracteres funcionales y las

variables ambientales medidas. En este caso, se realizó un análisis de correlación para cada una de las especie.

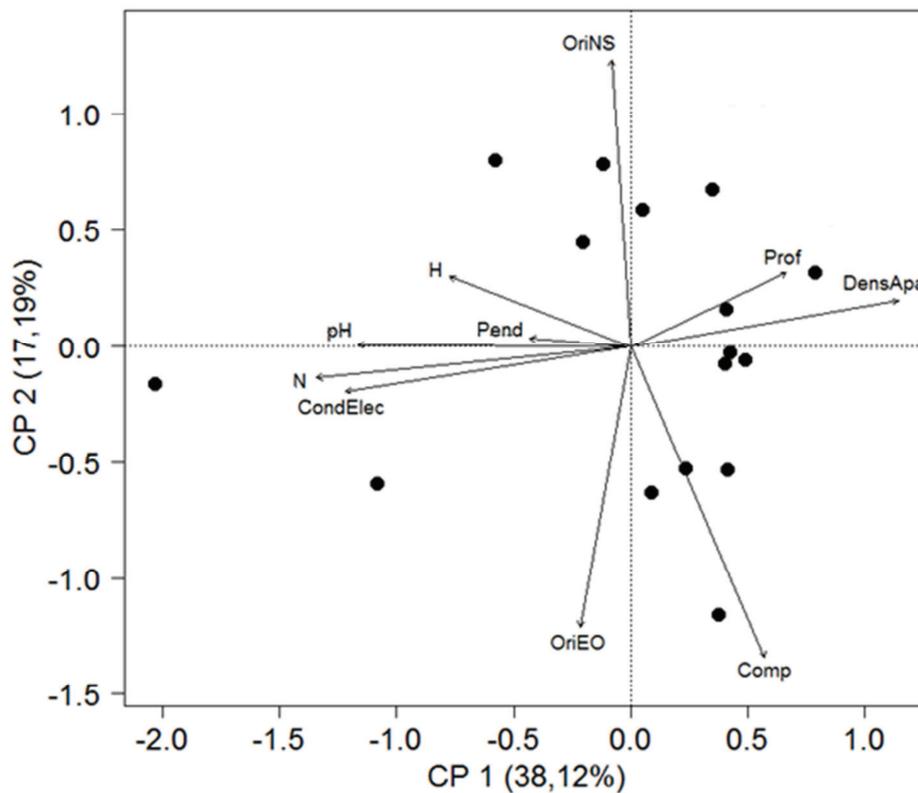


Figura 4.1. Primeras dos componentes principales resultantes del análisis multivariado de componentes principales basado en las distintas variables edáficas y topográficas medidas en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba. Cada punto corresponde a una ladera. Abreviaturas: Con Elec, Conductividad eléctrica; N, Nitrógeno; Pend, Pendiente; H, Humedad del suelo; Ori NS, orientación norte sur; Prof, profundidad; DensApa, Densidad aparente; Comp, Compactación; Ori EO, Orientación este oeste.

El primer eje del ACP explicó un 38,12% de la variabilidad total de los datos ambientales (Fig. 4.1). Este eje estuvo definido principalmente por el contenido de nitrógeno (-1,05; en paréntesis los eigen valores de cada una de las variables), la conductividad eléctrica (-0,95), pH (-0,91), la densidad aparente del suelo (0,89), el contenido de humedad (-0,60) y profundidad del suelo (0,52). El segundo eje explicó un 17,19% de la variabilidad total, y estuvo definido principalmente por la compactación del suelo (-0,86) y la orientación, tanto norte-sur (0,79) como oeste-este (-0,77). A partir de estos resultados, el eje 1 fue seleccionado como el indicador del gradiente ambiental, ya que fue explicado principalmente por variables edáficas relacionadas con la disponibilidad

de nutrientes y humedad del suelo (Fig. 4.1). En cambio, el eje 2 pareciese estar respondiendo más a un efecto topográfico y de uso del suelo. A lo largo de este capítulo, toda referencia al gradiente ambiental al cual se asocian los caracteres de las especies corresponde al primer eje de esta ordenación que resume las principales variaciones ambientales relacionadas con la disponibilidad de recursos.

Caracterización de la plasticidad fenotípica y análisis de datos

Se ha desarrollado una multiplicidad de herramientas con la finalidad de evaluar la plasticidad fenotípica (Valladares et al., 2006). Entre ellas, el enfoque tradicional y más utilizado es el de la *norma de reacción*. Esta aproximación permite describir el patrón y el grado de expresión fenotípica de un genotipo, población u especie, en respuesta a diferentes condiciones ambientales (Ghalambor et al., 2007). En general, la norma de reacción es representada como la regresión entre algún carácter fisiológico o morfológico a lo largo de un gradiente ambiental o bajo condiciones ambientales contrastantes (Gianoli & González-Teuber, 2005; Gianoli, 2001; Matzek, 2012). La magnitud de la plasticidad fenotípica es evaluada como la pendiente de esta relación (Nicotra et al., 2010) y la dirección de la pendiente refleja la forma en la cual el carácter está respondiendo al gradiente ambiental. Otra herramienta que actualmente es muy utilizada para comparar plasticidad entre distintos tipos de caracteres y especies es el *índice de plasticidad fenotípica* (Pi_v) propuesto por Valladares et al., (2000). A diferencia de la aproximación de la norma de reacción este índice refleja la fracción de la variación fenotípica total de un carácter observada en respuesta al gradiente ambiental (Valladares et al., 2002; Gratani et al., 2003). La utilización de ambos tipos de aproximación (normas de reacción de las especies e índices de plasticidad) facilita en gran medida la presentación e interpretación de resultados complejos. Además, el índice permite la comparación de variables que difieren tanto en sus unidades como en el rango de variación (Weilgelt & Jolliffe, 2003; Valladares et al., 2005). En consecuencia, en esta Tesis la plasticidad fenotípica de las especies fue analizada con las dos aproximaciones:

Para cada especie se estimó la *pendiente de la norma de reacción* de cada uno de los caracteres funcionales con respecto al gradiente ambiental mediante una regresión Tipo II (SMA; *Standardized major axis*; Warton et al., 2006, 2012). Este análisis es apropiado cuando el propósito del estudio se enfoca en estimar la relación entre dos variables con una alta precisión (Warton et al., 2006; Leishman et al., 2007). Los caracteres funcionales

fueron estandarizados previamente como consecuencia de las diferencias en la magnitud de las distintas variables medidas. Así, para cada especie se obtuvo el logaritmo natural de cada carácter funcional. No fue necesaria tal transformación para aquellas variables que son proporciones, como la fracción de biomasa foliar (FMF), densidad de leño (D_l) y el contenido saturado de agua en el leño (CSA_l). En este punto, hay que remarcar que de las 64 regresiones Tipo II, sólo 3 fueron significativas (*datos no mostrados*). A pesar de ello, se optó por utilizar las normas de reacción obtenidas ya que no sólo simplifica la interpretación de los resultados, sino que, además, se ha observado que los caracteres funcionales de las especies sí se relacionan significativamente con alguna de las variables ambientales utilizadas en el análisis de componentes principales para caracterizar al gradiente ambiental (Apéndice 4.1).

Se calculó para cada especie un *índice de plasticidad fenotípica* (Pi_v) para cada uno de los caracteres funcionales (Apéndice 4.2). Este índice se calculó como la diferencia entre el valor máximo y el valor mínimo, dividido por el valor máximo de cada carácter a lo largo del gradiente ambiental (Valladares et al., 2000, 2006). El índice de plasticidad fenotípica oscila entre cero y uno, valores cercanos a uno indican mayor plasticidad fenotípica.

Se comparó el grado de plasticidad fenotípica entre el conjunto de especies invasoras y nativas (sin discriminar especies), a partir de los índices de plasticidad fenotípica (Pi_v) de cada especie. A partir de este índice se calcularon las siguientes medias para ambos grupos (invasoras y nativas): 1) una media para cada uno de los caracteres funcionales; 2) una media para el conjunto de caracteres relacionados a la *dimensión del transporte de agua*; 3) otra media para el conjunto de caracteres asociados al *espectro de la economía foliar*; 4) una media para los caracteres indicadores de la *inversión en biomasa foliar*; y por último, 5) una media de todos los caracteres funcionales.

Los análisis descriptivos y estadístico fueron realizados con el programa estadístico R (R Development Core Team, 2012). El análisis de componentes principales (ACP) fue realizado con el paquete *vegan* a partir de una matriz de 16 laderas por 10 variables ambientales. Además, se utilizó el paquete *smatr* con el cual no sólo se calcularon las pendientes de las normas de reacción entre los caracteres funcionales y el gradiente ambiental, sino que además, mediante *likelihood ratio tests* se calcularon las diferencias en la magnitud de la pendiente de la norma de reacción entre especies (Warton & Eber, 2002; Warton et al., 2006). Por último, utilizando el paquete *stats* se evaluaron a través del test no paramétrico Mann-Whitney U las diferencias en el índice de plasticidad fenotípica entre

las distintas medias calculadas para las especies invasoras y nativas como grupo (Valladares et al., 2000; Gratani et al., 2003).

Resultados

¿Las distintas especies invasoras poseen diferentes respuestas plásticas frente a un mismo gradiente ambiental? Es decir, ¿la magnitud y dirección de la respuesta varía según la identidad de la especie invasora?

Las especies invasoras se diferenciaron, según la identidad de la especie, tanto en la magnitud de la pendiente como en la dirección de la respuesta al gradiente ambiental. Esta diferenciación se observó al comparar las pendientes de la norma de reacción de todos los caracteres funcionales, es decir tanto los indicadores de la *dimensión del transporte de agua*, como del *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar* (Tabla 4.1 y 4.2; Fig. 4.2 y 4.3). En particular, las principales diferencias se observaron entre *Pyracantha angustifolia* y el resto de las invasoras, debido a que en todos los caracteres funcionales esta especie fue la que presentó la mayor plasticidad fenotípica entre las invasoras. En cambio, las demás especies invasoras exhibieron la menor plasticidad fenotípica tanto dentro del conjunto de invasoras como al incluir a las nativas en la comparación (Tablas 4.1 y 4.2).

Aunque las principales diferencias en la magnitud de las pendientes se observaron entre *P. angustifolia* y el resto de las invasoras, todas mostraron las mayores respuestas al gradiente con caracteres vinculados a la *dimensión del transporte de agua*. Es decir, las pendientes de los caracteres dentro de cada especie (filas en Tablas 4.1 y 4.2) fueron mayores en aquellos indicadores del transporte del agua. Además, la dirección de las pendientes en respuesta al gradiente ambiental varió según la identidad de la invasora (Fig. 4.2 y 4.3).

Tabla 4.1. Comparación entre todas las especies de las pendientes de la norma de reacción de los caracteres funcionales indicadores de la *dimensión del transporte de agua* a lo largo del gradiente ambiental. Pendiente calculada a partir de regresiones de Standardized major axis con sus intervalos de confianza al 95%. Entre paréntesis los intervalos de confianza, a la izquierda se detallan el límite inferior y a la derecha el límite superior. *Abreviaturas*, AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%).

	Pendiente de la norma de reacción de caracteres indicadores de la dimensión del transporte del agua			
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l
Especies nativas				
<i>Acacia caven</i>	0,31 (0,20; 0,48) ^a	0,16 (0,11; 0,24) ^{ab}	-0,12 (-0,19; -0,08) ^a	-0,12 (-0,18; -0,08) ^a
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	0,20 (0,12; 0,32) ^{abc}	0,21 (0,13; 0,33) ^a	0,10 (0,06; 0,17) ^a	0,13 (0,08; 0,21) ^a
<i>Condalia buxifolia</i>	0,15 (0,09; 0,25) ^{bcd}	0,10 (0,06; 0,16) ^{bc}	-0,07 (-0,12; -0,04) ^{ab}	0,10 (0,06; 0,16) ^{ab}
<i>Lithraea molleoides</i>	-0,10 (-0,15; -0,07) ^{dc}	0,04 (0,03; 0,06) ^d	-0,04 (-0,06; -0,02) ^{bc}	0,06 (0,04; 0,09) ^{bc}
Especies invasoras				
<i>Celtis australis</i>	0,08 (0,05; 0,12) ^c	0,05 (0,03; 0,08) ^{cd}	-0,02 (-0,03; -0,01) ^c	0,03(0,02; 0,05) ^c
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	0,09 (0,06; 0,13) ^{dc}	0,04 (0,02; 0,06) ^d	0,04 (0,02; 0,06) ^{bc}	0,08 (0,05; 0,12) ^{ab}
<i>Ligustrum lucidum</i>	0,09 (0,05; 0,14) ^{dc}	0,05 (0,03; 0,08) ^d	0,04 (0,02; 0,06) ^{bc}	0,07 (0,12; 0,04) ^{ab}
<i>Pyracantha angustifolia</i>	-0,14 (-0,20; -0,09) ^{cdc}	0,12 (0,08; 0,18) ^{ab}	0,08 (0,05; 0,11) ^a	-0,11 (-0,16; -0,07) ^a

Letras diferentes indican diferencias significativas en las pendientes entre especies para cada carácter, p ≤ 0,05.

Tabla 4.2. Comparación entre todas las especies de las pendientes de la norma de reacción de los caracteres funcionales indicadores del *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar* a lo largo del gradiente ambiental. Pendiente calculada a partir de regresiones de Standardized major axis con sus intervalos de confianza al 95%. Entre paréntesis los intervalos de confianza, a la izquierda se detallan el límite inferior y a la derecha el límite superior. *Abreviaturas*, AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (mg/g); AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de masa foliar (%).

	Pendiente de la norma de reacción de caracteres indicadores del espectro de economía foliar y la inversión en biomasa foliar			
	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF
Especies nativas				
<i>Acacia caven</i>	0,08 (0,05; 0,13) ^a	-0,18 (-0,28; -0,12) ^d	-0,15 (-0,22; -0,09) ^a	-0,08 (-0,13; -0,05) ^d
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	0,09 (0,05; 0,15) ^a	-0,07 (-0,12; -0,04) ^c	0,12 (0,07; 0,19) ^{ab}	0,08 (0,05; 0,14) ^{cd}
<i>Condalia buxifolia</i>	0,03 (0,01; 0,05) ^{bc}	-0,08 (-0,14; -0,04) ^c	0,13 (0,08; 0,22) ^{ab}	0,06 (0,03; 0,10) ^{cd}
<i>Lithraea molleoides</i>	0,02 (0,01; 0,03) ^c	-0,02 (-0,04; -0,01) ^{ab}	0,05 (0,03; 0,07) ^{cd}	-0,04 (-0,07; -0,03) ^{bc}
Especies invasoras				
<i>Celtis australis</i>	0,02 (0,01; 0,04) ^c	-0,02 (-0,03; -0,01) ^{ab}	0,03 (0,02; 0,05) ^d	0,02 (0,01; 0,04) ^{ab}
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	0,02 (0,01; 0,04) ^c	-0,01 (-0,02; -0,01) ^a	-0,03 (-0,05; -0,02) ^d	-0,02 (-0,03; -0,01) ^a
<i>Ligustrum lucidum</i>	0,02 (0,01; 0,04) ^c	-0,02 (-0,04; -0,01) ^{ab}	0,02 (0,01; 0,04) ^d	0,02 (0,01; 0,04) ^a
<i>Pyracantha angustifolia</i>	0,05 (0,03; 0,08) ^{ab}	-0,03 (-0,05; -0,02) ^b	0,07 (0,05; 0,11) ^{bc}	-0,04 (-0,07; -0,03) ^{bc}

Letras diferentes indican diferencias significativas en las pendientes entre especies para cada caracteres, p ≤ 0,05.

Con respecto a la plasticidad en la **dimensión del transporte de agua**, se observó que las especies no se diferenciaron significativamente en la magnitud de la pendiente del área foliar por área de conducción (AF/AC), aunque *P. angustifolia* fue la única invasora que disminuyó sus valores en el área foliar total por área de conducción (AF/AC) ante el incremento en la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo, mientras que el resto de las especies lo aumentaron (Fig. 4.2A). Con respecto al área foliar efectiva (AF_{efc}; Fig. 4.2B), *P. angustifolia* exhibió una pendiente significativamente mayor a las demás invasoras (Tabla 4.1). En este caso, todas las invasoras respondieron aumentando los valores del área foliar efectiva (AF_{efc}) a medida que se incrementó la concentración de nutrientes y humedad en el suelo (Fig. 4.2B). Nuevamente, *P. angustifolia* se diferenció significativamente de las demás invasoras al presentar una pendiente mayor en la respuesta de la densidad de leño (D_i; Tabla 4.1). En cuanto a la dirección de la respuesta, *Celtis australis* fue la única invasora que disminuyó los valores de densidad de leño (D_i) a medida que aumentaba la concentración de nutrientes y humedad en el suelo (Fig. 4.2C). El patrón inverso se observó para el contenido saturado de agua en el leño (CSA_i), en el cual *C. australis* se diferenció del resto de las invasoras al exhibir la menor pendiente y *P. angustifolia* fue la única que disminuyó los valores en el contenido saturado de agua en el leño (CSA_i) a medida que se incrementaba la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (Fig. 4.2D).

Con respecto a la plasticidad vinculada a caracteres indicadores del **espectro de la economía foliar** se observó, en el caso del área foliar específica (AFE), que *P. angustifolia* se diferenció de las demás especies al exhibir la mayor pendiente en respuesta al gradiente ambiental (Tabla 4.2). En este caso las invasoras respondieron de forma homogénea al aumento en la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo. Es decir todas las invasoras respondieron con un incremento en los valores del área foliar específica (AFE; Fig. 4.3A). Las principales diferencias en las pendientes de la norma de reacción del contenido de materia de seca foliar (CMS_h) se observaron entre *Cotoneaster glaucohyllus*, con la menor pendiente, y *P. angustifolia*, con la mayor pendiente (Tabla 4.2). El resto de las invasoras no difirieron significativamente de *C. glaucohyllus* y *P. angustifolia*; y exhibieron valores intermedios en sus pendientes entre estas dos especies (Tabla 4.2). Además, en respuesta a un aumento en la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo, todas las invasoras respondieron con una disminución en sus valores en el contenido de materia de seca foliar (CMS_h; Fig. 4.3B).

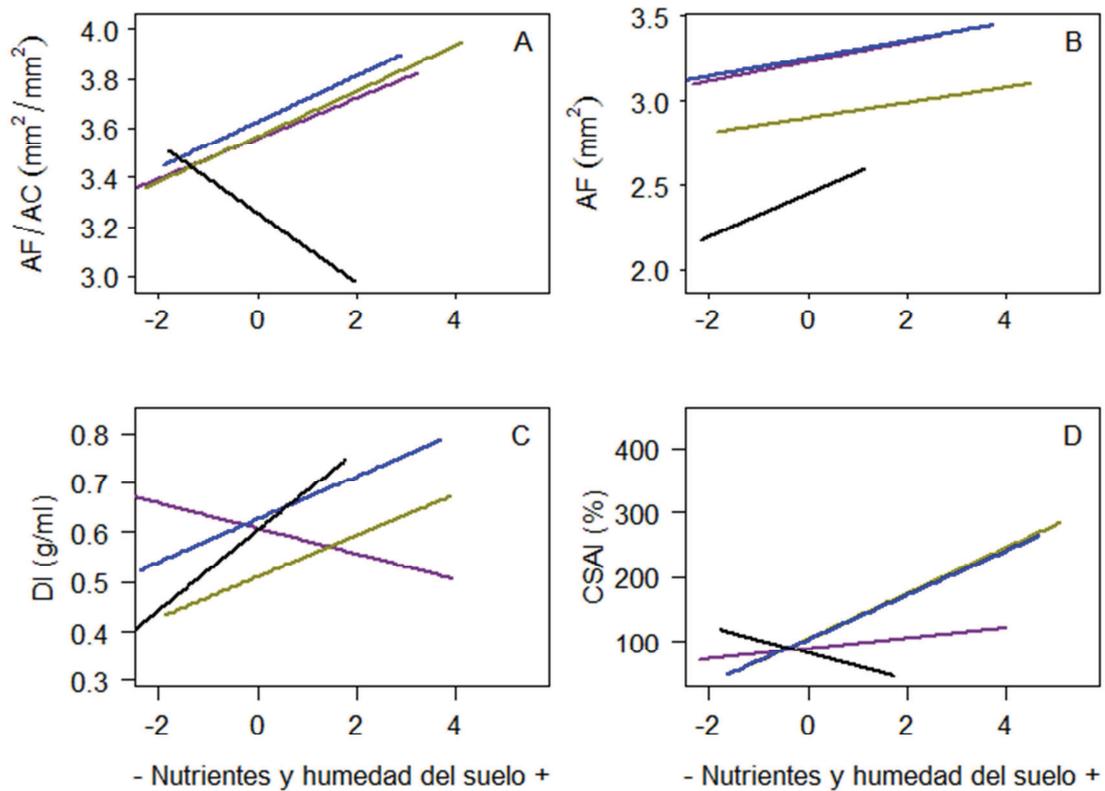


Figura 4.2. Gráficos de norma de reacción de las distintas especies invasoras entre el gradiente de disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo y los caracteres indicadores de la *dimensión del transporte de agua*. (A) AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); (B) AF, Área foliar efectiva (mm²); (C) D_i, Densidad de leño (g/ml); (D) CSA_i, Contenido saturado de agua del leño (%). Línea azul: *Ligustrum lucidum*; línea mostaza: *Cotoneaster glaucophyllus*; línea negra: *Pyracantha angustifolia*; línea violeta: *Celtis australis*.

Las invasoras también se diferenciaron tanto en la magnitud, como en la dirección de la respuesta en los patrones de *inversión en biomasa foliar* a lo largo del gradiente ambiental (Tabla 4.2). Al analizar la magnitud de la pendiente se observó que *P. angustifolia* se diferenció significativamente de las demás especies tanto en el área foliar total por masa total (AF/MT), como en la fracción de masa foliar (FMF), al exhibir una mayor magnitud de la pendiente en respuesta al gradiente ambiental (Tabla 4.2). En el caso de la dirección en la respuesta se observó que *C. australis* y *Ligustrum lucidum*, frente a un incremento en nutrientes y humedad en el suelo, aumentaron la inversión en biomasa foliar, tanto en términos de área foliar total por masa total (AF/MT) como de fracción de masa foliar (FMF; Fig. 4.3C y D). Al contrario, *C. glaucophyllus* disminuyó tanto la superficie foliar por biomasa invertida (AF/MT), como la asignación a biomasa foliar (FMF) al incrementarse la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (Fig. 4.3C y

D). Esto lo diferenció del resto de las invasoras que incrementaron su área foliar total por masa total (AF/MT) con el aumento en la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (Fig. 4.3C). La especie *P. angustifolia* exhibió una estrategia intermedia entre las demás invasoras, es decir aumentó la superficie foliar por biomasa invertida (AF/MT; Fig. 4.3C), pero disminuyó la inversión en biomasa foliar (FMF, Fig. 4.3D) a medida que aumentaba la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo.

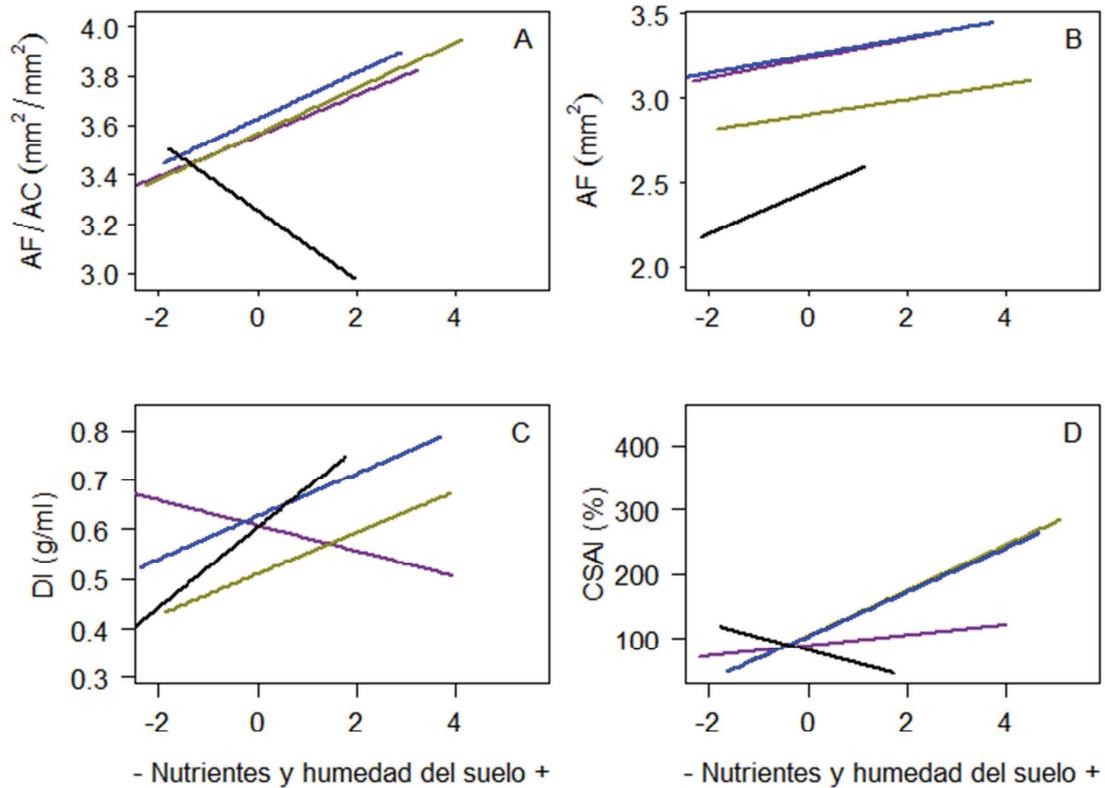


Figura 4.3. Gráficos de norma de reacción de las distintas especies invasoras entre el gradiente de disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo y los caracteres indicadores de la *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar*. (A) AFE, Área foliar específica (mm²/mg); (B) CMS_h, Contenido de materia seca foliar (mg/g); (C) AF/MT, Área foliar total por masa total (mm²/g); (D). FMF, Fracción de masa foliar (%). Línea azul: *Ligustrum lucidum*; línea mostaza: *Cotoneaster glaucophyllus*; línea negra: *Pyracantha angustifolia*; línea violeta: *Celtis australis*.

¿Las distintas especies nativas responden de forma similar al gradiente ambiental? Es decir, ¿la magnitud y dirección de la respuesta varía según la identidad de la especie nativa?

Las especies nativas se diferenciaron, según la identidad de la especie, tanto en la pendiente como en la dirección de la respuesta al gradiente ambiental. Esta diferenciación se observó al comparar las pendientes de la norma de reacción de todos los caracteres funcionales, es decir tanto los indicadores la *dimensión del transporte de agua*, como del *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar* (Tabla 4.1 y 4.2; Fig. 4.4 y 4.5). En particular, las principales diferencias en la pendiente se observaron entre *Lithraea molleoides* y el resto de las nativas, debido a que en la mayoría de los caracteres funcionales fue la especie que presentó la menor plasticidad fenotípica entre las nativas (Tabla 4.1 y 4.2). Por otro lado, *Acacia caven* fue la que exhibió la mayor plasticidad fenotípica tanto dentro del conjunto de nativas, como al incluir a las invasoras en la comparación (Tabla 4.1 y 4.2). Más allá de la mayor o menor plasticidad de las especies, todas las nativas mostraron las mayores respuestas al gradiente ambiental con caracteres vinculados a la *dimensión del transporte de agua*. Es decir, la mayoría de las pendientes de los caracteres dentro de cada especie (filas en Tablas 4.1 y 4.2) fueron mayores en caracteres indicadores de la *dimensión del transporte de agua* que en las demás dimensiones/espectros.

Al comparar la respuesta de las especies nativas al gradiente ambiental de los caracteres relacionados con la ***dimensión del transporte de agua*** se observaron diferencias tanto en la magnitud de la pendiente (Tabla 4.1) como en la dirección de la respuesta (Fig. 4.4). En general *A. caven* y *Celtis ehrenbergiana*, exhibieron las mayores pendientes en los cuatro caracteres (Tabla 4.1). Estas especies junto a *Condalia buxifolia* mostraron un aumento en los valores de área foliar total por área de conducción (AF/AC) a medida que se incrementó la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (Fig. 4.4A), en tanto que *Lithraea molleoides* respondió de un modo opuesto. Por otro lado, todas las especies nativas respondieron al incremento en la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo con un aumento en el área foliar efectiva (AF_{efc}; Fig. 4.4B). Con respecto a la densidad de leño (D_l) se observó que *C. ehrenbergiana* fue la única que aumentó sus valores a medida que se incrementó la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo, mientras que, el resto de las nativas exhibieron el patrón opuesto (Fig. 4.4C). Finalmente, *A. caven* respondió con una disminución en el contenido saturado de agua en el leño

(CSA₁) a medida que aumentaba la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo, mientras que el resto de las nativas exhibieron el patrón opuesto (Fig. 4.4D).

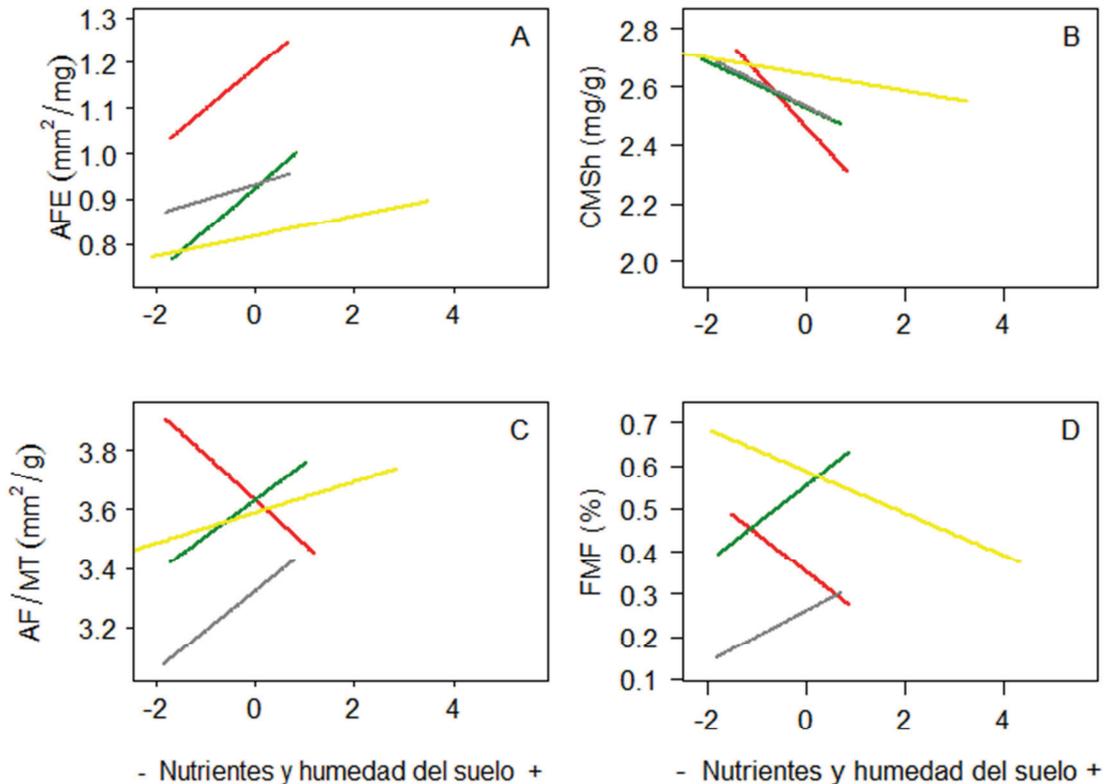


Figura 4.4. Gráficos de norma de reacción de las distintas especies nativas entre el gradiente de disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo y los caracteres funcionales indicadores de la *dimensión del transporte de agua*. (A) AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm^2/mm^2); (B) AF, Área foliar efectiva (mm^2); (C) D_l , Densidad de leño (g/ml); (D) CSA₁, Contenido saturado de agua del leño (%). Línea amarilla: *Lithraea molleoides*; línea gris: *Condalia buxifolia*; línea roja: *Acacia caven*; línea verde: *Celtis ehrenbergiana*.

Con respecto a la plasticidad fenotípica en respuesta al gradiente ambiental de los caracteres relacionados con el *espectro de la economía foliar*, se observó que en el caso del área foliar específica (AFE), *A. caven* y *C. ehrenbergiana*, presentaron una mayor pendiente en respuesta al gradiente ambiental que *C. buxifolia* y *L. molleoides* (Tabla 4.2). Al analizar la dirección de la respuesta de este carácter se observó que todas las nativas aumentaron su área foliar específica (AFE) frente a incrementos en la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (Fig. 4.5A). Con respecto a la pendiente en respuesta del contenido de materia seca foliar (CMS_h) al gradiente ambiental, se observó que fue

significativamente mayor en *A. caven* que en el resto de las nativas y menor en *L. molleoides* (Tabla 4.2). Más allá de estas diferencias en magnitud, todas las especies nativas disminuyeron su contenido de materia seca foliar (CMS_h) frente al incremento en la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (Fig. 4.5B).

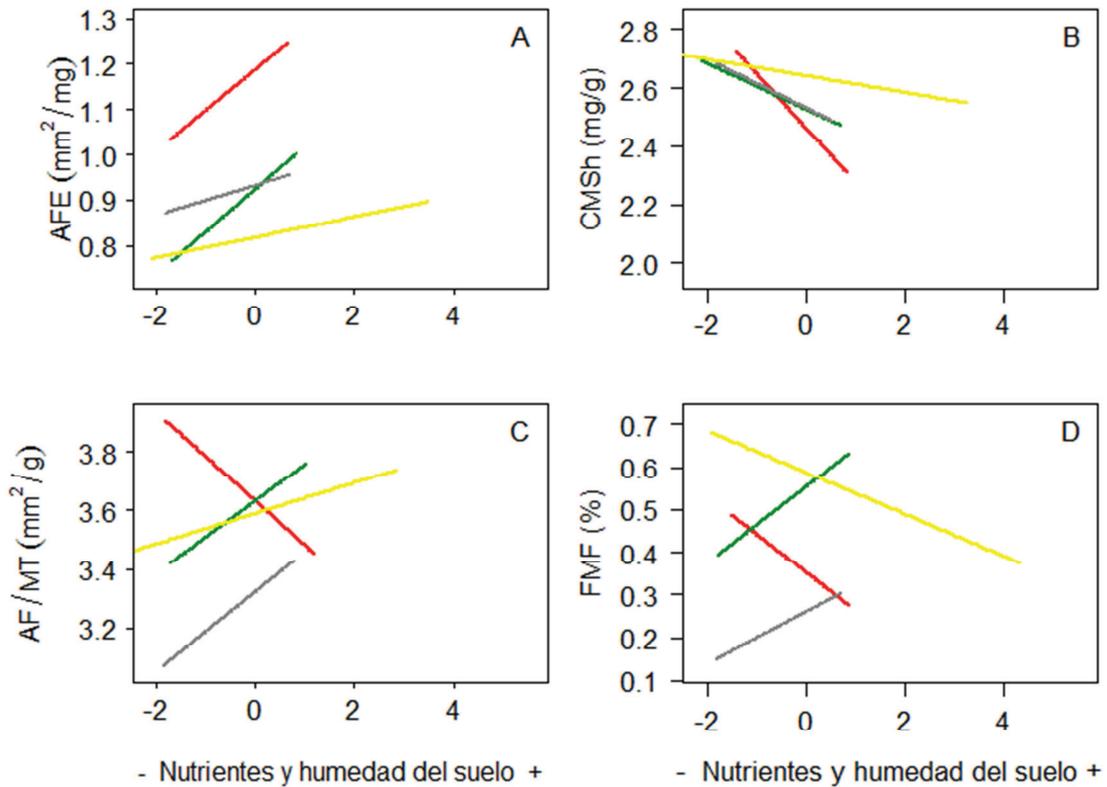


Figura 4.5. Gráficos de norma de reacción de las distintas especies nativas entre el gradiente de disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo y los caracteres funcionales indicadores del espectro de la economía foliar y la inversión en biomasa foliar. (A) AFE, Área foliar específica (mm^2/mg); (B) CMS_h , Contenido de materia seca foliar (mg/g); (C) AF/MT, área foliar total por masa total (mm^2/g); (D) FMF, Fracción de masa foliar (%). Línea amarilla: *Lithraea molleoides*; línea gris: *Condalía buxifolia*; línea roja: *Acacia caven*; línea verde: *Celtis ehrenbergiana*.

Al comparar la respuesta de las especies nativas al gradiente ambiental en los dos caracteres relacionados con la ***inversión en biomasa foliar*** se observaron diferencias tanto en la magnitud de la pendiente (Tabla 4.2) como en la dirección de la respuesta (Fig. 4.5C y D). La nativa *L. molleoides* exhibió una menor pendiente, en ambos caracteres que las demás nativas (Tabla 4.2). Con respecto a la dirección de las respuestas se observó que *A. caven* disminuyó su área foliar total por masa total (AF/MT) frente al incremento de

nutrientes y humedad, mientras que las demás nativas mostraron el patrón opuesto (Fig. 4.5C). Por otra parte *C. ehrenbergiana* y *C. buxifolia* incrementaron los valores de la fracción de masa foliar (FMF) a medida que aumentaba la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo, mientras que *A. caven* y *L. molleoides* mostraron el patrón opuesto (Fig. 4.5D).

¿Las especies invasoras difieren de las nativas en su plasticidad fenotípica? Es decir, ¿la magnitud y dirección de la respuesta varía según sea una especie invasora o una nativa?

En general, las especies invasoras exhibieron una menor plasticidad fenotípica en respuesta al gradiente ambiental que las especies nativas. Este patrón se observó tanto al comparar las pendientes de la norma de reacción de los caracteres (Tablas 4.1 y 4.2; Apéndice 4.3) como los índices de plasticidad (P_{i_v} ; Tabla 4.3; Apéndice 4.2).

Con respecto a la plasticidad fenotípica estimada a partir de las normas de reacción se observó que en todos los caracteres medidos las pendientes eran significativamente mayores en las especies nativas (Tablas 4.1 y 4.2). No obstante, la invasora *P. angustifolia* y la nativa *L. molleoides* fueron la excepción a este patrón general, debido a que estas dos especies mostraron una plasticidad similar al grupo contrario. Es decir, *P. angustifolia* exhibió una plasticidad similar a las nativas en los ocho caracteres, en tanto que *L. molleoides* tuvo valores similares a los del resto de las invasoras (Tablas 4.1 y 4.2). Como se mencionó previamente, aunque la magnitud de la respuesta fuera significativamente mayor en las especies nativas, todas las especies mostraron las mayores respuestas al gradiente ambiental en los caracteres funcionales vinculados a la *dimensión del transporte de agua* (filas en Tablas 4.1 y 4.2).

Con respecto a la plasticidad fenotípica estimada a partir del índice de plasticidad fenotípica (P_{i_v}) se obtuvo un patrón similar al descrito para las normas de reacción. Es decir, en todos los casos en que hubo diferencias significativas entre los índices de plasticidad, las especies invasoras exhibieron valores más bajos que las nativas (Tabla 4.3). Estas diferencias se observaron en algunos de los caracteres individuales vinculados tanto a la *dimensión del transporte de agua* como al *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar*. Pero además, las invasoras tuvieron un índice de plasticidad fenotípica significativamente menor a las nativas al considerar el índice de plasticidad fenotípica (P_{i_v}) correspondiente a la media de todos los caracteres funcionales (Tabla 4.3).

Las diferencias de plasticidad fenotípica entre invasoras y nativas con respecto a la *dimensión del transporte de agua*, se observaron principalmente en la densidad de leño (D_l). En este caso, las especies nativas presentaron un mayor índice de plasticidad fenotípica que las invasoras (Tabla 4.3). El patrón de mayor plasticidad en nativas para responder al gradiente ambiental también fue observado al evaluar las normas de reacción (Tabla 4.1). Excepto por *P. angustifolia* y *L. molleoides*, las pendientes del área foliar efectiva (AF_{efc}), el área foliar total por área de conducción (AF/AC) y la densidad de leño (D_l) y el contenido saturado de agua del leño (CSA_l) fueron mayores en las nativas que en las invasoras (Tabla 4.1).

Tabla 4.3. Comparación de los índices de plasticidad fenotípica a lo largo del gradiente ambiental promedios resultantes de las 4 especies de cada grupo. Se indican los índices de plasticidad fenotípica (Pi_v) para cada carácter individual, para el conjunto de caracteres indicadores de la *dimensión del transporte de agua*, el *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar*; y para el conjunto de todos los caracteres. Índice de plasticidad fenotípica (Pi_v) calculado como (máximo - mínimo) / máximo. *Abreviaturas*, AF/AC , Área foliar total por área de conducción; AF_{efc} , Área foliar efectiva; D_l , Densidad de leño; CSA_l , Contenido saturado de agua del leño AFE , Área foliar específica; CMS_h , Contenido de materia seca foliar; AF/MT , Área foliar total por masa total; FMF , Fracción de masa foliar.

	Índices de plasticidad fenotípica(Pi_v)	
	Invasoras	Nativas
<i>Dimensión del transporte de agua</i>		
AF/AC	$0,8 \pm 0,03$	$0,84 \pm 0,1$
AF_{efc}	$0,65 \pm 0,08$	$0,65 \pm 0,12$
D_l	$0,34 \pm 0,04$	$0,5 \pm 0,08^*$
CSA_l	$0,5 \pm 0,08$	$0,52 \pm 0,15$
Media	$0,57 \pm 0,19$	$0,63 \pm 0,17$
<i>Espectro de la economía foliar</i>		
AFE	$0,41 \pm 0,04$	$0,39 \pm 0,13$
CMS_h	$0,29 \pm 0,08$	$0,56 \pm 0,2^*$
Media	$0,35 \pm 0,09$	$0,47 \pm 0,18$
<i>Inversión en biomasa foliar</i>		
AF/MT	$0,51 \pm 0,09$	$0,64 \pm 0,06^*$
FMF	$0,31 \pm 0,04$	$0,53 \pm 0,1^*$
Media	$0,41 \pm 0,13$	$0,59 \pm 0,10^{**}$
<i>Todos los caracteres</i>		
Media total	$0,48 \pm 0,18$	$0,58 \pm 0,17^{**}$

*, $p \leq 0,05$; **, $p \leq 0,01$ (según Test de Man-Whitney U).

La mayor plasticidad fenotípica de las nativas con respecto al *espectro de la economía foliar*, se observó en el índice de plasticidad fenotípica (Pi_v) para el contenido de materia seca foliar (CMS_h). La media del índice de plasticidad calculada para ambos caracteres del espectro también fue mayor en las especies nativas, aunque esta diferencia no fue estadísticamente significativa (Tabla 4.3). El patrón de mayor plasticidad en nativas para responder al gradiente ambiental también se observó al evaluar las normas de reacción (Tabla 4.2). Excepto por *P. angustifolia* y *L. molleoides*, las pendientes del contenido de materia seca foliar (CMS_h) y área foliar específica (AFE) fueron mayores en las nativas que en las invasoras (Tabla 4.2).

La mayor plasticidad fenotípica de las nativas con respecto a los caracteres indicadores de la *inversión en biomasa foliar*, se observó tanto al considerar los índices individuales y promediados de ambos caracteres (Tabla 4.3) como al comparar las pendientes de las normas de reacción (Tabla 4.2). Nuevamente, *P. angustifolia* y *L. molleoides* se contraponen a este patrón general.

Discusión

Tradicionalmente la plasticidad fenotípica se ha considerado como uno de los principales mecanismos involucrados en determinar la *invasividad* en especies exóticas, debido a que facilitaría la colonización y expansión hacia nuevas áreas en ambientes con una gran heterogeneidad en la disponibilidad de los recursos (Daehler, 2003; Richards et al., 2006; Funk, 2008). Sin embargo, en este capítulo contrariamente a lo esperado, las especies invasoras seleccionadas no exhibieron una elevada plasticidad fenotípica en respuesta al gradiente ambiental. Este resultado concuerda con algunos estudios comparativos realizados en distintos ambientes del mundo, en los cuales las especies invasoras no exhibieron una mayor plasticidad fenotípica que las especies residentes (Peperkorn et al., 2005; Godoy et al., 2011). En el caso de las Sierras Chicas de Córdoba, la plasticidad de las invasoras sería incluso significativamente menor. No obstante, al analizar la plasticidad fenotípica individual de cada especie se observó que no todas de las especies se ajustaron al patrón general. En especial, la invasora *P. angustifolia* exhibió una plasticidad fenotípica similar a las nativas más plásticas, en cambio la nativa *L. molleoides* presentó una plasticidad similar a las invasoras menos plásticas. Más allá de las diferencias en la magnitud de las respuestas, los caracteres relacionados con la *dimensión del transporte de agua* fueron los que exhibieron un mayor grado de plasticidad fenotípica a lo largo del

gradiente ambiental, indistintamente del origen y la identidad de las especies, relegando a segundo plano a los caracteres funcionales asociados con el *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar*. Esta mayor plasticidad general en la *dimensión del transporte de agua*, probablemente se deba a que en las Sierras Chicas de Córdoba el agua sería el recurso que en mayor medida limita la distribución de la vegetación, como consecuencia de la fuerte estacionalidad en las precipitaciones a lo largo del año (De Fina, 1992), las fuertes pendientes y la escasa profundidad de los suelos. En cuanto a la dirección de la respuesta funcional, se observó una diversidad de estrategias funcionales que les permiten ajustarse al gradiente ambiental, tanto entre las especies invasoras como en las nativas. En conjunto, la variabilidad tanto en la magnitud de la plasticidad fenotípica como en la dirección de las respuestas entre las distintas especies pone de manifiesto que existiría una diversidad de mecanismos por el cual las especies invasoras y nativas logran establecerse y expandirse en respuesta a la heterogeneidad ambiental.

¿Plasticidad fenotípica o adaptación local?

Como se ha dicho previamente la plasticidad fenotípica es considerada como uno de los mecanismos con que una especie invasora puede hacer frente a la heterogeneidad ambiental (Daehler, 2003; Richards et al., 2006). Numerosos estudios al comparar a las especies invasoras con las especies nativas y no invasoras han observado que las invasoras exhiben una mayor plasticidad fenotípica en caracteres relacionados con la asignación y uso tanto de recursos como de biomasa, lo cual les permitiría ajustarse rápidamente a la variabilidad en la disponibilidad de los recursos y desplazar a las especies menos plásticas (Daehler, 2003; Niinemets et al., 2003; Burns & Winn, 2006; Funk, 2008; Schumacher et al., 2009; Davidson et al., 2011). No obstante, entre las poblaciones de una especie invasora existiría un mecanismo alternativo por el cual se produce la selección de un fenotipo óptimo adaptado a condiciones ambientales en particular a través del ajuste de ciertas características que le brindan una gran habilidad competitiva en ese ambiente (*hipótesis de la asimilación genética*; Pigliucci et al., 2006; Crispo, 2007). Si este nuevo fenotipo óptimo es exitoso puede ser genéticamente fijado (asimilado) disminuyendo la magnitud en la respuesta de la plasticidad fenotípica a lo largo del gradiente ambiental. Alternativamente, la menor plasticidad fenotípica puede ser el resultado de una preadaptación en su lugar de origen a ciertas características en particular, las cuales durante el evento de colonización se habrían fijado en la nueva población establecida (por ej., a través de un cuello de botella o deriva génica), disminuyendo el pool genético y, por ende,

la plasticidad fenotípica (Sakai et al., 2001). No obstante, en ambos procesos se estaría produciendo una *adaptación local* de un fenotipo en particular a ciertas condiciones ambientales limitando la capacidad de responder plásticamente (Pigliucci et al., 2006). Es interesante analizar los patrones descritos para las invasoras de las Sierras Chicas de Córdoba en este contexto (Pigliucci et al., 2006). Es decir, ¿la baja plasticidad de las invasoras se relacionará con un fenotipo óptimo fijado?

En esta Tesis la menor plasticidad fenotípica con respecto a las nativas se observó en las tres dimensiones/espectros funcionales (la *dimensión del transporte de agua*, el *espectro de la economía foliar* y los caracteres relacionados con la *inversión en biomasa foliar*) y fue particularmente el reflejo de la baja variabilidad que exhibieron en el contenido de materia seca de hoja (CMS_h), la densidad de leño (D_l), el área foliar total por masa total (AF/MT) y la fracción de masa foliar (FMF). Sin embargo, los atributos que exhibieron las invasoras en estos caracteres funcionales están relacionados a una alta tasa tanto de adquisición y uso de recursos, como de crecimiento potencial (Capítulo 3; Reich et al., 2003; Leishman et al., 2007, 2010; Tecco et al., 2010; Zeballos et al., 2014a). Por lo tanto, la baja capacidad de modificar alguno de estos caracteres funcionales estaría limitando la respuesta fenotípica de estas especies al gradiente ambiental (Pigliucci et al., 2006; Palacio-López & Gianoli, 2011), pero por otro lado, podría implicar el desarrollo de un fenotipo óptimo en este ambiente capaz de desplazar competitivamente a las especies residentes de las comunidades que están invadiendo. No obstante, sería interesante abordar esta hipótesis con los experimentos correspondientes (por ej., Gianoli & González-Teuber, 2005). Dos especies, una invasora (*P. angustifolia*) y una nativa (*L. molleoides*) no se ajustaron al patrón general de menor plasticidad fenotípica en las especies invasoras y mayor plasticidad en las especies nativas. *P. angustifolia* presentó una plasticidad fenotípica mayor al resto de las invasoras y, similar a las demás especies nativas, en tanto que *L. molleoides* exhibió una plasticidad fenotípica baja entre las nativas, aunque similar a las demás especies invasoras. De acuerdo a esto se podría interpretar que tanto el desarrollo de una adaptación local a través de un fenotipo óptimo (por ej., *C. australis*, *C. glaucophyllus* y *L. lucidum*, en conjunto con la nativa *L. molleoides*), como la posesión de una elevada plasticidad fenotípica (por ej., la invasora *P. angustifolia* y las nativas *A. caven*, *C. ehrenbergiana* y *C. buxifolia*) podrían ser mecanismos no excluyentes de las leñosas dominantes de las Sierras Chicas de Córdoba, ya sean invasoras o nativas. En el contexto de la sucesión de las comunidades vegetales este resultado tiene implicancias significativas. Por ejemplo, *P. angustifolia* a través de su elevada plasticidad fenotípica

podría ajustarse a diferentes condiciones ambientales y, una vez establecida generaría ciertas condiciones microclimáticas que favorecería el reclutamiento de otras especies invasoras menos plásticas, en especial de la invasora *L. lucidum* (Crooks, 2002; Tecco et al., 2006, 2007).

A grandes rasgos, entre las especies invasoras se observaron dos respuestas funcionales a lo largo del gradiente ambiental. Por un lado, *C. australis*, *C. glaucophyllus* y *L. lucidum*, no modificarían significativamente sus estrategias funcionales a lo largo de gradiente ambiental, como consecuencia de su baja plasticidad fenotípica, pero alternativamente se observó que poseen ciertos atributos que permitirían una alta tasa de adquisición y uso de recursos (Capítulo III); y, por ende, una gran habilidad competitiva, lo cual podría estar relacionado con un proceso de adaptación local (Pigliucci et al., 2006; Crispo, 2007). Por otro lado, *P. angustifolia* sí modificaría significativamente sus estrategias funcionales a lo largo de gradiente ambiental, debido a su mayor plasticidad fenotípica, en tanto que se observó que exhibe ciertos atributos similares a las especies nativas (Capítulo III). En particular, la capacidad de esta especie para ajustar su fenotipo frente a un incremento en la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo consistió en disminuir la eficiencia de su sistema de conducción (a través de un aumento en la densidad de leño) pero, además, disminuyó los mecanismos que permitirían tolerar algún evento ocasional de estrés hídrico, al disminuir el área foliar por área de conducción (AF/AC) y el contenido saturado de agua en el leño (CSA₁). De esta forma, estaría limitando su capacidad de amortiguar el efecto de un aumento del déficit de presión de vapor a través de un aumento en la abscisión de las hojas y/o la liberación de una mayor cantidad del agua almacenada en sus tejidos al sistema de conducción (Bhaskar & Ackerly, 2006; Bucci et al., 2012). No obstante, la elevada plasticidad observada en todos los caracteres indicadores de la *dimensión del transporte de agua* permitiría a esta especie ajustar rápidamente su fenotipo en respuesta a la heterogeneidad ambiental.

En resumen, entre las principales especies invasoras de las Sierras Chicas de Córdoba no existiría un único mecanismo con el cual las especies se relacionan con la variabilidad ambiental. Al contrario, se observó que los atributos funcionales de las invasoras *C. australis*, *C. glaucophyllus* y *L. lucidum* no variaron a lo largo del gradiente ambiental, lo cual sugiere que estas especies habrían desarrollado un fenotipo óptimo ajustado a ambientes con una gran disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (Pigliucci et al., 2006; Crispo, 2007). En cambio, *P. angustifolia* se ajustaría a la heterogeneidad ambiental a través del desarrollado de una gran plasticidad fenotípica. Las

mismas inferencias podrían ser aplicadas a las especies nativas estudiadas. Es decir, la falta de plasticidad fenotípica de *L. molleoides* podría ser el reflejo de un fenotipo óptimo a lo largo de toda el área de estudio (Pigliucci et al., 2006; Crispo, 2007). En cambio, las nativas, *A. caven*, *C. ehrenbergiana* y *C. buxifolia*, responderían a la heterogeneidad ambiental a través del desarrollo de una gran plasticidad fenotípica.

Indistintamente del origen de las especies, las respuestas en las estrategias funcionales a lo largo del gradiente ambiental se observaron, principalmente, en los caracteres relacionados a la *dimensión del transporte de agua*, que fueron los más plásticos entre todas las especies. En cambio, los indicadores del *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar* tendrían una menor implicancia en la capacidad que tienen las especies para ajustarse al gradiente ambiental, como consecuencia de su baja plasticidad fenotípica. Esto podría ser consecuencia de que en las Sierras Chicas de Córdoba la disponibilidad de agua en el sistema es uno de los recursos más importantes que limita la distribución de la vegetación debido a la gran estacionalidad de las precipitaciones (De Fina, 1992). Un resultado similar fue observado por Premoli & Brewer, (2007) en especies leñosas a lo largo de un gradiente de altitud en los bosques andinos patagónicos. En este caso, la tasa de fotosíntesis y ciertos atributos morfológicos relacionados con la asimilación de carbono no exhibieron una respuesta plástica como consecuencia de un proceso de adaptación local de las poblaciones a distintas altitudes, mientras que los caracteres relacionados al transporte y uso del agua experimentaron una respuesta plástica inducida por el ambiente (Premoli & Mathiasen, 2011). En conjunto estos resultados resaltarían la importancia de los caracteres relacionados al transporte del agua, un aspecto poco abordado al comparar especies leñosas invasoras con las residentes de una comunidad (Funk, 2013; Ordonez & Olf, 2013). En particular, entre los distintos caracteres relacionados a la *dimensión del transporte de agua*, la relación área foliar por área de conducción (AF/AC) fue la variable con el mayor grado de plasticidad entre todas las especies, tanto al analizar las pendientes de las normas de reacción como los índices de plasticidad fenotípica (P_i). La importancia de que este carácter sea el más plástico podría relacionarse en que permitiría a las especies ajustarse a los cambios en la disponibilidad del agua en el ambiente sin modificar su sistema de conducción, lo cual sería más costoso energéticamente (Bhaskar & Ackerly, 2006; Bucci et al., 2012). Es decir, en general la mayor resistencia hidráulica al flujo de agua desde el suelo a la atmósfera suele encontrarse en las hojas (Nardini & Salleo, 2000; Sack & Holbrook, 2006; Pratt et al., 2010), por ende, una disminución en la superficie foliar permitiría operar de tal manera que se asegure un

suministro constante de agua como respuesta a la alta demanda evaporativa de la atmósfera y, de esta forma, mantener el sistema de conducción con una baja caída en la conductividad hidráulica (por ej., pérdida de conductividad por cavitación; Mencuccini & Grace, 1995; Bhaskar et al., 2007). Al contrario, al disminuir la demanda evaporativa en la atmósfera, un aumento en la superficie foliar permitiría rápidamente aumentar la ganancia de carbono y, por lo tanto, la tasa de crecimiento (Grady et al., 2013). En consecuencia, una mayor capacidad de modificar el área foliar por área de conducción (AF/AC) permitiría a las plantas ajustarse rápidamente a los cambios en la demanda evaporativa a través de una respuesta homeostática, la cual preservaría la funcionalidad del sistema de conducción con un bajo costo energético (Mencuccini & Grace, 1995; Maseda & Fernández, 2006; Bhaskar et al., 2007). Por lo tanto, la plasticidad en atributos vinculados al agua cobra especial relevancia bajo un escenario de cambio climático mundial (IPCC, 2007; Rockström et al., 2009). En particular, se predice para fines del siglo XXI un incremento tanto las precipitaciones como las temperaturas en el centro de la Argentina (Nuñez, 2007a), los cuales ya han sido registrados en América del Sur en las últimas cuatro décadas al sur de los 20° S (Nuñez, 2007b). En consecuencia, se plantea un escenario de mayor disponibilidad de agua en el sistema, el cual permitiría que las especies invasoras que han desarrollado un fenotipo óptimo a estas condiciones ambientales persistan y aumenten su abundancia (Matesanz et al., 2010).

Si bien la dirección de las respuestas al gradiente ambiental entre los distintos caracteres funcionales no fue homogénea entre las distintas especies, sí se observó un patrón común en los caracteres funcionales medidos a un nivel de organización de hoja. Es decir, a diferencia de los caracteres medidos a un nivel superior (por ej., ramas), los caracteres medidos en hojas (AF_{efc} , AFE y CMS_h), respondieron en la misma dirección a lo largo del gradiente ambiental independientemente del origen, especie y dimensión/espectro funcional a la que pertenecieron. En este caso, todas las especies respondieron con un aumento en su capacidad de fijar carbono, a través de un aumento en el área foliar específica (AFE) y una disminución en el contenido de materia seca de hoja (CMS_h) a medida que se incrementó la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (Fernández & Reynolds, 2000). Al contrario, al analizar los caracteres funcionales que involucran un nivel de organización con una jerarquía superior al foliar, en este caso, a un nivel de organización de rama (AF/AC , D_l , CSA_l , AF/MT y FMF), se observaron distintos patrones en la dirección de las respuestas a lo largo del gradiente ambiental. En este nivel de organización más complejo interactúan distintos caracteres asociados a una o más

funciones (*modularidad funcional*; Klingenberg, 2008), organizados con una estructura y función semiautónoma (Kroon et al., 2005; Klingenberg, 2008). Esta interacción entre caracteres con una funcionalidad semiautónoma permitiría que distintas especies en respuesta a los mismos cambios ambientales modifiquen diferentes aspectos de su fenotipo, pero finalmente exhiban estrategias funcionales similares (Young et al., 2007). En consecuencia, este podría ser el motivo por el cual no se ha observado un patrón único en respuesta al gradiente ambiental, ya que existiría una diversidad de estrategias para adaptarse a los cambios inducidos por el ambiente, las cuales dependerán del nivel de organización en el que se mida al carácter funcional (Kroon et al., 2005; Maseda & Fernández, 2006).

Consideraciones finales

En las Sierras Chicas de Córdoba tres de las principales especies leñosas invasoras que dominan los remanentes de vegetación próximos a urbanizaciones exhibirían una menor plasticidad fenotípica que las especies leñosas nativas dominantes, pero exhibirían ciertos atributos que les brindarían una mayor tasa de crecimiento (Capítulo III, Tecco et al., 2010, 2013; Zeballos et al., 2014a). Las características de estas tres invasoras (*C. australis*, *C. glaucophyllus* y *L. lucidum*) podrían estar indicando que estas especies leñosas invasoras dominantes habrían sufrido un proceso de asimilación genética por el cual, hoy en día, se observa un fenotipo óptimo adaptado a condiciones ambientales específicas (Duglosch & Parker, 2008), proceso que estaría limitando la respuesta fenotípica de estas especies al gradiente ambiental (Pigliucci et al., 2006; Palacio-López & Gianoli, 2011). Es decir, la *invasividad* de estas tres especies leñosas invasoras que dominan distintos ensambles de leñosas del Bosque Serrano (*ver* Capítulo II) estaría basada en una ventaja constitutiva (*ver* Capítulo III), la cual probablemente evolucionó en el nuevo hábitat, más que en una mayor plasticidad fenotípica (Godoy et al., 2011; Palacio-López & Gianoli, 2011). No obstante, no todas las especies invasoras exhibirían el mismo comportamiento. En especial, la invasora *P. angustifolia* se asemejaría funcionalmente a las nativas tanto en sus caracteres medios (*ver* Capítulo III) como en su alta plasticidad fenotípica. Esto le permitiría establecerse en gran diversidad de ambientes (*ver* Tabla 2.1). El impacto a largo plazo de este resultado sería, entre otros, que *P. angustifolia* genere ciertas condiciones microclimáticas en los lugares que se establece que faciliten el reclutamiento de las especies invasoras que no exhibieron una respuesta plástica (Tecco et al., 2006, 2007). Por

lo tanto, a escala del paisaje se produciría, a mediano y largo plazo, un progresivo avance y dominancia de las especies invasoras que han desarrollado un fenotipo óptimo en los ambientes que por sí mismas no podrían colonizar. No obstante, esta tendencia debería ser corroborada con un experimento de jardín común o trasplante recíproco.

Hay que destacar que a diferencia de la mayoría, sino todos, los estudios que evalúan la plasticidad fenotípica *sensu stricto*, la aproximación *sensu lato* de la plasticidad fenotípica abordada en este estudio, suministra información en el contexto ecológico en que se desarrollan las especies. Al contrario, los estudios con una la aproximación *sensu stricto* son realizados en condiciones controladas en invernaderos o jardines comunes (Gianoli & Valladares, 2011), evaluando la respuesta de las especies bajo condiciones ambientales contrastantes de temperatura, luz, nutrientes o agua, de forma independiente (Hulme, 2008). Si bien esta manera de valorar la plasticidad fenotípica ha permitido entender diversos aspectos de los mecanismos involucrados, tiene la desventaja de simplificar el estudio de la plasticidad fenotípica. La aproximación *sensu lato* adoptada en esta Tesis, si bien no refleja acabadamente el valor adaptativo ni los mecanismos involucrados en determinar la plasticidad fenotípica, suministra información acerca del grado y el patrón de plasticidad fenotípica (*pero ver más abajo*), así como también de sus diferencias entre las especies evaluadas, en respuesta a un gradiente ambiental real, en el cual interactúa una multiplicidad de factores simultáneamente. En consecuencia, este enfoque puede contribuir a la comprensión de la importancia ecológica de la plasticidad fenotípica, poniendo un mayor énfasis en el fenotipo y en la representatividad de la muestra genotípica, y de esta manera lograr la identificación de los patrones generales de la plasticidad fenotípica en la naturaleza (Funk, 2008; Hulme, 2008; Palacio-López & Gianoli, 2011; Gianoli & Valladares, 2012).

Finalmente, vale destacar que las inferencias de plasticidad fenotípica realizadas en este capítulo a partir de la variabilidad funcional observada a lo largo de los gradientes ambientales deberían sustentarse con experimentos complementarios. Por ejemplo, mediante trasplantes recíprocos o a través de comparaciones entre plantas que crecen en condiciones naturales y otras crecidas en un ambiente común. Este tipo de aproximaciones permitirían evaluar si las respuestas fenotípicas de las distintas especies al gradiente ambiental son plásticas o son el reflejo de adaptación local del fenotipo a los distintos ambientes del gradiente estudiado, como resultado de selección fenotípica divergente. Asimismo, estudios de selección fenotípica permitirían evaluar si dichas respuestas son adaptativas (Stanton et al., 2000; Caruso et al., 2003; Etterson, 2004).

Discusión general

En la actualidad las invasiones biológicas no sólo son uno de los principales factores de cambio ambiental global (Dukes & Mooney, 1999; Sala et al., 2000; Rockström et al., 2009), sino que además, como consecuencia del cambio climático global, persisten o amplían su rango de distribución en áreas donde las condiciones ambientales no les eran favorables (Nuñez, 2007a, b; Walther et al., 2009; Bellard et al., 2013). Por lo tanto, es de fundamental importancia comprender los mecanismos involucrados en determinar que una especie logre una invasión exitosa (Levine et al., 2003). En particular, los estudios a escala local son necesarios para comprender cómo las especies invasoras responden al cambio climático de una forma más precisa (Thuiller et al., 2005; Milbau et al., 2009; Valladares et al., 2014). A esta escala de análisis, las características del ambiente y de las especies tanto invasoras como nativas son los principales factores involucrados en determinar el éxito de una invasión (Theoharides & Dukes, 2007; Catford et al., 2009; Milbau et al., 2009). Es decir, la presencia y abundancia de las especies dependerían en forma simultánea tanto de las características de las especies invasoras y residentes como de su ajuste a las condiciones ambientales del sitio (Leishman et al., 2010; Ordonez & Olff, 2013) y en consecuencia ambos factores deberían ser incorporados conjuntamente en los estudios de invasiones biológicas. La presente Tesis pretende aportar en este sentido, al indagar en cómo los patrones de distribución de las especies leñosas invasoras de las Sierras Chicas de Córdoba están influenciados por las diferencias en las estrategias funcionales entre invasoras y nativas y/o en la capacidad de ajustar sus estrategias funcionales en respuesta a la heterogeneidad en la disponibilidad de recursos propia de un ambiente serrano.

En parcial acuerdo a la hipótesis general de esta Tesis, la distribución y dominancia de leñosas invasoras en ambientes serranos con una alta presión de propágulos y alta heterogeneidad ambiental se relacionaría con una diferenciación funcional con respecto a las especies nativas. Pero contrariamente a lo postulado en la mayoría de los casos no sería el resultado de una mayor plasticidad fenotípica para ajustarse al ambiente. Es decir, en general la dominancia de las especies leñosas invasoras estudiadas no se relacionaría con una elevada plasticidad fenotípica sino con una ventaja constitutiva, determinada por una mayor eficiencia en el transporte del agua e inversión en biomasa foliar que las especies nativas. Resultados similares se han observado en estudios recientes en los cuales las especies invasoras no exhiben una mayor plasticidad fenotípica que las especies nativas (Peperkorn et al., 2005; Godoy et al., 2011; Palacio-López & Gianoli, 2011), sino que,

poseen ciertos atributos que les confieren una mayor habilidad competitiva (Godoy et al., 2011, 2012). Esta diferenciación funcional con las especies nativas, les brindaría una ventaja competitiva a las especies invasoras en ambientes con una mayor disponibilidad de recursos, lo cual se condice con la segregación espacial observada entre las distintas comunidades de leñosas. Es decir, las invasoras estudiadas están dominando las comunidades leñosas principalmente en aquellos ambientes con una mayor disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (*ver* Capítulo II). No obstante, la invasora *Pyracantha angustiolia* constituye una excepción a este patrón general, ya que, por un lado, domina comunidades leñosas en ambientes con una menor disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo (*ver* Capítulo II), y, por otro lado, presenta características funcionales y una plasticidad fenotípica similar a algunas especies nativas (*ver* Capítulos III y IV). Esto suma evidencias a la existencia de estrategias alternativas entre las leñosas invasoras que coexisten en la región (Tecco et al., 2013). En particular, la estrategia de seguridad en el transporte del agua con una baja inversión en biomasa foliar sumado a la elevada plasticidad fenotípica de *P. angustiolia* le conferiría la capacidad de establecerse en ambientes con una menor disponibilidad de recursos, a diferencia de las demás invasoras con estrategias que las benefician en condiciones de mayor disponibilidad de recursos. La existencia de estas dos estrategias condicionaría los patrones de distribución y expansión de las invasoras impactando en la dinámica de las comunidades vegetales de las Sierras Chicas de Córdoba. La mayor eficiencia en el transporte del agua y la gran inversión en biomasa foliar podría incrementar la expansión en el paisaje de las invasoras en el contexto de cambio climático mundial (Nuñez, 2007a, b; IPCC, 2007; Rockström et al., 2009), en especial en los ambientes con una mayor disponibilidad de recursos. Más aun, la capacidad de ajustarse a condiciones de menor disponibilidad de recursos permitiría la colonización y/o persistencia en condiciones menos favorables. En conjunto, los patrones observados en esta Tesis plantearían un escenario en el cual las especies invasoras persistirían y ampliarían sus rangos de distribución hacia nuevas áreas (Matesanz et al., 2010) con el potencial de transformarse en las especies dominantes del Bosque Serrano (Hoyos et al., 2010; Giorgis, 2011; de la Casa et al., 2006), debido a que desplazarían competitivamente, o impedirían la regeneración, de las especies nativas.

“Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en las Sierras Chicas de Córdoba, Argentina: su relación con factores ambientales locales”

A escala regional se ha observado que la invasión por especies leñosas está fuertemente asociada con la alta presión de propágulos que supone la proximidad a caminos y centros poblados (Colautti et al., 2006; Hoyos et al., 2010; Gavier-Pizarro et al., 2010, 2012; Giorgis et al., 2011b). Sin embargo, las características del ambiente al que arriban dichos propágulos constituye un filtro que opera a escala local y condiciona el establecimiento y éxito de una invasión (Alpert, 2000; Catford et al., 2009). En efecto, a esta escala, las condiciones físicas del ambiente adquieren gran importancia como estructuradores de la distribución de la vegetación (Woodward, 1987). En este sentido y de acuerdo con la primera predicción, se observó una segregación espacial en la distribución de la vegetación leñosa. Su relación con características ambientales contrastantes sugiere que esta se relacionaría con una capacidad diferencial de las especies para utilizar los recursos disponibles en los distintos ambientes. Las cinco comunidades de leñosas identificadas se asociaron a condiciones ambientales particulares y estuvieron en su mayoría dominadas por alguna de las cuatro leñosas invasoras estudiadas (Fig. 2.1). A su vez, las dos comunidades dominadas o codominadas por nativas (matorrales y bosques de *Condalia buxifolia* y *Lithraea molleoides*), no sólo se encontraron invadidas por leñosas exóticas (Tabla 2.1) sino que se asociaron a condiciones ambientales similares a alguna de las comunidades dominadas por especies invasoras (Tabla 2.3). De acuerdo con los patrones observados, la dinámica de la vegetación a escala local estaría siendo significativamente afectada por las leñosas exóticas invasoras, conformando ensambles leñosos dominados por distintas especies exóticas invasoras que estarían desplazando a las nativas. La aparente segregación ambiental observada, sugiere que las especies invasoras tienen una capacidad potencial para establecerse en casi todos los ambientes en las Sierras Chicas de Córdoba, variando la identidad de la invasora.

“Comparación funcional de especies leñosas invasoras y nativas a lo largo del espectro de la economía foliar, la dimensión del transporte de agua y ciertos caracteres indicadores de la inversión en biomasa foliar”

La comparación entre especies invasoras y nativas de una comunidad o ecosistema basada en caracteres funcionales relacionados con la adquisición y uso de recursos ha permitido

avanzar en la comprensión de los mecanismos que están por detrás de los procesos de invasión (Leishman et al. 2010; Ordonez et al., 2010; Tecco et al., 2010). En particular, se ha observado que el éxito de una especie invasora estaría relacionado, en parte, a cómo sus atributos coinciden o se diferencian de los de las especies nativas con las que coexisten (Hutchison, 1959; Keddy, 1992; Smith & Knapp, 2001; Pokorny et al., 2005; Lambdon et al., 2008). Tanto en el Bosque Serrano como en otros ecosistemas del mundo se ha observado que las especies invasoras se diferenciarían de las especies nativas al exhibir un conjunto de atributos funcionales que determinan una mayor tasa de adquisición y uso de recursos (Stratton et al., 2000; Gurvich et al., 2005; Leishman et al. 2007, 2010; Ordonez et al., 2010; Tecco et al., 2010; Zeballos et al., 2014a). En este sentido y de acuerdo a la segunda predicción, a pesar de que se observó un patrón general, en el cual las especies leñosas invasoras evaluadas exhibieron ciertos atributos que permiten una mayor tasa de adquisición y uso de recursos que las especies nativas, no todas las invasoras presentaron el mismo síndrome funcional. Principalmente, la diferenciación funcional entre invasoras y nativas estuvo determinada por los caracteres vinculados a la *dimensión del transporte de agua* y a la *inversión en biomasa foliar*, mientras que, el *espectro de la economía foliar* tuvo una relevancia secundaria. Este patrón podría ser el reflejo de la fluctuación temporal en la disponibilidad de agua en las Sierras Chicas de Córdoba, con una marcada estación seca invernal (De Fina, 1992), que habría estructurado los atributos funcionales de su vegetación, particularmente aquellos vinculados con la *dimensión del transporte de agua*. En particular, las especies nativas se caracterizaron por una baja capacidad de conducir agua (*estrategia de seguridad*) y una baja inversión en biomasa, lo cual reflejarían su adaptación y ajuste a la sequía estacional del sistema. El costo de dicha estrategia es que no permite incrementar la adquisición de agua en los períodos de lluvias, principalmente debido a restricciones biofísicas en su sistema de conducción (Schwinning & Sala, 2004). Este excedente de agua en la estación de lluvias podría interpretarse como un nicho vacante ocupando una ventana temporal, que sería aprovechado por las especies invasoras (Davis et al., 2000; Shea & Chesson, 2002; Hierro et al., 2005; Silvertown et al., 2014). Al exhibir ciertos atributos que maximizan la capacidad de conducción de agua (*estrategia de eficiencia*), las especies invasoras podrían capitalizar los pulsos de agua en la temporada de lluvia (Schwinning & Sala, 2004), lo cual favorecería su establecimiento en el ecosistema invadido (Chesson et al., 2004; Silvertown et al., 2014). Además, las especies invasoras tendrían una aptitud diferencial a la nativas dada por la mayor *inversión en biomasa foliar*, la cual les conferiría una ventaja competitiva que eventualmente podría conducir al

desplazamiento de las nativas (MacDougall et al., 2009). Más aun, es posible que el proceso de invasión de estas especies se haya incrementado como consecuencia del aumento en las precipitaciones que ha ocurrido desde mediados del siglo pasado (de la Casa et al., 2006).

A pesar de este patrón general de diferenciación funcional, también se observó cierta superposición entre algunas nativas y la invasora *P. angustifolia*. Además, esta especie se diferenció de las demás invasoras, principalmente en atributos vinculados al *espectro de la economía foliar* (Fig. 3.2), sumando evidencias a que no existiría un síndrome funcional único entre las especies invasoras que dominan ensamblajes leñosos del Bosque Serrano de Córdoba (Pyšek & Richardson, 2007; Tecco et al., 2013). La existencia de más de una estrategia funcional entre las especies invasoras les permitiría utilizar los recursos de manera diferenciada lo cual redundaría en una mayor diversidad de ambientes invadidos (por ej., Capítulo II; Zeballos et al., 2014; Silvertown et al., 2014).

“Plasticidad fenotípica de especies leñosas invasoras y nativas a lo largo de un gradiente local de disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo”

La plasticidad fenotípica es considerada como uno de los principales mecanismos con los que una especie invasora hace frente a la heterogeneidad ambiental en los sitios donde invade (Alpert, 2000; Daehler, 2003). En este sentido, distintos estudios han observado que las invasoras a través de una gran plasticidad fenotípica se adaptarían rápidamente a la heterogeneidad en la disponibilidad de los recursos en las comunidades que invaden e incluso podrían desplazar a las especies menos plásticas (Niinemets et al., 2003; Burns & Winn, 2006; Funk, 2008; Schumacher et al., 2009; Davidson et al., 2011). Sin embargo, los principales resultados del Capítulo IV contradicen de forma parcial estos antecedentes y a la tercera predicción de esta Tesis, debido a que se observó que las especies invasoras presentan en general una baja plasticidad fenotípica. Por el contrario, las especies nativas sí mostraron una gran plasticidad fenotípica en respuesta a la heterogeneidad ambiental del sistema modificando algunos de sus atributos vinculados al transporte del agua. Esto indica que las especies invasoras tendrían una baja capacidad de modificar sus estrategias funcionales para adaptarse a la heterogeneidad ambiental de las Sierras Chicas de Córdoba. No obstante, esta baja plasticidad fenotípica podría ser el resultado de una preadaptación en su lugar de origen a ciertas características en particular o del desarrollo de un fenotipo

óptimo a ciertas condiciones ambientales, ambos procesos disminuirían la variabilidad genética (Sakai et al., 2001; Palacio-López & Gianoli, 2011), limitando la plasticidad fenotípica (Pigliucci et al., 2006), pero seleccionando una alta capacidad competitiva en determinadas condiciones ambientales. En este sentido, las invasoras al poseer ciertos atributos medios relacionados con una alta tasa de adquisición y uso de recursos (*ver* Capítulo III; Leishman et al., 2007, 2010; Tecco et al., 2010; Zeballos et al., 2014a), tendrían el potencial de desplazar competitivamente a las especies residentes en ambientes con una gran disponibilidad de recursos. Nuevamente, la excepción a este patrón general fue la invasora *P. angustifolia*, que exhibió una plasticidad fenotípica similar a las nativas más plásticas, lo cual le permitiría establecerse en un amplio rango de condiciones ambientales. Es decir, tanto en términos de estrategias funcionales (*ver* Capítulo III) como de plasticidad fenotípica (*ver* Capítulo IV), existiría más de un mecanismo que permite a una invasora establecerse y dominar las comunidades leñosas a lo largo de los gradientes ambientales que caracterizan el Bosque Serrano. Esto tendría implicancias directas en la dinámica de las comunidades invadidas (*ver más abajo*; Horn, 1975; Simberloff & Holle, 1999; Tecco et al., 2006).

“La dominancia de las principales invasoras en una región de las Sierras Chicas de Córdoba sería explicada por mecanismos alternativos que involucran una adaptación local o una elevada plasticidad fenotípica”

En esta Tesis se ha observado un patrón general que es recurrente en la bibliografía de ecología de invasiones, sobre todo en estudios con un enfoque comparativo entre especies invasoras y residentes de una comunidad/ecosistema en base a características funcionales relacionadas con la adquisición y uso de recursos (Leishman et al., 2007, 2010; Tecco et al., 2010, 2013; Ordóñez et al., 2010; Zeballos et al., 2014a). Es decir, al comparar el conjunto de especies invasoras y nativas, sin discriminar según la identidad de las especies, las invasoras se diferencian de las nativas en ciertos atributos que determinan una ventaja competitiva de las primeras sobre las segundas (Grotkopp et al., 2002; Burns, 2006; Grotkopp & Rejmánek 2007). Sin embargo, los patrones de diferenciación descritos en esta Tesis reflejan la importancia de mantener la identidad de cada una de las especies en los estudios comparativos entre especies invasoras y residentes de una comunidad/ecosistema. Principalmente, debido a que las especies invasoras no exhibieron

un único mecanismo con el cual se establecerían y expandirían en las Sierras Chicas de Córdoba. En este sentido, entre las especies invasoras se observaron dos mecanismos alternativos. Por un lado, las invasoras *Celtis australis*, *Cotoneaster glaucophyllus* y *Ligustrum lucidum* no tendrían la capacidad de modificar sus estrategias funcionales a lo largo del gradiente ambiental debido a su baja plasticidad fenotípica (*ver* Capítulo IV). No obstante, tendrían una estrategia funcional de mayor eficiencia en el transporte del agua y mayor inversión en biomasa foliar que les conferiría mayores tasas de crecimiento que las especies nativas (Vander Willigen & Pammenter, 1998; Reich et al., 2003; Grady et al., 2013), sobre todo en ambientes con alta disponibilidad de recursos (*ver* Capítulo III) promoviendo su dominancia en dichos ambientes (*ver* Capítulo II). Es decir, este conjunto de invasoras eficientes (*C. australis*, *C. glaucophyllus* y *L. lucidum*) expresarían un fenotipo óptimo adaptado a los ambientes con una mayor disponibilidad de recursos (Pigliucci et al., 2006; Crispo, 2007; Palacio-López & Gianoli, 2011), en los cuales tendrían una ventaja competitiva sobre las especies nativas. El segundo mecanismo sería el descrito para la invasora *P. angustifolia*. Esta invasora presentó una estrategia funcional más conservadora y segura en la adquisición y uso de recursos que las demás invasoras, pero con una mayor plasticidad fenotípica, lo cual permitiría que esta especie modifique sus atributos funcionales en respuesta a los gradientes ambientales (*ver* Capítulo IV). De ahí que esta especie tendría el potencial de establecerse y dominar en una gran diversidad de ambientes (*ver* Tabla 2.1), incluyendo aquellos con una baja disponibilidad de recursos (Funk, 2008), como los pajonales (*ver* Capítulo II). Además, la estrategia funcional que exhibió *P. angustifolia*, la cual es similar a algunas especies nativas y se diferencia de las demás invasoras seleccionadas le brindaría la capacidad de colonizar sitios con una baja disponibilidad de recursos y, a su vez, determinaría una mayor tasa de crecimiento que las especies nativas a las cuales podría desplazar competitivamente. En conjunto, la existencia de estos dos mecanismos alternativos de invasión en las Sierras Chicas de Córdoba plantea un escenario en el cual las distintas especies invasoras desplazarían paulatinamente a las especies nativas transformándose en las especies dominantes del Bosque Serrano independientemente de la disponibilidad de recursos en el ambiente.

Los dos mecanismos de invasión mencionados para las especies invasoras podrían también usarse análogamente para interpretar las diferencias entre las especies nativas. Es decir, al igual que las invasoras con una estrategia de eficiencia en el transporte del agua y con una gran inversión en biomasa foliar, *L. molleoides* mostró una baja capacidad de modificar su estrategia funcional, como consecuencia de su baja plasticidad fenotípica (*ver*

Capítulo III y IV), pero exhibió una mayor eficiencia en el transporte del agua que las demás nativas y dominó las comunidades de los ambientes con una mayor disponibilidad de recursos (*ver* Capítulo II y III). Es decir, esta especie también podría haber desarrollado un fenotipo óptimo adaptado a las condiciones de mayor disponibilidad de recursos, en las cuales, por su estrategia funcional, tendría una mayor habilidad competitiva que el resto de las especies nativas (*ver* Capítulo III). Por otro lado, las demás especies nativas, al igual que *P. angustifolia*, serían más seguras en su sistema de conducción pero lo compensarían con una alta plasticidad fenotípica vinculada al transporte del agua.

Implicancias para la conservación

Dada la creciente problemática ambiental que supone el reemplazo de remanentes de Bosque Serrano por comunidades dominadas por leñosas invasoras, es importante identificar áreas prioritarias a proteger y restaurar, centrándose en determinados sectores, fisonomías y comunidades florísticas, con el objetivo de garantizar determinados servicios ecosistémicos (por ej., protección de cuencas hídricas). Si bien el diseño experimental de esta Tesis no fue realizado con el objetivo de responder preguntas vinculadas a la restauración y conservación del sistema, algunos patrones observados podrían ser de relevancia a estos fines. En particular, el patrón de segregación ambiental observado entre las especies invasoras constituiría información útil en el diseño de un programa de control de especies invasoras. Por ejemplo, se podrían priorizar las acciones de control en los distintos ambientes donde son dominantes, como en los sitios con una mayor humedad en el suelo. No obstante, dado que los programas de erradicación de especies exóticas son muy costosos y laboriosos (Mark & Dickinson, 2008), se sugiere como prioritario la implementación de un programa de manejo centrado en el control de *L. lucidum*, la principal invasora de las Sierras Chicas de Córdoba (Giorgis et al., 2011b; Gavier-Pizarro et al., 2012). En este sentido, a partir de los patrones descritos en esta Tesis, sería conveniente focalizarse en dos áreas, los pajonales y las laderas con orientación sur. En los pajonales sería necesario erradicar localmente a la especie *P. angustifolia*, ya que una vez establecida generaría ciertas condiciones microclimáticas que favorecería el reclutamiento de otras especies invasoras, en especial de *L. lucidum* (Simberloff & Holle, 1999; Mack, 2003; Tecco et al., 2006, 2007). De esta forma se impediría que *L. lucidum* se establezca en ambientes que por su propia estrategia funcional le son adversos y, se restablecerían las comunidades de *C. buxifolia*. La importancia de focalizar programas de control en laderas

con orientación al sur, se debe a que es el tipo de ambiente donde *L. lucidum* tendría, al menos en la actualidad, su mayor desarrollo. Al controlar su reclutamiento en estos ambientes, se facilitaría la recuperación de bosques de *L. molleoides*, al tiempo que se disminuiría la principal fuente de propágulos de *L. lucidum* desde esos bosques hacia otras áreas que le son menos favorables, como los pajonales y matorrales. Vale destacar que la planificación de una restauración del sistema serrano debe tener en cuenta el legado edáfico que conlleva la dominancia de una invasora, aún luego de erradicarla localmente (Marchante et al., 2009; Grman & Suding, 2010). En este sentido, los impactos ecosistémicos de las invasiones sobre la biota del suelo, el ciclado de nutrientes y otros procesos asociados, son difíciles de predecir (Mack & D'Antonio, 2003; Ehrenfeld, 2003, 2004; Levine et al., 2003; Wolfe & Klironomos, 2005; Strayer et al., 2006; Furey et al., 2014), pudiendo comprometer la recolonización de las especies nativas y requerir actividades de enmienda por parte de los restauradores (Marchante et al., 2009; Grman & Suding, 2010).

Por último, es interesante destacar la presencia y dominancia de la invasora *C. australis*. Antecedentes previos en la región han reportado su presencia ocasionalmente (Giorgis et al., 2011a), pero nunca como un elemento dominante de las comunidades serranas. En nuestra área de estudio, ésta fue la única especie invasora que compartió dominancia con leñosas típicas del bosque nativo como *L. molleoides*. Sería importante estudiar si este comportamiento se mantiene en el tiempo, o si *C. australis* eventualmente excluye competitivamente a las especies nativas y logra formar comunidades mono específicas. Estas evidencias alertan sobre el potencial invasor de la especie, y podrían estar indicando que *C. australis* se encuentra en una primera fase de invasión (*sensu* Mack et al., 2000), lo cual minimizaría los costos y aumentaría las probabilidades de éxito de un eventual programa de erradicación (Hulme, 2006).

Consideraciones finales

En este estudio la plasticidad fenotípica es abordada desde un enfoque *sensu lato* (Richards et al., 2006; Valladares et al., 2006), con la finalidad de alcanzar una comprensión de los mecanismos involucrados en el proceso de invasión en el contexto ecológico donde se desarrollan las especies (Gianoli & Valladares, 2012). Esta aproximación tiene sus limitaciones (*ver más abajo*) pero ofrece un escenario más real que los experimentos en un jardín común o invernadero, en donde las condiciones ambientales son simplificadas a un

escenario estándar, el cual no suelen representar fielmente lo que ocurre en la naturaleza (Hulme, 2008). Por el contrario, en esta tesis se quiere extender este concepto y poner en el mismo nivel a la plasticidad fenotípica y a la variabilidad fenotípica en especies leñosas para de esta forma poner un mayor énfasis en el fenotipo, en la representatividad del genotipo, y reconocer que cualquier cambio fenotípico inducido por el ambiente es legítima plasticidad (Hulme, 2008; Gianoli & Valladares, 2012). De esta forma, este enfoque permitiría evaluar la existencia de patrones generales en un mayor número de individuos y escenarios. Los estudios más experimentales, se podrían realizar a posteriori para confirmar los patrones observados a campo (Hulme, 2008). A la luz de los resultados en esta Tesis, sería de gran importancia elaborar un estudio experimental de jardín común que permita corroborar la aparente existencia de plasticidad fenotípica y de adaptación local en las especies evaluadas en esta Tesis.

La aproximación adoptada en esta Tesis para evaluar plasticidad fenotípica tiene algunas limitaciones. Estas serían principalmente, la falta de un control filogenético en las comparaciones entre especies invasoras y nativas, y la ausencia de datos del valor adaptativo de las respuestas plásticas observadas. Es decir, la plasticidad fenotípica observada en las distintas especies no brindaría información de su valor adaptativo como consecuencia de que no se ha podido relacionar la plasticidad con algún indicador de la aptitud de las especies a lo largo del gradiente ambiental. Sin embargo, la comparación entre las especies más que evaluar diferencias entre pares de especies que estén relacionadas filogenéticamente, se enfoca en comparar las leñosas invasoras y nativas con capacidad de dominar en términos de abundancia los ensamblajes leñosos de las Sierras Chicas de Córdoba. Es decir, compara las especies con mayor efecto en los procesos ecosistémicos y la dinámica de las comunidades (Grime, 1998). Los patrones descritos en esta Tesis poseen gran relevancia debido a que existen pocos trabajos que incorporen, en simultáneo, la evaluación de aspectos ambientales en relación a la abundancia de las especies, las estrategias funcionales de las especies en esos ambientes y la capacidad de modificar dichas estrategias a lo largo del gradiente ambiental *in situ*. Los patrones observados resaltan la importancia de incorporar estos tres aspectos en un mismo estudio, debido a que el éxito que tienen las invasoras al establecerse y expandirse en las Sierras Chicas de Córdoba se encuentra afectado por una multiplicidad de factores que actúan de forma conjunta.

Otro punto a destacar es la segregación espacial observada en la distribución de las especies invasoras y su relación con características ambientales específicas. Esto plantea la

inquietud de si las diferencias en la calidad edáfica entre las comunidades leñosas corresponden a una condición preexistente o representan, más bien, una consecuencia del establecimiento de la especie invasora que, en este último caso, estaría actuando como un ingeniero ecosistémico (Crooks, 2002). En consecuencia, sería oportuno realizar estudios experimentales complementarios evaluando si las especies invasoras tienen la capacidad de modificar las condiciones ambientales en los sitios que invaden (por ej., Yelenik et al., 2004; Grman & Suding, 2010; Furey et al., 2014).

En la actualidad, como se ha observado, la región está siendo invadida principalmente por especies con una estrategia de rápido crecimiento, lo cual lleva a preguntarse: ¿Por qué entre las especies nativas dominantes no se observan especies con una estrategia de rápido crecimiento? Una posible explicación podría estar relacionada tanto con el origen biogeográfico de las especies del Bosque Serrano, las cuales son especies chaqueñas con características xerófitas bien marcadas, en conjunto con el aislamiento que exhiben las montañas de Córdoba, el cual probablemente habría impedido la llegada de especies con una estrategia de rápido crecimiento como, por ejemplo, del bosque templado de los Andes, tanto en el Sur del país (por ej., especies de *Nothofagus* spp), o en el norte (por ej., *Alnus acuminata*). No obstante, no se puede descartar que el creciente aumento en las temperaturas y las precipitaciones que se viene observado desde hace unas décadas atrás y, los incrementos predichos a futuro (Nuñez et al., 2007a, b; IPCC, 2007), estén promoviendo el establecimiento de especies invasoras con estrategias contrastantes a las especies residentes de las Sierras Chicas de Córdoba. En concordancia, al menos seis especies nativas de regiones fitogeográficas más cálidas y húmedas (*Bahinia forficata*, *Lantana camara*, *Manihot grahamii*, *Jacaranda mimosifolia*, *Phytolacca dioica* y *Schinus areira*) se encuentran naturalizadas y en expansión en los ecosistemas serranos de Córdoba (Giorgis & Tecco 2014). En consecuencia, nuevos estudios deberían investigar sobre la importancia del contexto biogeográfico en la comprensión del proceso de invasión (Hierro et al., 2005), debido a que las Sierras Chicas de Córdoba tienen claramente el potencial de soportar especies con características más méxicas, o al menos comunidades con una mayor biomasa, lo cual podría haber sido impedido de forma natural por el origen biogeográfico de las especies y el aislamiento de la región. Por otro lado, factores, como los cambios a largo plazo en el clima podrían estar involucrados en determinar la presencia y abundancia de este tipo de vegetación.

Bibliografía

- Alpert, P., Bone, E., & 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, 52-66.
- Baker, H. G. (1965). Characteristics and modes of origin of weeds En: The genetics of colonizing species. Baker, H. G., Stebbins, G. L. (ed.) New York, USA: Academic Press. pp, 147-172.
- Baruch, Z., & Goldstein, G. (1999). Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia* 121, 183-192.
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1999). Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Barcelona, España: Omega.
- Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M., & Courchamp, F. (2013). Will climate change promote future invasions? *Global change Biology* 19, 3740-3748.
- Bhaskar, R., & Ackerly, D. D. (2006). Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiologia Plantarum* 127, 353-359.
- Bhaskar, R., Valiente-Banuet, A., & Ackerly, D. D. (2007). Evolution of hydraulic traits in closely related species pairs from mediterranean and nonmediterranean environments of North America. *New Phytologist* 176, 718-726.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P.,...& Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 333-339.
- Blackburn, T. M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Kühn, I., ... & Bacher, S. (2014). A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLoS biology* 12, doi: 10.1371/journal.pbio.1001850.
- Bledsoe, B. P., & Shear, H. T. (2000). Vegetation along hydrological and edaphic gradients in a North Carolina coastal plain creek bottom and implications for restoration. *Wetlands* 20, 126-147.
- Blossey, B., & Nötzold, R. (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83, 887-889.
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75, 1437-1449.
- Boyce, R. L., Durtsche, R. D., & Fugal, S. L. (2012). Impact of the invasive shrub *Lonicera maackii* on stand transpiration and ecosystem hydrology in a wetland forest. *Biological Invasions* 14, 671-680.
- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13, 115-155.
- Bremner, J. M. (1996). Nitrogen - Total. In: Methods of Soil Analysis. Part 3 – Chemical Methods. (ed.) D.L. Sparks ASA, SSSA, CSSA, Madison WI, pp. 961-1010.
- Brodribb, T. J., Holbrook, N. M., & Gutierrez, M. V. (2002). Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant, Cell & Environment* 25, 1435-1444.
- Brown, A., Martinez Ortiz, U., Acerbi M., & Corcuera, J. (2006). La Situación Ambiental Argentina 2005. (ed.) Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Scholz, F. G., Franco, A. C., & Bustamante, M. (2004). Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24, 891-899.
- Bucci, S. J., Scholz, F. G., Campanello, P. I., Montti, L., Jimenez-Castillo, M.,... & Goldstein, G. (2012). Hydraulic differences along the water transport system of South

- American *Nothofagus* species: do leaves protect the stem functionality? *Tree Physiology* 32, 880-893.
- Burns, J. H. (2006). Relatedness and environment affect traits associated with invasive and non-invasive introduced Commelinaceae. *Ecological Applications* 16, 1367-1376.
- Burns, J. H., & Winn, A. A. (2006). A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasions* 8, 797-807.
- Buswell, J. M., Moles, A. T., & Hartley, S. (2011). Is rapid evolution common in introduced plant species? *Journal of Ecology* 99, 214-224.
- Cabido, M. R., & Zak, M. (1999). Vegetación del norte de Córdoba. SAGyRR, Córdoba, pp. 1-52.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. En: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. W.F. Kugler (ed.) ACME, Buenos Aires, pp, 1-85.
- Callaway, R. M., & Ridenour, W. M. (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2, 436-443.
- Caplan, J. S., & Yeakley, J. A. (2010). Water relations advantages for invasive *Rubus armeniacus* over two native ruderal congeners. *Plant Ecology* 210, 169-179.
- Caruso, C. M., Peterson, S. B., & Ridley, C. E. (2003). Natural selection on floral traits of *Lobelia* (Lobeliaceae): spatial and temporal variation. *American Journal of Botany* 90, 1333-1340.
- Catford, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15, 22-40.
- Catford, J. A., Vesik, P. A., Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2012). Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invulnerable ecosystems. *Global Change Biology* 18, 44-62.
- Cavaleri, M. A., Ostertag, R., Cordell, S., & Sack, L. (2014). Native trees show conservative water use relative to invasive trees: results from a removal experiment in a Hawaiian wet forest. *Conservation Physiology* 2, doi: 10.1093/conphys/cou016.
- Chaneton, E. J., Mazia, C. N., Machera, M., Uchitel, A. & Ghersa, C. M. (2004). Establishment of Honey Locust (*Gleditsia triacanthos*) in burned Pampean Grasslands. *Weed Technology* 18, 1325-1329.
- Chapin III, F. S., Autumn, K., & Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142, 78-92.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12, 351-366.
- Chen, Z. S., Hsieh, C. F., Jiang, F. Y., Hsieh T. H., & Sun, I. F. (1997). Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. *Plant Ecology* 132, 229-241.
- Chesson, P., Pacala, S., & Neuhauser, C. (2001). Environmental niches and ecosystem functioning. Functional Consequences of Biodiversity. En: Kinzig, A., Pacala, S., & Tilman, D. "The Functional Consequences of Biodiversity" (ed.) Princeton University Press. pp, 213-245.
- Chesson, P., Gebauer, R. L., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., ... & Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141, 236-253.
- Cingolani, A. M., Cabido, M. R., Renison, D., & Solís Neffa, V. (2003). Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14, 223-232.

- Cingolani, A. M., Cabido, M., Gurvich, D. E., Renison, D., & Díaz, S. (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18, 911-920.
- Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Zeballos, S. R., & Renison, D. (2010). Sin ecosistemas saludables no hay agua segura. El caso de Córdoba. *Revista Única* 111, 48-52.
- Cioccale, M., 1999. Investigación Geomorfológica de Cuencas Serranas, Estudio Geomorfológico Integral: Morfodinámica, Morfometría y Morfogénesis del Flanco Oriental de las Sierras Chicas de Córdoba. Tesis Doctoral. Facultad de Cs. Ex. Fís. & Nat. Univ. Nac. de Cba. Inédito.
- Claridge, K., & Franklin, S. B. (2002). Compensation and plasticity in an invasive plant species. *Biological Invasions* 4, 339-347.
- Clark, D. B., Palmer, M. W., & Clark, D. A. (1999). Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. *Ecology* 80, 2662-2675.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8, 1023-1037.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., ... & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.
- Crispo, E. (2007). The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution* 61, 2469-2479.
- Cronk, Q. C. B., & Fuller, J. L. (1995). Plant invaders: the threat to natural ecosystems. En: *Wetland Plants: Biology and Ecology*. Cronk, J. K., & Fennessy, M. S. (2001). *Biological Conservation*, (ed.) Chapman & Hall, London, 1995, vol. 94, p. 341-351.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: The role of ecosystem engineers. *Oikos* 97, 153-166.
- Cushman, S. A., & Wallin, D. O. (2002). Separating the effects of environmental, spatial and disturbance factors on forest community structure in the Russian Far East. *Forest Ecology and Management* 168, 201-215.
- Daehler, C. C. (2001). Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist* 158, 324-330.
- 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, 183-211.
- Davidson, A. M., Jennions, M., & Nicotra, A. B. (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* 14, 419-431.
- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities, a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88, 528-534.
- Davis, M. A., Thompson, K., & Philip Grime, J. (2005). Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28, 696-704.
- Davis, M. A. (2006). Invasion biology 1958-2005: the pursuit of science and conservation. En: *Conceptual ecology and invasion biology*. Cadotte, M. W., McMahon, S. M., & Fukami, T. (ed.), Springer, Great Britain, pp, 35-64.
- Day, P. R. (1986). Particle fractionation and particle-size analysis. En: *Methods of Soil Analysis, (Part I)*. (ed.) Black C.A., American Society of agronomy, Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- de Dios Miranda, J., Padilla, F. M., Martínez-Vilalta, J., & Pugnaire, F. I. (2010). Woody species of a semi-arid community are only moderately resistant to cavitation. *Functional Plant Biology* 37, 828-839.

- De Fina, A. L. (1992). Aptitud agroclimática de la República Argentina. Buenos Aires: Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria.
- de la Casa, A., Di Prinzio, C. L., & Nasello, O. B. (2006). Tendencias Pluviométricas de la Ciudad de Córdoba. *Anales AFA* 18, 300-304
- Díaz, S., Gurvich, D. E., Pérez Harguindeguy, N., & Cabido, M. (2002). ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37, 135-140.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., ...& Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15, 295-304.
- Dietz, H., & Edwards, P. J. (2006). Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology* 87, 1359-1367.
- Dietz, H., Kueffer, C., & Parks, C. G. (2006). MIREN: A New Research Network Concerned With Plant Invasion into Mountain Areas. *Mountain Research and Development* 26, 80-81.
- Dukes, J. S., & Mooney, H. A. (1999). Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution* 14, 135-139.
- Dlugosch, K. M., & Parker, I. M. (2008). Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology* 17, 431-449.
- Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6, 503-523.
- Ehrenfeld, J. G. (2004). The expression of multiple functions in urban forested wetlands. *Wetlands* 24, 719-733.
- Elton, C.S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London, 18.
- Etterson, J. R. (2004). Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change. I. Clinal patterns of selection along an environmental gradient in the Great Plains. *Evolution* 58, 1446-1456.
- Fargione, J. E., & Tilman, D. (2005). Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters* 8, 604-611.
- Fernández, R. J., & Reynolds, J. F. (2000). Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of a trade-off?. *Oecologia* 123, 90-98.
- Foti, T., & Blaney, M. (1994). A Classification System for the Natural Vegetation of Arkansas. *Proceedings Arkansas Academy of Science* 48, 50-53.
- Funk, J. L., & Vitousek, P. M. (2007). Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446, 1079-1081.
- Funk, J. L. (2008). Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology* 96, 1162-1173.
- Funk, J. L. (2013). The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology* 1, doi: 10.1093/conphys/cot026.
- Furey, C., Tecco, P. A., Perez-Harguindeguy, N., Giorgis, M. A., & 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.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P., & Reznick, D. N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21, 394-407.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15, 688-695.

- Gates, D. M. (1968). Transpiration and leaf temperature. *Annual Review of Plant Physiology* 19, 211-238.
- Gavier-Pizarro, G. I., & Bucher, E. H. (2004). Deforestación de las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina) en el período 1970-1997. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Rep. Argentina Miscelánea N° 101.
- Gavier-Pizarro, G. I., Radeloff, V. C., Stewart, S. I., Huebner C. D., & Keuler, N. S. (2010). Rural housing is related to plant invasions in forests of southern Wisconsin, USA. *Landscape Ecology* 25, 1505-1518.
- Gavier-Pizarro, G. I., Kuemmerle, T., Hoyos, L. E., Stewart, S. I., Huebner, C. D., Keuler N. S., & Radeloff, V. C. (2012). Monitoring the invasion of an exotic tree *Ligustrum lucidum* from 1983 to 2006 with Landsat TM/ETM+ satellite data and Support Vector Machines in Córdoba, Argentina. *Remote Sensing of Environment* 122, 134-145.
- Gianoli, E. (2001). Lack of differential plasticity to shading of internodes and petioles with growth habit in *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162, 1247-1252.
- Gianoli, E., & González-Teuber, M. (2005). Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology* 19, 603-613.
- Gianoli, E., & Valladares, F. (2012). Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 105, 1-7.
- Giantomasí, A., Tecco, P.A., Funes, G., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2008). Canopy effects of the invasive shrub *Pyracantha angustifolia* on seed bank composition, richness and density in a montane shrubland (Córdoba, Argentina). *Austral Ecology* 33, 68-77.
- Giorgis, M. A. (2011). Caracterización florística y estructural del Bosque Chaqueño Serrano (Córdoba) en relación a gradientes ambientales y de uso. (Tesis inédita de doctorado). Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, ...& Cabido, M. (2011a). Composición florística del Bosque Chaqueño serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 36, 9-43.
- Giorgis, M. A., Tecco, P. A., Cingolani, A. M., Renison, D., Marcora P., & Paiaro, V. (2011b). Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions* 13, 1423-1434.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., & 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, 493-513.
- Giorgis, M. A., & 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, en prensa.
- Givnish, T. J. (1978). Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment. *Acta Biotheoretica* 27, 83-142.
- Godoy, O., Valladares, F., & Castro-Díez, P. (2011). Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity. *Functional Ecology* 25, 1248-1259.
- Godoy, O., Valladares, F., & Castro-Díez, P. (2012). The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. *New Phytologist* 195, 912-922.

- González, A. V., & Gianoli, E. (2004). Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica* 26, 185-190.
- Grady, K. C., Laughlin, D. C., Ferrier, S. M., Kolb, T. E., Hart, S. C., Allan, G. J., & Whitham, T. G. (2013). Conservative leaf economic traits correlate with fast growth of genotypes of a foundation riparian species near the thermal maximum extent of its geographic range. *Functional Ecology* 27, 428-438.
- Gratani, L., Meneghini, M., Pesoli, P., & Crescente, M. F. (2003). Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees* 17, 515-521.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902-910.
- Grman, E., & Suding, K. N. (2010). Within-Year Soil Legacies Contribute to Strong Priority Effects of Exotics on Native California Grassland Communities. *Restoration Ecology* 18, 664-670.
- Grotkopp, E., & Rejmànek, M. (2007). High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. *American Journal of Botany* 94, 526-532.
- Grotkopp, E., Rejmànek, M., & Rost, T. L. (2002). Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* 159, 396-419.
- Gurvich, D. E., Tecco, P. A., & Díaz, S. (2005). Plant invasions in undisturbed ecosystems: The triggering attribute approach. *Journal of Vegetation Science* 16, 723-728.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126, 457-461.
- Hacke, U. G., & Sperry, J. S. (2001a). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4, 97-115.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Wheeler, J. K., & Castro, L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26, 689-701.
- Hejda, M., Pyšek, P., & Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97, 393-403.
- Hierro, J. L., Maron, J. L., & Callaway, R. M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93, 5-15.
- Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6, 324-337.
- Hölttä, T., Mencuccini, M., & Nikinmaa, E. (2011). A carbon cost-gain model explains the observed patterns of xylem safety and efficiency. *Plant, Cell & Environment* 34, 1819-1834.
- Hoyos, L. E. (2007). Evaluación del grado de invasión del siempreverde (*Ligustrum lucidum*) en las Sierras Chicas de Córdoba. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.
- Hoyos, L. E., Gavier-Pizarro, G.I., Kuemmerle, T., Bucher, E. H., Radeloff, V. C., & Tecco, P. A. (2010). Invasion of glossy privet (*Ligustrum lucidum*) and native forest loss in the Sierras Chicas of Córdoba, Argentina. *Biological Invasions* 12, 3261-3275.
- Hulme, P. E. (2006). Beyond control: Wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology* 43, 835-847.

- Hulme, P. E. (2008). Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology* 22, 3-7.
- Huston, M. A., & DeAngelis, D. L. (1994). Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *American Naturalist* 144, 954-977.
- INTA-SEAG. (1987). Carta de suelos de la República Argentina. Hoja 3163-26.: Villa del Rosario pp, 75-76.
- IPCC. (2007). Summary for policymakers. En: Solomon, S., Qin, D., & Manning, M. eds. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (ed.) Cambridge: Cambridge University Press.
- Jacobsen, A. L., Agenbag, L., Esler, K. J., Pratt, R. B., Ewers, F. W., & Davis, S. D. (2007). Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology* 95, 171-183.
- Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., Davis, S. D., & Ewers, F. W. (2008). Comparative community physiology: nonconvergence in water relations among three semi-arid shrub communities. *New Phytologist* 180, 100-113.
- Jobbágy, E. G., Acosta, A. M., & Noretto, M. D. (2013). Rendimiento hídrico en cuencas primarias bajo pastizales y plantaciones de pino de las sierras de Córdoba (Argentina). *Ecología Austral* 23, 87-96.
- Kakembo, V., Rowntree, K., & Palmer, A. R. (2007). Topographic controls on the invasion of *Pteronia incana* (Blue bush) onto hillslopes in Ngqushwa (formerly Peddie) district, Eastern Cape, South Africa. *Catena* 70, 185-199.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules – 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Kirichenko, N., Péré, C., Baranchikov, Y., Schaffner, U., & Kenis, M. (2013). Do alien plants escape from natural enemies of congeneric residents? Yes but not from all. *Biological Invasions* 15, 2105-2113.
- Klingenberg, C. P. (2008). Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 115-132.
- Kolb, A., Alpert, P., Enters, D., & Holzappel, C. (2002). Patterns of Invasion within a Grassland Community. *Journal of Ecology* 90, 871-881.
- De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J. F., & Van Groenendael, J. M. (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New phytologist* 16, 73-82.
- Lambdon, P. W., Lloret, F., & Hulme, P. E. (2008). Do alien plants on Mediterranean islands tend to invade different niches from native species? *Biological Invasions* 10, 703-716.
- Lambers, H., Chapin III, S. F., & Pons, TL. (1998). Plant Physiological Ecology. Springer.
- Lavelle, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.
- Leishman, M. R., Haslehurst, T., Ares, A., & Baruch, Z. (2007). Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *New Phytologist* 176, 635-643.
- Leishman, M. R., Thomson, V. P., & Cooke, J. (2010). Native and exotic invasive plants have fundamentally similar carbon capture strategies. *Journal of Ecology* 98, 28-42.
- Le Maitre, D. C., Versfeld, D. B., & Chapman, R. A. (2000). The impact of invading alien plants on surface water resources in South Africa, A preliminary assessment. *Water SA* 26, 397-408.

- Levine, J. M., Vila, M., Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grigulis, K., & Lavorel, S. (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, 775-781.
- Lichstein, J. W., Grau, H. R., & Aragón, R. (2004). Recruitment limitation in secondary forests dominated by an exotic tree. *Journal of Vegetation Science* 15, 721-728.
- Liu, H., & Stiling, P. (2006). Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions* 8, 1535-1545.
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522-1536.
- MacArthur, R. (1970). Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology* 1, 1-11.
- MacDougall, A. S., & Turkington, R. (2005). Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems?. *Ecology* 86, 42-55.
- MacDougall, A. S., Boucher, J., Turkington R., & Bradfield, G. E. (2006). Patterns of plant invasion along an environmental stress gradient. *Journal of Vegetation Science* 17, 47-56.
- MacDougall, A. S., Gilbert, B., & Levine, J. M. (2009). Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97, 609-615.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10, 689-710.
- Mack, R. N. (2003). Phylogenetic constraint, absent life forms, and preadapted alien plants: a prescription for biological invasions. *International Journal of Plant Sciences* 164, 185-196.
- Mack, M. C., & D'Antonio, C. M. (2003). Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in Hawaiian woodland. *Ecological Applications* 13, 154-166.
- Manzoni, S., Vico, G., Katul, G., Palmroth, S., Jackson, R. B., & Porporato, A. (2013). Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety-efficiency trade-off. *New Phytologist* 198, 169-178.
- Marchante, E., Kjølner, A., Struwe, S., & Freitas, H. (2009). Soil recovery after removal of the N₂-fixing invasive *Acacia longifolia*: Consequences for ecosystem restoration. *Biological Invasions* 11, 813-823.
- Martin, T. A., Hinckley, T. M., Meinzer, F. C., & Sprugel, D. G. (1999). Boundary layer conductance, leaf temperature and transpiration of *Abies amabilis* branches. *Tree Physiology* 19, 435-443.
- Maseda, P. H., & Fernández, R. J. (2006). Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany* 57, 3963-3977.
- Matesanz, S., Gianoli, E., & Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1206, 35-55.
- Matzek, V. (2012). Trait values, not trait plasticity, best explain invasive species' performance in a changing environment. *PloS One* 7, e48821. doi: 10.1371/journal.pone.0048821.
- McCune, B., & Mefford, M. J. (1999). PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data version 4. Gleneden Beach, OR.
- McCune, B., & Grace, J. B. (2002). Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.

- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., ... & Yezzer, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178, 719-739.
- McDowell, N. G., & Sevanto, S. (2010). The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? *New Phytologist* 186, 264-266.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178-185.
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 450-453.
- Meinzer, F. C., Johnson, D. M., Lachenbruch, B., McCulloh, K. A., & Woodruff, D. R. (2009). Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology* 23, 922-930.
- Mencuccini, M., & Grace, J. (1995). Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology* 15, 1-10.
- Mielke, P. W., Berry, K. J., Brockwell, P. J., & Williams, J. S. (1981). A class of Nonparametric tests based on multiresponse permutation procedures. *Biometrika* 68, 720-724.
- Milbau, A., Stout, J. C., Graae, B. J., & Nijs, I. (2009). A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions* 11, 941-950.
- Monteith, J. L., & Unsworth, M. H. (1990). Principles of environmental physics. Edward Arnold, London, 291.
- Nardini, A., & Salleo, S. (2000). Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Trees* 15, 14-24.
- Nelson, D. W., & Sommers, L. E. (1996). Total Carbon, Organic carbon, and Organic Matter. En: Methods of Soil Analysis. Part 3 – Chemical Methods. (ed.) D.L. Sparks, ASA, SSSA, CSSA, Madison WI, pp. 961-1010.
- Nichols, G. E. (1923). A Working Basis for the Ecological Classification of Plant Communities. *Ecology* 4, 154-179.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., ... & van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15, 684-692.
- Niinemets, Ü. (1999). Research review. Components of leaf dry mass per area–thickness and density–alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist* 144, 35-47.
- Niinemets, Ü., Valladares, F., & Ceulemans, R. (2003). Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant, Cell & Environment* 26, 941-956.
- Nobel, P. S. (1991). Physicochemical and environmental plant physiology. San Diego: Academic Press.
- Núñez, M. N. (2007a). El clima esperado para la Argentina hacia fines del siglo XXI. *Ciencia hoy: Asociación Ciencia Hoy* 16, 16-21.
- Núñez, M. N. (2007b). El cambio climático. El calentamiento global. *Ciencia hoy: Asociación Ciencia Hoy* 16, 10-15.
- Ordóñez, A., Wright, I. J., & Olff, H. (2010). Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison. *Functional Ecology* 24, 1353-1361.

- Ordóñez, A., & Olff, H. (2013). Do alien plant species profit more from high resource supply than natives? A trait-based analysis. *Global Ecology and Biogeography* 22, 648-658.
- Palacio-López, K., & Gianoli, E. (2011). Invasive plants do not display greater phenotypic plasticity than their native or non-invasive counterparts: a meta-analysis. *Oikos* 120, 1393-1401.
- Panetta, F. D. & Sparkes, E. C. (2001). Reinvasion of a riparian forest community by animal-dispersed tree following control measures. *Biological Invasions* 3, 75-88.
- Parker, I. M., Rodriguez, J., 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, 59-72.
- Pauchard, A., & Shea, K. (2006). Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biological Invasions* 8, 399-413.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C. C., Alexander, J., ... & Seipel, T. (2009). Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontier Ecology Environment* 7, 479-486.
- Peperkorn, R., Werner, C., & Beyschlag, W. (2005). Phenotypic plasticity of an invasive acacia versus two native Mediterranean species. *Functional Plant Biology* 32, 933-944.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., ... & Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167-234.
- Pickup, M., Westoby, M., & Basden, A. (2005). Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Functional Ecology* 19, 88-97.
- Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology* 209, 2362-2367.
- Pokorny, M. L., Sheley, R. L., Zabinski, C. A., Engel, R. E., Svejcar, T. J., & Borkowski, J. J. (2005). Plant functional group diversity as a mechanism for invasion resistance. *Restoration Ecology* 13, 448-459.
- Poorter, H. & Lambers, H. (1986) Growth and competitive ability of a highly plastic and marginally plastic genotype of *Plantago major* in a fluctuating environment. *Physiologia Plantarum* 67, 217-222.
- Poorter, H., & Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83, 553-559.
- Poorter, H., & Garnier, E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of Functional Plant Ecology* 20, 81-120.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., ... & Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185, 481-492.
- Portsmouth, A., & Niinemets, Ü. (2007). Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology* 21, 61-77.
- Pratt, R. B., & Black, R. A. (2006). Do invasive trees have a hydraulic advantage over native trees? *Biological Invasions* 8, 1331-1341.
- Pratt, R. B., North, G. B., Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., & Davis, S. D. (2010). Xylem root and shoot hydraulics is linked to life history type in chaparral seedlings. *Functional Ecology* 24, 70-81.
- Premoli, A. C., & Brewer, C. A. (2007). Environmental v. genetically driven variation in ecophysiological traits of *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations. *Australian Journal of Botany* 55, 585-591.

- Premoli, A. C., & 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, 251-269.
- Pyšek, P., Kučera, T., & Jarošík, V. (2002). Plant species richness of nature reserves: the interplay of area, climate and habitat in a central European landscape. *Global Ecology and Biogeography* 11, 279-289.
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?. En: Biological invasions (ed.) Springer Berlin Heidelberg. pp, 97-125.
- R Development Core Team. (2012). R: A Language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online at: <http://www.R-project.org>, Vienna, Austria.
- Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 13730-13734.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., & Walters, M. B. (1998). Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12, 948-958.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164, 143-164.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102, 275-301.
- Rejmánek, M. (2000). Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* 25, 497-506.
- Rejmánek, M., & Richardson, D. M. (2013). Trees and shrubs as invasive alien species—2013 update of the global database. *Diversity and Distributions* 19, 1093-1094.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J. and Pigliucci, M. (2006), Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9, 981–993.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6, 93-107.
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30, 409-431.
- Richardson, D. M., & Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species—a global review. *Diversity and Distributions* 17, 788-809.
- Richardson, D. M., Hui, C., Nuñez, M. A., & Pauchard, A. (2014). Tree invasions: patterns, processes, challenges and opportunities. *Biological Invasions* 16, 473-481.
- Rockström, J., Steffen, W. L., Noone, K., Persson, Å., Chapin III, F. S.,... & Foley, J. (2009). Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity. *Ecology and Society* 14, 1-32.
- Rood, S. B., Patiño, S., Coombs, K., & Tyree, M. T. (2000). Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees* 14, 248-257.
- Sack, L., & Holbrook, N. M. (2006). Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology* 57, 361-381.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., ...& Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 305-332.

- Sala, O. E., Chapin, F. S. I., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Sala, A., Piper, F., & Hoch, G. (2010). Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186, 274-281.
- Santiago, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Fisher, J. B., Machado, K., Woodruff, D., & Jones, T. (2004). Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest Canopy trees. *Oecologia* 140, 543-550.
- Schofield, C. J., & Bucher, E. H. (1986). Industrial Contributions to Desertification in South America. *Tree* 1, 78-80.
- Schuepp, P. H. (1993). Tansley review No. 59. Leaf boundary layers. *New Phytologist* 125, 477-507.
- Schumacher, E., Kueffer, C., Edwards, P. J., & Dietz, H. (2009). Influence of light and nutrient conditions on seedling growth of native and invasive trees in the Seychelles. *Biological Invasions* 11, 1941-1954.
- Schwinning, S., & Sala, O. E. (2004). Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141, 211-220.
- Sexton, J. P., McKay, J. K., & Sala, A. (2002). Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications* 12, 1652-1660.
- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 170-176.
- Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological invasions* 1, 21-32.
- Simberloff, D. (2009). The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40, 81-102.
- Silvertown, J., Araya, Y., & Gowing, D. (2014). Hydrological niches in terrestrial plant communities: A review. *Journal of Ecology*, doi: 10.1111/1365-2745.12332.
- Smith, M. D., & Knapp, A. K. (2001). Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic, and native plant species in tallgrass prairie. *International Journal of Plant Sciences* 162, 785-792.
- Spector, T., & Putz, F. E. (2006). Biomechanical plasticity facilitates invasion of maritime forests in the southern USA by Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*). *Biological Invasions* 8, 255-260.
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., Oren, R., & Comstock, J. P. (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell & Environment* 25, 251-263.
- Sperry, J. S., Meinzer, F. C., & McCulloh, K. A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* 31, 632-645.
- Stanton, M. L., Roy, B. A., & Thiede, D. A. (2000). Evolution in stressful environments. I. Phenotypic variability, phenotypic selection, and response to selection in five distinct environmental stresses. *Evolution* 54, 93-111.
- Stinson, K. A., Campbell, S. A., Powell, J. R., Wolfe, B. E., Callaway, R. M. & Thelen, J. C. (2006). Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *Plos Biology* 4, 727-731.
- Stratton, L. C., Goldstein, G., & Meinzer, F. C. (2000). Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest. *Oecologia* 124, 309-317.
- Strauss, S. Y., Webb, C. O. & Salamin N. (2006). Exotic taxa less related to native species are more invasive. *PNAS* 103, 5841-5845.

- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M., & Pace, M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 645-651.
- Sultan, S. E. (1995). Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* 44, 363-383.
- Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5, 537-542.
- Sultan, S. E. (2001). Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology* 82, 328-343.
- Sultan, S. E. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development* 5, 25-33.
- Sun, S., Jin, D., & Shi, P. (2006). The leaf size–twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany* 97, 97-107.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). Stress physiology. Plant physiology, vol. 4. Sinauer Associates, Inc.
- Taylor, A. M., Gartner, B. L., & Morrell, J. J. (2002). Heartwood formation and natural durability - a review. *Wood and Fiber Science* 34, 587-611.
- 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 .Directores: S. Díaz: y M. Cabido. Carrera de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Córdoba.
- Tecco, P. A., Gurvich, D. E., Díaz, S., Pérez-Harguindeguy, N., & Cabido, M. (2006). Positive interaction between invasive plants: The influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology* 31, 293-300.
- Tecco, P. A., Diaz, S., Gurvich, D. E., Perez-Harguindeguy, N., Cabido, M., & Bertone, G. A. (2007). Facilitation and interference underlying the association between the woody invaders *Pyracantha angustifolia* and *Ligustrum lucidum*. *Applied Vegetation Science* 10, 211-218.
- Tecco, P. A., Díaz, S., Cabido, M., & Urcelay, C. (2010). Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *Journal of Ecology* 98, 17-27.
- Tecco, P. A., Ferreras, A. E., Gurvich, D. E., & Funes, G. (2012). Similarities in recruitment but differences in persistence in two related native and invasive trees: relevance of regenerative and vegetative attributes. *Australian Journal of Botany* 60, 368-377.
- Tecco, P. A., Urcelay, C., Díaz, S., Cabido, M., & Pérez-Harguindeguy, N. (2013). Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem. *Austral Ecology* 38, 443-451.
- Theoharides, K. A., & Dukes, J. S. (2007). Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* 176, 256-273.
- Thomas, G. W. (1996). Soil pH and soil acidity. En: Methods of Soil analysis. Part 3 – Chemical Methods. (ed.) Sparks D.L. Chapter 16. ASA, SSSA, CSSA, Madison WI.
- Thompson, K., & Davis, M. A. (2011). Why research on traits of invasive plants tells us very little. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 155-156.
- Throop, H. L., Archer, S. R., Monger, H. C., & Waltman, S. (2012). When bulk density methods matter: implications for estimating soil organic carbon pools in rocky soils. *Journal of Arid Environments* 77, 66-71.

- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pyšek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., & Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* 11, 2234-2250.
- Tilman, D. (1997). Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78, 81-92.
- Tyree, M. T., Davis, S. D., & Cochard, H. (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* 15, 335-360.
- UNESCO. (1973). Clasificación internacional y cartografía de la vegetación. Publicado por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura, pp. 1-112.
- Vaieretti, M. V., Díaz, S., Vile, D., & Garnier, E. (2007). Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species. *Annals of Botany* 99, 955-958.
- Valladares, F., Wright, S. J., Lasso, E., Kitajima, K., & Pearcy, R. W. (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81, 1925-1936.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Pérez-Corona, E., & Manrique, E. (2002). Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156, 457-467.
- Valladares, F., Arrieta, S., Aranda, I., Lorenzo, D., Sánchez-Gómez, D.,... & Pardos, J. A. (2005). Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology* 25, 1041-1052.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., & Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94, 1103-1116.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L.,... & Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters* 17, 1351-1364.
- Van der Willigen, C., & Pammenter, N. W. (1998). Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus* spp. at contrasting sites. *Tree Physiology* 18, 595-600.
- van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D., Jeschke, J. M., & Fischer, M. (2010). Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters* 13, 947-958.
- Vendramini, F., Díaz, S., Gurvich, D. E., Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* 154, 147-157.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.
- von Arx, G., Archer, S. R., & Hughes, M. K. (2012). Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Annals of Botany* 109, 1091-1100.
- Walther, G. R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P.,... & Settele, J. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 686-693.
- Warton, D. I., & Weber, N. C. (2002). Common slope tests for errors-in-variables models. *Biometrical Journal* 44, 161-174.

- Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S., & Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81, 259-291.
- Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S., & Taskinen, S. (2012). smatr 3—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 257-259.
- Weigelt, A., & Jolliffe, P. (2003). Indices of plant competition. *Journal of Ecology* 91, 707-720.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213-227.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 125-159.
- Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 261-268.
- Whittaker, R. H. (1970). Communities and ecosystems. Communities and ecosystems.
- Williamson, M. (1996). Biological Invasions. First edn. Chapman & Hall, London.
- Wilson, P. J., Thompson, K. E. N., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143, 155-162.
- Wolfe, B. E., & Klironomos, J. N. (2005). Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion. *Bioscience* 55, 477-487.
- Woodward, F. I. (1987). Climate and plant distribution. Cambridge University Press.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z.,... & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.
- Wright, I. J., Falster, D. S., Pickup, M., & Westoby, M. (2006). Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum* 127, 445-456.
- Wright, S. P. (1992). Adjusted P-Value for simultaneous inferences. *Biometrics* 48, 1005-1013.
- Wullschleger, S. D., Meinzer, F. C., & Vertessy, R. A. (1998). A review of whole-plant water use studies in tree. *Tree Physiology* 18, 499-512.
- Yelenik, S. G., Stock, W. D., & Richardson, D. M. (2004). Ecosystem level impacts of invasive *Acacia saligna* in the South African fynbos. *Restoration Ecology* 12, 44-51.
- Young, R. L., Haselkorn, T. S., & Badyaev, A. V. (2007). Functional equivalence of morphologies enables morphological and ecological diversity. *Evolution* 61, 2480-2492.
- Zak, M. R., Cabido, M., & Hodgson, J. G. (2004). Do subtropical seasonal forest in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* 120, 589-598.
- Zavaleta, E. S., Hobbs, R. J., & Mooney, H. A. (2001). Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 454-459.
- Zavaleta, E. (2000). The economic value of controlling an invasive shrub. *AMBIO: a Journal of the Human Environment* 29, 462-467.
- Zeballos, S. R., Tecco, P. A., Cabido, M., & Gurvich, D. E. (2014). Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en montañas del centro de Argentina: su relación con factores ambientales locales. *Revista de Biología Tropical* 62, 1549-1563.
- Zeballos, S. R., Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Cabido, M., Whitworth-Hulse, J. I., & Gurvich, D. E. (2014a). Do alien and native tree species from Central Argentina differ in their water transport strategy? *Austral Ecology*, doi: 10.1111/aec.12171.
- Zimmerman, G. M., Goetz, H., & Mielke, P.W. (1985). Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire. *Ecology* 66, 606-611.

- Zimmermann, M. H. (1983). Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., & Belgrano, M. J. (2008). Catalogue of the vascular plants of the southern cone (Argentina, southern Brazil, Chile, Paraguay and Uruguay). Missouri Botanical Garden Press.

Apéndices

Apéndice 2.1

Listado de especies leñosas censadas en el área de estudio.

Apéndice 3.1

Comparación entre las especies según sus caracteres individuales relacionados con el *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar*, como a la *dimensión del transporte de agua*

Apéndice 4.1

Correlaciones Spearman para cada una de las especies tanto invasoras como nativas, entre los distintos caracteres funcionales relacionados al *espectro de la economía foliar*, la *dimensión del transporte de agua* y a la *inversión en biomasa foliar* y las variables ambientales medidas en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba.

Apéndice 4.2

Índices de plasticidad fenotípica (Pi_v) calculados para cada una de las especies tanto invasoras como nativas.

Apéndice 4.3

Normas de reacción de los caracteres funcionales de todas las especies en conjunto en respuesta a un gradiente ambiental.

Apéndice 5

Paper publicado del Capítulo II en la Revista de Biología Tropical en el Volumen 62, suplemento 4 (2014): 1549-1563. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v62i4.12995>.

Apéndice 2.1

Listado de especies leñosas censadas en el área de estudio. Se indica el valor de importancia (Vi) relativo al área total muestreada (31 parcelas). Este índice es la media entre la abundancia relativa y la densidad relativa.

	Familia	Forma de vida	Vi
Especies nativas			
<i>Acacia caven</i> (Molina,) Molina var, <i>caven</i>	Fabaceae	Arbusto	1,31
<i>Acanthostyles buniifolius</i> (Hook, & Arn,) R, M, King & H, Rob	Asteraceae	Arbusto	0,03
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm	Cannabaceae	Árbol	1,10
<i>Cestrum parqui</i> L'Hér	Solanaceae	Arbusto	0,02
<i>Colletia spinosissima</i> J, F, Gmel	Rhamnaceae	Arbusto	0,13
<i>Condalia buxifolia</i> Reissek	Rhamnaceae	Arbusto	1,57
<i>Condalia microphylla</i> Cav	Rhamnaceae	Arbusto	0,01
<i>Condalia montana</i> A, Cast	Rhamnaceae	Arbusto	0,47
<i>Heterothalamus alienus</i> (Spreng,) Kuntze	Asteraceae	Arbusto	0,26
<i>Kageneckia lanceolata</i> Ruiz & Pav	Rosaceae	Arbusto	0,01
<i>Lithraea molleoides</i> (Vell,) Engl	Anacardiaceae	Árbol	2,24
<i>Porlieria microphylla</i> (Baill,) Descole, O'Donell & Lourteig	Zygophyllaceae	Arbusto	0,05
<i>Schinus fasciculatus</i> (Griseb,) I, M, Johnst, var, <i>fasciculatus</i>	Anacardiaceae	Arbusto	0,76
<i>Zanthoxylum coco</i> Gillies ex Hook, f, & Arn	Rutaceae	Árbol	0,15
Especies invasoras			
<i>Celtis australis</i> L	Celtidaceae	Árbol	2,04
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> Franch, f, <i>serotinus</i> (Hutch,) Stapf	Rosaceae	Arbusto	2,72
<i>Gleditsia triacanthos</i> L	Fabaceae	Árbol	0,47
<i>Lantana camara</i> L	Verbenaceae	Arbusto	0,02
<i>Ligustrum lucidum</i> W, T, Aiton	Oleaceae	Árbol	3,74
<i>Ligustrum sinensis</i> Lour	Oleaceae	Arbusto	0,05
<i>Morus alba</i> L	Moraceae	Árbol	0,04
<i>Pinus halepensis</i> Mill	Pinaceae	Árbol	0,01
<i>Pyracantha angustifolia</i> (Franch,) C, K, Schneid	Rosaceae	Arbusto	2,63
<i>Pyracantha coccinea</i> M, Roem	Rosaceae	Arbusto	0,16

Apéndice 3.1

Gráficos de cajas para las ocho especies evaluadas en la Tesis entre los distintos caracteres funcionales, tanto los relacionados con la *dimensión del transporte de agua* (Figura 1), como a el *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar* (Figura 2). Letras distintas indican diferencias significativas, evaluadas a través de un modelo mixto, en el cual la especie fue tomada como variable fija y, la ladera donde fue muestreado el individuo, se tomó como variable aleatoria.

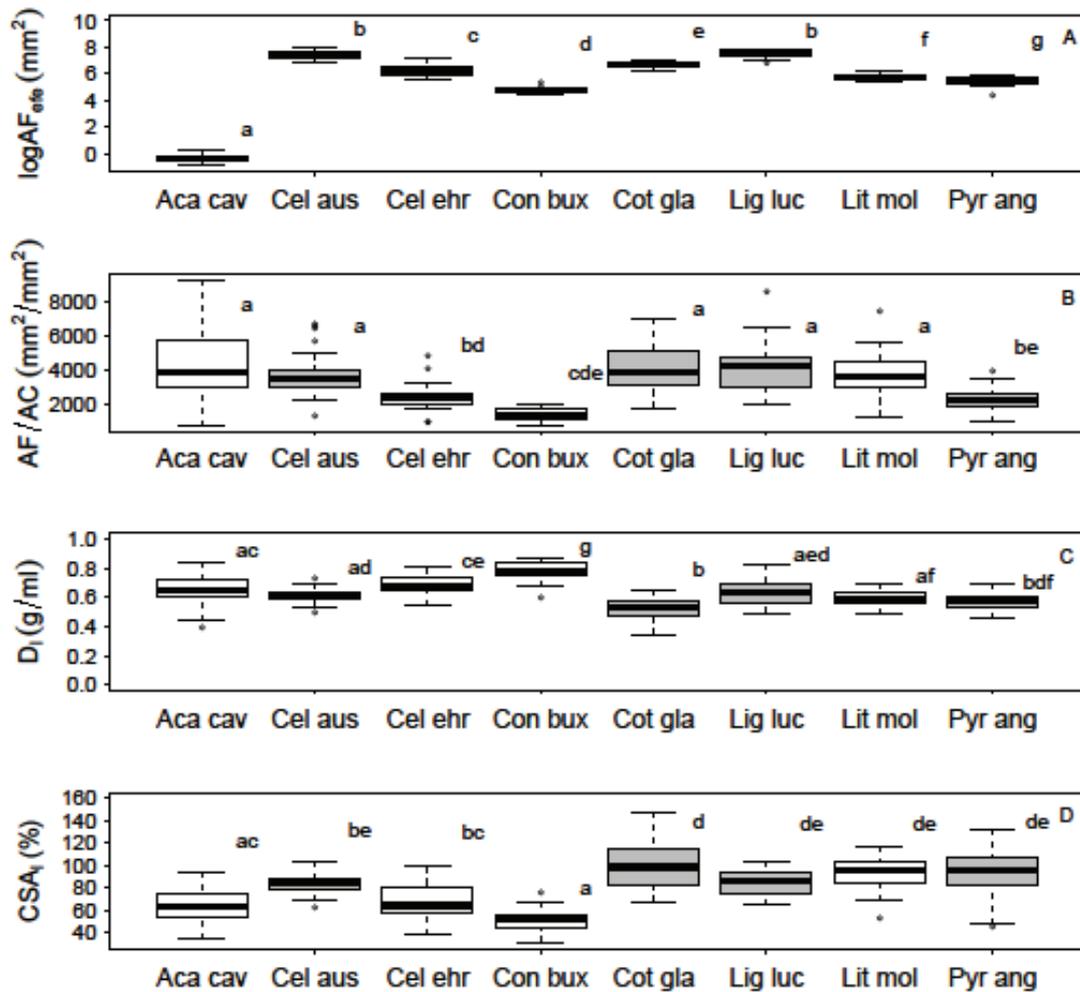


Figura S3.1. Gráficos de cajas para las ocho especies evaluadas en la Tesis en cuanto a los caracteres funcionales relacionados con la *dimensión del transporte de agua*. A, AF_{efc} , área foliar efectiva (mm²); B, AF/AC, área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); C, D_l , densidad de leño (g/ml); D, CSA_l , contenido saturado de agua de leño (%). *Abreviaturas de las especies:* Aca cav, *Acacia caven*; Cel aus, *Celtis australis*; Cel ehr, *Celtis ehrenbergiana*; Con bux, *Condalia buxifolia*; Cot gla, *Cotoneaster glaucophyllus*; Lig luc, *Ligustrum lucidum*; Lit mol, *Lithraea molleoides*; Pyr ang, *Pyracantha angustifolia*. Cajas blancas, especies nativas; Cajas grises, especies invasoras. Letras distintas indican diferencias significativas.

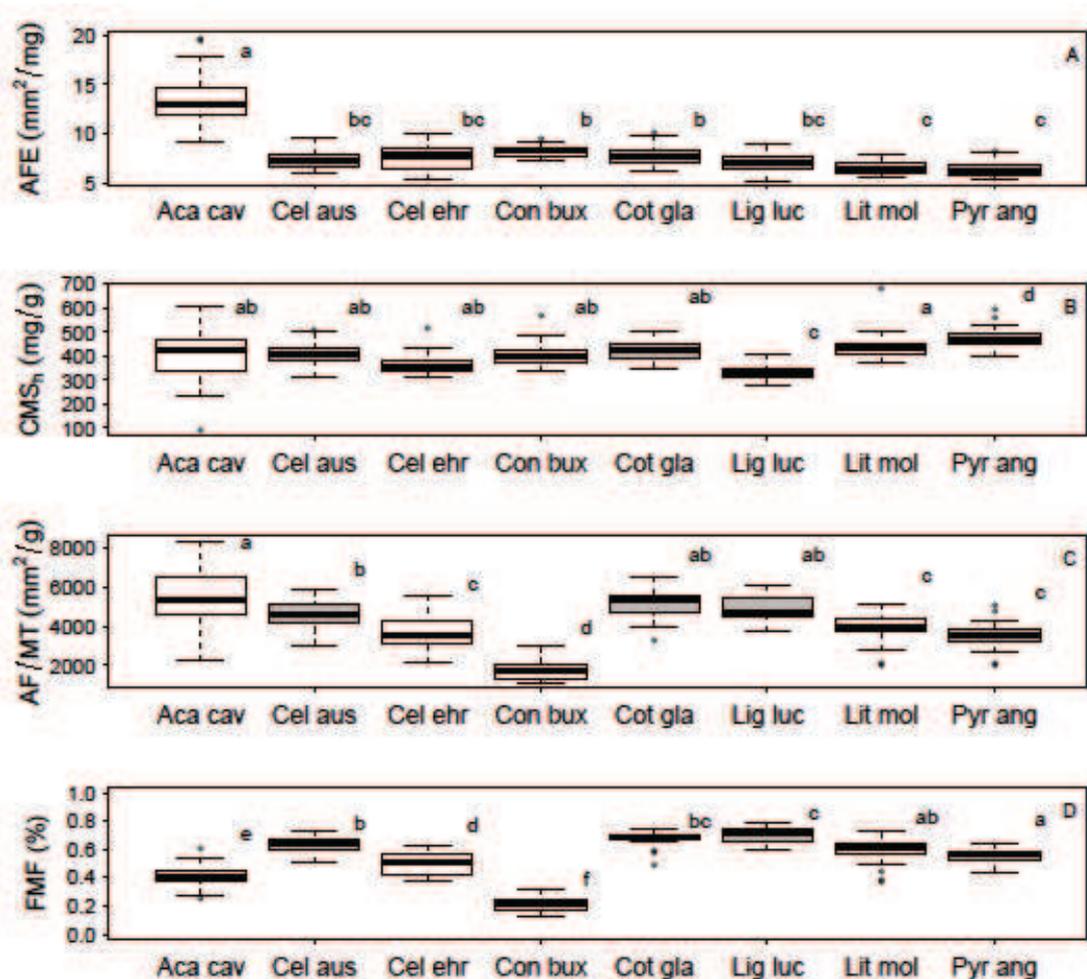


Figura S3.2. Gráficos de cajas para las ocho especies evaluadas en la Tesis en cuanto a los caracteres funcionales relacionados con el *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar*. A, AFE, área foliar específica (mm²/mg); B, CMS_h, contenido de materia seca de hoja (mg/g); C, AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); D, FMF, fracción de masa foliar (%). *Abreviaturas de las especies:* Aca cav, *Acacia caven*; Cel aus, *Celtis australis*; Cel ehr, *Celtis ehrenbergiana*; Con bux, *Condalia buxifolia*; Cot gla, *Cotoneaster glaucophyllus*; Lig luc, *Ligustrum lucidum*; Lit mol, *Lithraea molleoides*; Pyr ang, *Pyracantha angustifolia*. Cajas blancas, especies nativas; Cajas grises, especies invasoras. Letras distintas indican diferencias significativas.

Apéndice 4.1.

Correlaciones Spearman para cada una de las especies tanto invasoras como nativas, entre los distintos caracteres funcionales relacionados al *espectro de la economía foliar*, la *dimensión del transporte de agua* y a la *inversión en biomasa foliar* y las variables ambientales medidas en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba. Se presenta una tabla para cada una de las especies (S4.1.1 – S4.1.8).

Tabla S4.1.1. Correlaciones Spearman entre los caracteres funcionales medidos en 25 individuos de la especie nativa *Acacia caven* y las distintas variables ambientales medidas, tanto topográficas como edáficas, en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba.

	<i>Dimensión del transporte de agua</i>				<i>Espectro de la economía foliar</i>		<i>Inversión en biomasa foliar</i>	
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF
Pendiente	-0,41*	0,04	0,18	-0,47*	-0,67***	-0,08	-0,61***	-0,21
Orientación Este-Oeste	-0,24	-0,16	-0,04	-0,01	0,02	-0,23	-0,10	-0,17
Orientación Sur-Norte	0,06	0,21	-0,06	0,00	0,17	-0,19	0,12	0,03
Humedad del suelo	0,52**	0,58***	-0,50**	0,30	0,11	-0,11	0,40	0,37
Compactación	-0,30	-0,08	0,07	0,09	-0,14	0,28	-0,19	-0,10
Profundidad de suelo	0,31	0,09	-0,10	0,07	0,01	-0,21	0,21	0,22
Densidad aparente	-0,60***	-0,20	0,33	-0,30	-0,55**	0,22	-0,64***	-0,30
Materia orgánica	0,12	0,43*	-0,32	0,02	-0,04	-0,08	0,09	0,07
Nitrógeno total	0,05	0,36	-0,29	-0,01	-0,05	0,03	0,00	-0,02
Fósforo	0,00	0,07	-0,09	0,12	0,38	-0,11	0,16	-0,22
pH	0,22	0,00	0,00	-0,21	-0,27	-0,16	0,05	0,29
Conductividad eléctrica	0,38	0,67***	-0,39	0,43**	0,15	-0,25	0,33	0,30

Abreviaturas: AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%); AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (%); AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de área foliar (%).

*, p ≤ 0,05; **, p ≤ 0,01; ***, p ≤ 0,001.

Tabla S4.1.2. Correlaciones Spearman entre los caracteres funcionales medidos en 19 individuos de la especie nativa *Celtis ehrenbergiana* y las distintas variables ambientales medidas, tanto topográficas como edáficas, en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba.

	<i>Dimensión del transporte de agua</i>				<i>Espectro de la economía foliar</i>		<i>Inversión en biomasa foliar</i>	
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF
Pendiente	-0,04	0,21	0,23	-0,54*	-0,03	0,25	-0,19	-0,20
Orientación Este-Oeste	-0,38	0,11	0,08	-0,76***	-0,07	0,41	-0,21	-0,32
Orientación Sur-Norte	0,23	0,32	0,18	0,17	0,54*	-0,29	0,62**	0,31
Humedad del suelo	0,38	-0,05	0,08	0,17	-0,39	-0,15	-0,22	0,27
Compactación	-0,35	-0,11	-0,10	-0,52*	-0,19	0,15	-0,31	-0,38
Profundidad de suelo	0,00	-0,28	-0,04	0,00	-0,06	0,18	-0,34	-0,24
Densidad aparente	-0,43	-0,04	-0,12	-0,66***	-0,37	0,38	-0,40	-0,32
Materia orgánica	0,38	0,19	0,11	0,06	0,09	-0,36	0,26	0,37
Nitrógeno total	0,35	0,08	0,09	0,14	0,01	-0,37	0,17	0,33
Fósforo	-0,24	-0,05	0,17	0,34	0,09	0,04	0,13	0,01
pH	0,29	0,21	0,25	-0,11	0,56*	-0,10	0,23	-0,09
Conductividad eléctrica	0,25	0,15	0,20	0,09	-0,32	-0,08	-0,21	0,01

Abreviaturas: AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%); AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (%); AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de área foliar (%).

*, p ≤ 0,05; **, p ≤ 0,01; ***, p ≤ 0,001.

Tabla S4.1.3. Correlaciones Spearman entre los caracteres funcionales medidos en 17 individuos de la especie nativa *Condalia buxifolia* y las distintas variables ambientales medidas, tanto topográficas como edáficas, en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba.

	<i>Dimensión del transporte de agua</i>				<i>Espectro de la economía foliar</i>		<i>Inversión en biomasa foliar</i>	
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF
Pendiente	0,01	0,40	-0,29	-0,34	-0,35	0,08	-0,09	-0,06
Orientación Este-Oeste	0,24	-0,35	-0,08	-0,18	-0,19	0,00	0,23	0,14
Orientación Sur-Norte	0,13	0,22	0,05	-0,19	-0,14	-0,13	0,13	0,18
Humedad del suelo	0,46	0,23	-0,53*	0,26	0,18	-0,26	0,34	0,30
Compactación	-0,18	-0,30	-0,04	-0,07	0,19	-0,09	-0,22	-0,29
Profundidad de suelo	-0,06	0,12	0,27	0,10	-0,10	0,06	0,07	0,10
Densidad aparente	-0,32	-0,07	-0,02	-0,42	-0,37	0,34	-0,36	-0,36
Materia orgánica	0,32	0,34	-0,57*	0,14	0,37	-0,53*	0,16	0,13
Nitrógeno total	0,32	0,36	-0,58*	0,15	0,38	-0,52*	0,17	0,13
Fósforo	-0,13	-0,15	0,19	0,54*	0,30	-0,14	-0,18	-0,25
pH	0,45	0,23	-0,41	0,06	0,11	-0,09	0,37	0,42
Conductividad eléctrica	0,27	-0,13	-0,22	0,23	0,28	-0,23	0,14	0,06

Abreviaturas: AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%); AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (%); AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de área foliar (%).

*, p ≤ 0,05; **, p ≤ 0,01; ***, p ≤ 0,001.

Tabla S4.1.4. Correlaciones Spearman entre los caracteres funcionales medidos en 27 individuos de la especie nativa *Lithraea molleoides* y las distintas variables ambientales medidas, tanto topográficas como edáficas, en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba.

	<i>Dimensión del transporte de agua</i>				<i>Espectro de la economía foliar</i>		<i>Inversión en biomasa foliar</i>	
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF
Pendiente	-0,15	-0,10	-0,17	0,03	0,38	-0,04	0,09	-0,39
Orientación Este-Oeste	0,02	0,47*	-0,06	0,24	0,31	-0,09	-0,01	-0,27
Orientación Sur-Norte	-0,15	-0,23	-0,06	0,32	0,03	0,08	0,01	-0,01
Humedad del suelo	0,31	-0,07	0,04	0,16	0,49**	0,00	0,33	0,09
Compactación	0,13	0,40*	0,07	-0,15	-0,28	0,03	-0,06	0,13
Profundidad de suelo	-0,08	-0,25	0,00	-0,06	0,08	0,03	0,22	0,19
Densidad aparente	0,01	0,25	-0,11	-0,42*	-0,31	0,29	-0,13	-0,10
Materia orgánica	0,24	-0,02	-0,02	0,24	0,52**	-0,28	0,28	-0,02
Nitrógeno total	0,26	-0,02	-0,04	0,22	0,54**	-0,33	0,28	-0,02
Fósforo	-0,20	0,02	-0,11	0,18	0,11	-0,36	-0,15	-0,18
pH	-0,17	-0,22	0,20	0,23	0,41*	-0,27	0,14	-0,17
Conductividad eléctrica	-0,06	0,02	-0,02	0,49**	0,27	-0,03	0,00	-0,13

Abreviaturas: AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%); AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (%); AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de área foliar (%).

*, p ≤ 0,05; **, p ≤ 0,01; ***, p ≤ 0,001.

Tabla S4.1.5. Correlaciones Spearman entre los caracteres funcionales medidos en 25 individuos de la especie invasora *Celtis australis* y las distintas variables ambientales medidas, tanto topográficas como edáficas, en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba.

	<i>Dimensión del transporte de agua</i>				<i>Espectro de la economía foliar</i>		<i>Inversión en biomasa foliar</i>	
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF
Pendiente	0,23	-0,27	0,21	0,06	0,23	0,11	0,29	0,17
Orientación Este-Oeste	-0,11	-0,47*	0,14	-0,04	0,01	0,43*	0,04	0,12
Orientación Sur-Norte	0,14	0,35	0,03	0,39	-0,21	-0,34	-0,08	0,43*
Humedad del suelo	0,26	0,03	-0,12	0,06	-0,05	0,00	0,03	0,04
Compactación	-0,03	-0,07	0,26	-0,56**	-0,08	0,34	-0,14	-0,23
Profundidad de suelo	-0,21	0,07	-0,36	0,01	0,24	0,02	0,23	-0,12
Densidad aparente	-0,14	-0,33	0,48*	-0,48*	0,04	0,38	0,03	-0,06
Materia orgánica	0,56**	0,22	-0,11	0,07	-0,07	-0,05	-0,04	0,14
Nitrógeno total	0,58***	0,21	-0,17	0,07	-0,01	-0,05	0,00	0,07
Fósforo	0,30	0,24	-0,46*	0,37	0,38	-0,42	0,27	-0,12
pH	0,01	-0,19	-0,13	0,13	-0,09	0,05	-0,07	0,04
Conductividad eléctrica	0,26	0,17	0,05	0,35	0,04	-0,31	0,09	0,02

Abreviaturas: AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%); AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (%); AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de área foliar (%).

*, p ≤ 0,05; **, p ≤ 0,01; ***, p ≤ 0,001.

Tabla S4.1.6. Correlaciones Spearman entre los caracteres funcionales medidos en 25 individuos de la especie invasora *Cotoneaster glaucophyllus* y las distintas variables ambientales medidas, tanto topográficas como edáficas, en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba.

	<i>Dimensión del transporte de agua</i>				<i>Espectro de la economía foliar</i>		<i>Inversión en biomasa foliar</i>	
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF
Pendiente	-0,10	0,11	0,30	-0,35	0,12	0,30	0,11	-0,25
Orientación Este-Oeste	-0,11	-0,10	0,10	-0,23	-0,17	0,51**	0,00	0,41*
Orientación Sur-Norte	0,62***	0,46*	-0,20	0,33	0,52**	-0,36	0,49*	0,01
Humedad del suelo	0,36	0,51**	-0,22	0,12	0,38	-0,39	0,40	0,18
Compactación	-0,52**	-0,36	0,12	-0,39	-0,19	0,32	-0,23	0,01
Profundidad de suelo	-0,06	-0,12	-0,28	-0,14	0,15	-0,09	0,08	-0,27
Densidad aparente	-0,50*	-0,29	-0,02	-0,45*	-0,20	0,56**	-0,15	0,17
Materia orgánica	0,25	0,35	0,07	0,18	0,17	-0,38	0,11	-0,16
Nitrógeno total	0,14	0,33	0,05	0,16	0,08	-0,33	0,04	-0,13
Fósforo	0,24	0,61***	-0,15	0,35	0,55**	-0,31	0,61***	0,25
pH	0,37	0,07	0,26	-0,01	0,17	-0,22	0,07	-0,42*
Conductividad eléctrica	0,30	0,41*	0,24	0,13	0,44*	-0,28	0,40	0,01

Abreviaturas: AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%); AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (%); AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de área foliar (%).

*, p ≤ 0,05; **, p ≤ 0,01; ***, p ≤ 0,001.

Tabla S4.1.7. Correlaciones Spearman entre los caracteres funcionales medidos en 21 individuos de la especie invasora *Ligustrum lucidum* y las distintas variables ambientales medidas, tanto topográficas como edáficas, en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba.

	<i>Dimensión del transporte de agua</i>				<i>Espectro de la economía foliar</i>		<i>Inversión en biomasa foliar</i>	
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF
Pendiente	0,23	0,34	0,66 ^{***}	-0,44 [*]	0,09	0,19	0,14	0,06
Orientación Este-Oeste	-0,13	0,09	0,30	-0,54 ^{**}	0,09	0,15	0,00	-0,10
Orientación Sur-Norte	0,27	-0,31	-0,19	0,00	0,43	-0,10	0,50 [*]	0,14
Humedad del suelo	0,09	0,58 ^{**}	0,17	0,10	0,18	-0,36	0,38	0,14
Compactación	-0,25	-0,06	0,01	0,01	-0,62 ^{***}	0,12	-0,70 ^{***}	-0,22
Profundidad de suelo	0,00	0,14	-0,30	0,24	0,11	0,13	0,07	0,04
Densidad aparente	-0,21	-0,08	0,22	-0,24	-0,53 [*]	0,18	-0,63	-0,31
Materia orgánica	0,38	0,32	0,43	-0,13	0,17	-0,09	0,39	0,21
Nitrógeno total	0,33	0,31	0,55 ^{**}	-0,05	0,13	-0,14	0,32	0,19
Fósforo	0,18	-0,04	0,08	0,03	0,08	-0,03	0,18	0,12
pH	0,26	0,38	0,01	-0,15	0,39	0,25	0,48 [*]	0,35
Conductividad eléctrica	0,07	0,44 [*]	0,09	-0,09	0,02	-0,25	0,23	0,07

Abreviaturas: AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%); AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (%); AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de área foliar (%).

^{*}, p ≤ 0,05; ^{**}, p ≤ 0,01; ^{***}, p ≤ 0,001.

Tabla S4.1.8. Correlaciones Spearman entre los caracteres funcionales medidos en 27 individuos de la especie invasora *Pyracantha angustifolia* y las distintas variables ambientales medidas, tanto topográficas como edáficas, en 16 laderas de las Sierras Chicas de Córdoba.

	<i>Dimensión del transporte de agua</i>				<i>Espectro de la economía foliar</i>		<i>Inversión en biomasa foliar</i>	
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF
Pendiente	0,13	-0,16	0,23	-0,41*	0,19	0,36	0,29	0,19
Orientación Este-Oeste	-0,25	-0,09	-0,33	0,09	0,10	0,30	-0,12	-0,24
Orientación Sur-Norte	0,33	0,29	-0,27	0,22	0,30	-0,48**	0,42*	0,19
Humedad del suelo	-0,29	0,31	-0,02	-0,19	0,53***	-0,23	0,27	-0,22
Compactación	-0,01	0,06	0,02	-0,09	0,00	0,23	-0,15	-0,09
Profundidad de suelo	0,17	-0,03	-0,12	0,06	0,01	0,03	0,12	0,03
Densidad aparente	0,02	-0,34	0,31	-0,34	-0,06	0,39*	-0,03	0,12
Materia orgánica	0,01	0,34	0,03	-0,19	0,53**	-0,28	0,30	-0,15
Nitrógeno total	-0,01	0,26	0,09	-0,20	0,43*	-0,26	0,23	-0,11
Fósforo	0,18	-0,03	0,02	0,43*	0,13	-0,25	-0,07	-0,38*
pH	0,23	0,35	-0,16	-0,21	0,16	0,26	0,31	0,19
Conductividad eléctrica	-0,10	0,24	-0,09	0,05	0,34	-0,23	0,15	-0,28

Abreviaturas: AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%); AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (%); AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de área foliar (%).

*, p ≤ 0,05; **, p ≤ 0,01; ***, p ≤ 0,001.

Apéndice 4.2

Índices de plasticidad fenotípica (Pi_v) calculados para cada una de las especies tanto invasoras como nativas. Este índice se calculó como la diferencia entre el valor máximo y el valor mínimo dividido por el valor máximo de cada carácter a lo largo del gradiente ambiental. El índice de plasticidad fenotípica oscila entre cero y uno, valores cercanos a uno indican mayor plasticidad fenotípica.

	<i>Dimensión del transporte de agua</i>				<i>Espectro de la economía foliar</i>		<i>Inversión en biomasa foliar</i>		Media
	AF/AC	AF _{efc}	D _l	CSA _l	AFE	CMS _h	AF/MT	FMF	
Especies nativas									
<i>Aca cav</i>	0,94	0,68	0,53	0,63	0,54	0,85	0,73	0,58	0,68
<i>Cel ehr</i>	0,81	0,8	0,41	0,63	0,46	0,45	0,62	0,39	0,57
<i>Con bux</i>	0,71	0,59	0,59	0,31	0,24	0,43	0,62	0,63	0,51
<i>Lit mol</i>	0,9	0,54	0,45	0,49	0,34	0,49	0,6	0,52	0,54
Especies invasoras									
<i>Cel aus</i>	0,8	0,65	0,32	0,58	0,37	0,39	0,47	0,31	0,48
<i>Cot gla</i>	0,83	0,57	0,3	0,47	0,38	0,24	0,58	0,34	0,46
<i>Lig luc</i>	0,81	0,59	0,39	0,41	0,42	0,22	0,39	0,25	0,43
<i>Pyr ang</i>	0,76	0,76	0,33	0,55	0,46	0,32	0,59	0,34	0,51

Abreviaturas de los caracteres funcionales, AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm²/mm²); AF_{efc}, Área foliar efectiva (mm²); D_l, Densidad de leño (g/ml); CSA_l, Contenido saturado de agua del leño (%); AFE, Área foliar específica (mm²/mg); CMS_h, Contenido de materia seca foliar (mg/g); AF/MT, Área foliar total por masa total (mm²/g); FMF, Fracción de masa foliar (%).

Abreviaturas especies, *Aca cav*, *Acacia caven*; *Cel ehr*, *Celtis ehrenbergiana*; *Con bux*, *Condalia buxifolia*; *Lit mol*, *Lithraea molleoides*; *Cel aus*, *Celtis australis*; *Cot gla*, *Cotoneaster glaucophyllus*; *Lig luc*, *Ligustrum lucidum*; *Pyr ang*, *Pyracantha angustifolia*.

Apéndice 4.3

Normas de reacción de los caracteres funcionales de todas las especies en respuesta a un gradiente ambiental. En cada caja se grafican las normas de reacción correspondientes a un carácter funcional para las ocho especies. En la primera figura se muestran las normas de reacción de caracteres vinculados a los caracteres indicadores de la *dimensión del transporte de agua* (Fig. S4.3.1) y en la siguiente los correspondientes a la *estrategia de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar* (Fig. S4.3.2).

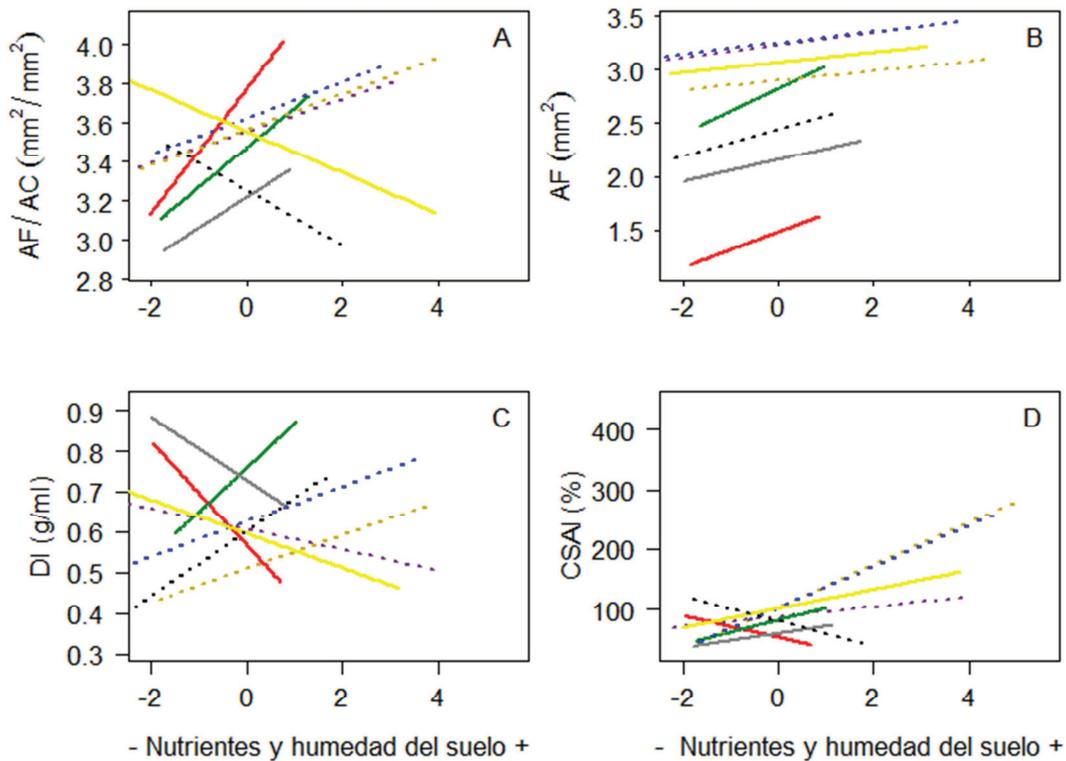


Figura S4.3.1. Gráficos de norma de reacción de las especies invasoras y nativas entre los caracteres indicadores de la *dimensión del transporte de agua* y un gradiente ambiental relacionado con la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo. (A) AF/AC, Área foliar total por área de conducción (mm^2/mm^2); (B) AF, Área foliar efectiva (mm^2); (C) D_i , Densidad de leño (g/ml); (D) CSA_i , Contenido saturado de agua del leño (%). Especies nativas: línea roja: *Acacia caven*; línea verde: *Celtis ehrenbergiana*; línea gris: *Condalia buxifolia*; línea amarilla: *Lithraea molleoides*. Especies invasoras: línea violeta: *Celtis australis*; línea mostaza: *Cotoneaster glaucophyllus*; línea azul: *Ligustrum lucidum*; línea negra: *Pyracantha angustifolia*. Línea punteada: especies exóticas invasoras; Línea recta: especies nativas.

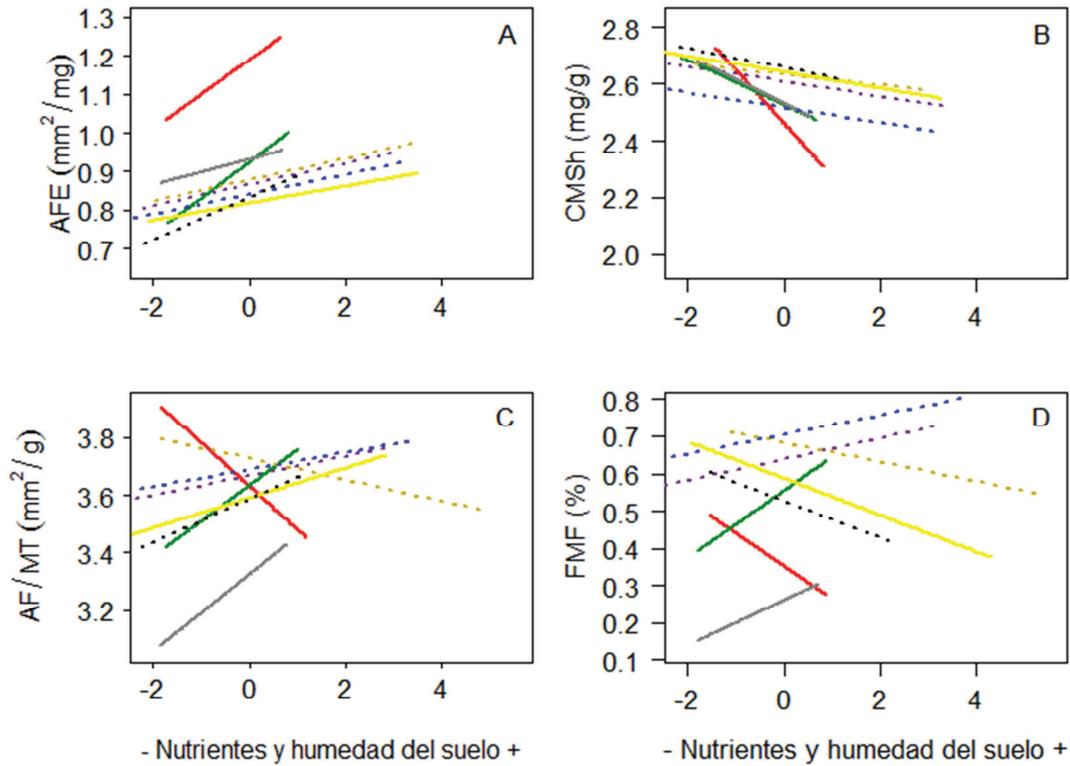


Figura S4.3.2. Gráficos de norma de reacción de las especies invasoras y nativas entre los caracteres indicadores del *espectro de la economía foliar* y la *inversión en biomasa foliar* y un gradiente ambiental relacionado con la disponibilidad de nutrientes y humedad en el suelo. (A) AFE, Área foliar específica (mm²/mg); (B) CMS_h, Contenido de materia seca foliar (mg/g); (C) AF/MT, área foliar total por masa total (mm²/g); (D) FMF, Fracción de masa foliar (%). Especies nativas: línea roja: *Acacia caven*; línea verde: *Celtis ehrenbergiana*; línea gris: *Condalia buxifolia*; línea amarilla: *Lithraea molleoides*. Especies invasoras: línea violeta: *Celtis australis*; línea mostaza: *Cotoneaster glaucophyllus*; línea azul: *Ligustrum lucidum*; línea negra: *Pyracantha angustifolia*. Línea punteada: especies exóticas invasoras; Línea recta: especies nativas.

Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en montañas del centro de Argentina: su relación con factores ambientales locales

Sebastián R. Zeballos^{1*}, Paula A. Tecco^{1,2}, Marcelo Cabido^{1,2} & Diego E. Gurvich^{1,2}

1. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET – UNC), Av. Vélez Sársfield 1611, CC 495, X5000HVA Córdoba, Argentina; sebaseba@hotmail.com*
2. Cátedra de Biogeografía, Departamento de Diversidad Biológica y Ecología, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Av. Vélez Sársfield 299, X5000JJC, Córdoba, Argentina; ptecco@efn.uncor.edu, mcabido@imbiv.unc.edu.ar, dgurvich@com.uncor.edu

Recibido 21-I-2014. Corregido 18-V-2014. Aceptado 19-VI-2014.

Abstract: Woody species composition in invaded communities from mountains of central Argentina: their relations with local environmental factors. Invasions by exotic woody species are threatening ecosystem functions worldwide. The spread and subsequent replacement of native forest by exotic dominated stands is particularly evident nearby urban centers where exotic propagule pressure is highest. Yet, there is a lack of information on the environmental factors that underlie these replacements. In this study we addressed the following questions: (1) is there a local spatial segregation between the dominant native and exotic woody species? and (2) if this local segregation does exist, is it driven by environmental features? For this, in 2010 we established 31 plots distributed along 16 sampling sites where we surveyed the composition and abundance of all woody species with a basal diameter ≥ 5 cm. To characterize the environment of each plot, we measured the topographic position (slope, exposure) and different properties such as soil physics (bulk density, soil impedance), structure (soil deep, texture) and chemical characteristics (pH, nutrient and water content). Through a cluster analysis we were able to identify five different woody communities in coexistence: (1) Woodlands dominated by the exotic *Ligustrum lucidum*; (2) Mixed woodlands dominated by the native *Lithraea molleoides* and the exotic *Celtis australis*; (3) Scrublands dominated by the native *Condalia buxifolia*; (4) Scrublands dominated by the exotic *Cotoneaster glaucophyllus*, and (5) Scrubby grasslands with the exotic *Pyracantha angustifolia*. These communities were all associated with different local topographic and edaphic features. The environmental segregation among the identified communities suggests that woody invaders have the potential to colonize almost all the environments of the study site (though varying in the identity of the dominant exotic species). The observed patterns, even being restricted to a single well invaded area of mountain Chaco, may posit the spread of woody invaders towards native communities in the region. *Rev. Biol. Trop.* 62 (4): 1549-1563. Epub 2014 December 01.

Key words: biological invasions, cluster analysis, environmental segregation, Mountain Chaco, subtropical forest, woody aliens.

En la provincia de Córdoba, el Bosque Chaqueño Serrano adquiere gran importancia, no sólo porque contiene la mitad de especies de plantas vasculares de toda la provincia (Zuloaga, Morrone, & Belgrado, 2008; Giorgis, 2011), sino también porque un 13.5% de su flora corresponde a taxones endémicos del centro de Argentina (Giorgis et al., 2011a). A su vez, provee importantes servicios

ecosistémicos, particularmente la provisión de agua, ya que los territorios que ocupa forman parte de las cuencas de los principales ríos que abastecen al menos al 80% de la población de la provincia. No obstante, la vegetación del Bosque Chaqueño Serrano se encuentra amenazada debido a cambios en el uso del suelo, los cuales se incrementaron notablemente desde tiempos prehispánicos (Schofield & Bucher,



1986) hasta la actualidad (Zak, Cabido, & Hodgson, 2004; Brown, Martínez-Ortiz, Acerbi, & Corcuera, 2006).

Sumado a la deforestación, uno de los principales factores de cambio de la vegetación en el área es la invasión de especies leñosas exóticas (Hoyos et al., 2010; Giorgis et al., 2011a, b). Particularmente, la especie invasora *Ligustrum lucidum* (“siempreverde”) ha experimentado una explosión demográfica en los últimos años, constituyéndose en la especie dominante en ciertas áreas de las Sierras Chicas (Gavier-Pizarro et al., 2012). Al mismo tiempo, existen otras especies leñosas exóticas invadiendo el área (Gurvich, Tecco, & Díaz, 2005; Giorgis et al., 2011a; Tecco, Urcelay, Díaz, Cabido, & Pérez-Harguindeguy, 2013), aunque, al menos por el momento, con una menor abundancia regional que *Ligustrum lucidum*. Se ha observado que algunas de estas invasoras afectan no sólo al reclutamiento, composición y abundancia de especies nativas (Tecco, Gurvich, Díaz, Pérez-Harguindeguy, & Cabido, 2006; Giantomasi, Tecco, Funes, Gurvich, & Cabido, 2008; Hoyos et al., 2010; Giorgis, 2011), sino también a procesos directamente vinculados al ciclado de nutrientes (Furey, Tecco, Pérez-Harguindeguy, Giorgis, & Grossi, 2014) y con el ciclo del agua (Cingolani, Gurvich, Zeballos, & Renison, 2010; Jobbágy, Acosta, & Nosoetto, 2013).

A escala regional se ha observado que la invasión de *Ligustrum lucidum* está fuertemente asociada con la proximidad a centros poblados (Gavier-Pizarro, Radeloff, Stewart, Huebner, & Keuler, 2010). Esta relación se debería principalmente a dos factores: por un lado, a la fuerte presión de propágulos que suponen estos centros urbanos y, por otra parte, al disturbio asociado a la urbanización (Colautti, Grigorovich, & MacIsaac, 2006; Pauchard et al., 2009; Simberloff, 2009). En conjunto, estos factores aumentan las probabilidades de colonización y establecimiento de especies exóticas (Simberloff, 2009; Gavier-Pizarro et al., 2010). Este patrón se ha observado también en las Sierras Grandes de Córdoba (Giorgis et al., 2011b) y en otras regiones montañosas del mundo

(Pauchard et al., 2009). Si bien existen numerosos estudios que abordan esta problemática a escala regional, no hemos encontrado trabajos que analicen la relación entre la presencia y abundancia de especies leñosas exóticas con variables ambientales que actúan a escala local, tales como la posición topográfica, las características físico-químicas y la humedad del suelo, además de la pendiente y la orientación de las laderas. En sistemas montañosos estos factores son importantes estructuradores de las características de la vegetación, ya que afectan la erosión y deposición de sedimentos, el balance térmico y las condiciones de humedad y fertilidad de los suelos (Clark, Palmer, & Clark, 1999; Bledsoe & Shear, 2000; Cingolani, Cabido, Renison, & Solís, 2003). Es esperable, en consecuencia, que esta heterogeneidad local, propia de ambientes montañosos, condicione la presencia y la abundancia de las diferentes leñosas exóticas y nativas (Davis, Grime, & Thompson, 2000; Kakembo, Rowntree, & Palmer, 2007). En este contexto, adquiere relevancia teórica y aplicada entender los factores que subyacen al reemplazo del bosque nativo por comunidades dominadas por leñosas exóticas. Las Sierras Chicas de Córdoba ofrecen un experimento natural apropiado para poner a prueba los efectos de factores locales sobre la composición de leñosas nativas y exóticas, particularmente en remanentes de vegetación próximos a urbanizaciones y en sitios con una alta presión de propágulos. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es explorar, a escala local, si existe alguna asociación entre la presencia y abundancia de especies leñosas, tanto exóticas como nativas, con ciertas variables ambientales locales en un área invadida de las Sierras Chicas de Córdoba. Específicamente, en este trabajo nos propusimos responder a las siguientes preguntas: 1) en un área con altas densidades de leñosas exóticas, ¿se observa una segregación espacial a escala local entre especies leñosas exóticas y/o nativas dominantes?, y 2) si existe esa segregación, ¿está asociada a variables ambientales?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y diseño experimental:

El área de estudio forma parte de la Estancia Los Potreros (31°07'00"-31°07'31"S - 64°23'191"-64°22'59" W), ubicada en las Sierras Chicas de Córdoba, cerca de la localidad de Salsipuedes. El área comprende 280ha y se encuentra entre los 900 y 1000msnm, correspondiendo al piso del Bosque Serrano dentro del Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera, 1976). El clima es templado cálido con una estación seca en los meses más fríos. La temperatura media anual es de 15°C, y la precipitación media anual de 850mm, con concentración estival de las lluvias (de Fina, 1992). La vegetación del área de estudio se compone de un mosaico de fisonomías en distintos estados sucesionales, con bosques abiertos a cerrados, matorrales y, en menor medida, pastizales inducidos por fuego y pastoreo (Cabido & Zak, 1999; Gavier-Pizarro & Bucher, 2004). Además, este mosaico de fisonomías vegetales se encuentra sometido a distintos grados de invasión por plantas exóticas (Giorgis, 2011; Giorgis et al., 2011a). El área de estudio constituye un escenario apropiado para abordar nuestro objetivo, ya que la proximidad a los centros urbanizados en las Sierras Chicas ha propiciado una alta presión de propágulos de leñosas exóticas. En consecuencia, la distribución de las especies exóticas en el área de estudio no estaría limitada por una falta de propágulos sino que podría estarlo por las interacciones bióticas o los requerimientos ambientales propios de cada especie. Esto permite abarcar un elenco de especies leñosas que, no sólo es representativo de las principales invasoras de la región (Giorgis et al., 2011a; Tecco et al., 2013), sino que coexiste en un área acotada, afectada por un macroclima y variables regionales homogéneas, en la cual se puede indagar sobre su relación con variables ambientales a escala local.

Se establecieron 32 parcelas permanentes de 10×20m distribuidas en 16 laderas. Una de las parcelas se perdió por motivos ajenos a esta investigación, por lo cual el número considerado en los análisis corresponde a las 31 parcelas

restantes. Las laderas se concentraron dentro de un radio de un kilómetro alrededor del casco principal de la estancia y a unos 500m de distancia promedio entre ellas, ya que el objetivo del estudio fue analizar cuál era el patrón de la vegetación y su relación con las variables ambientales a escala local. La selección de la ubicación de las parcelas no fue al azar, sino que se procuró tener una representación de todas las especies leñosas nativas y exóticas, y de las diferentes fisonomías presentes en el área de estudio (desde bosques bien conservados a pastizales dominados por gramíneas en mata, llamados comúnmente pajonales). Además, debido a la gran heterogeneidad de la vegetación dentro de cada ladera (por ej., en una misma ladera se podía encontrar un pajonal y un bosque conservado) se decidió establecer dos parcelas por ladera a los efectos de considerar dicha heterogeneidad. En cada parcela se registró la presencia y número de individuos, y se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de todas las especies leñosas. Además, se midió el área basal a todos los individuos que superaran los 5cm de diámetro en la base, durante abril a noviembre de 2010. Para la nomenclatura de las especies se siguió a Zuloaga et al. (2008) y su actualización online (www2.darwin.edu.ar). Las parcelas se describieron fisonómicamente siguiendo una modificación del sistema de clasificación propuesto por Foti y Blaney (1994) y el protocolo propuesto por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO, 1973). En este caso, se definieron *a priori* las distintas fisonomías de acuerdo al porcentaje de cobertura de árboles y arbustos que presentó cada parcela. De esta forma se identificaron cinco tipos de fisonomías: Bosque cerrado, Bosque abierto, Matorral cerrado, Matorral abierto y Pajonal con emergentes leñosos. Con el propósito de identificar distintas comunidades de especies leñosas, las parcelas fueron clasificadas en base a su fisonomía y composición (presencia y abundancia) (Nichols, 1923; Foti & Blaney, 1994). Dado que el relevamiento florístico de las parcelas no contempló otras formas de vida

(hierbas, gramíneas, entre otras), los grupos de especies identificados no constituyen “comunidades” en el sentido estricto (Whittaker, 1970; Begon, Harper, & Twonson, 1999), sino un conjunto de leñosas que se distribuyen en el área de estudio conformando más de un tipo fisonómico. Por practicidad, de aquí en más se hará referencia a estos ensambles de leñosas como “comunidades leñosas”.

Caracterización de factores ambientales a escala local: Las parcelas fueron caracterizadas según su posición topográfica, pendiente y orientación, y distintas variables edáficas relacionadas con la estructura, contenido de agua y concentración de nutrientes en el suelo. En el caso de la orientación, se calcularon dos nuevas variables: la orientación norte-sur (=coseno \times orientación; valores positivos indican orientación sur y valores negativos orientación norte), y la orientación este-oeste (=seno \times orientación; valores positivos representan una orientación hacia el oeste, y valores negativos una orientación hacia el este). Este método es una modificación de las estimaciones de Cushman y Wallin (2002).

Para caracterizar la estructura del suelo se midió la profundidad, el grado de compactación y la densidad aparente. En los tres casos, para la recolección de las muestras o la toma del dato dentro de cada parcela, se realizaron transectas, de 20m de longitud, distribuidas a una distancia mínima de tres metros entre sí. La profundidad del suelo (cm) se midió en 30 puntos por parcela utilizando una varilla de acero, la cual fue introducida en el perfil del suelo hasta alcanzar la roca madre (Kolb, Alpert, Enters, & Holzappel, 2002; MacDougall, Boucher, Turkington, & Bradfield, 2006). En este caso, se dispusieron tres transectas a lo largo de las cuales, se realizaron 10 mediciones de profundidad de suelo cada dos metros de distancia entre ellas. La compactación (kg/cm^2) se midió con un penetrómetro (E-280 Pocket Penetrometer) que registra la dureza de la capa superficial del suelo. Para ello, a lo largo de cuatro transectas, se tomaron 10 mediciones cada dos metros, y en total se realizaron 40

lecturas por parcela. En el caso de la medición de la densidad aparente del suelo (g/cm^3), se recolectaron seis muestras de los primeros 10cm del perfil con un cilindro de acero de 10×5 cm. En este caso, a lo largo de dos transectas, se recolectaron tres muestras de suelo cada cuatro metros, aproximadamente. Las muestras fueron secadas al aire y luego pasadas por un tamiz de 2mm. Posteriormente, fueron secadas en un horno a 60°C durante tres días hasta peso constante y se procedió a calcular la densidad aparente (Throop, Archer, Monger, & Waltman, 2012). Finalmente, las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias Agropecuarias (Universidad Nacional de Córdoba, Argentina), para su caracterización físico-química en cuanto a: textura (Day, 1986), pH (Thomas, 1996), conductividad eléctrica, materia orgánica según la técnica de Walkley & Black (Nelson & Sommers, 1996) y nitrógeno total según la técnica de Kjeldahl (Bremner, 1996).

La humedad del suelo se estimó a partir del contenido volumétrico de humedad (%). En cada una de las parcelas, se realizaron dos transectas de 20m, en las cuales, cada dos metros se tomaron 10 mediciones. El equipo utilizado para la medición de humedad fue un Moisture Probe Meter (MPB-160-B del ICT International Pty Ltd), con el cual se tomaron 20 registros por parcela, en total, de los primeros 10cm del perfil del suelo, en los meses de noviembre y diciembre de 2010 y marzo de 2011. En el caso de la humedad, profundidad, densidad aparente y compactación del suelo se calculó una media por parcela.

Para cada especie leñosa registrada en el relevamiento, se calculó su valor de importancia (V_i) por parcela. Este índice se obtuvo como una media entre el área basal relativa y la densidad relativa de cada una de las especies (Chen, Hsieh, Jiang, Hsieh, & Sun, 1997; Bledsoe & Shear, 2000). Específicamente el V_i es un indicador del grado de dominancia en cada parcela de cada una de las especies, el cual oscila entre cero y uno. Los valores más cercanos a uno indican que la especie es dominante. A partir de una matriz con los V_i

de las especies leñosas por parcela, se realizó un análisis jerárquico de agrupamientos con la finalidad de identificar las principales comunidades de leñosas del área de estudio. Las especies con una única presencia, no se tuvieron en cuenta en el análisis. Para ello se empleó el método de agrupamiento promedio (UPGMA) con el índice de disimilitud o distancia de Bray Curtis. Una vez identificadas las distintas comunidades, se las caracterizó en cuanto a su riqueza de especies leñosas (riqueza total, de nativas y de exóticas) y se identificó la especie leñosa dominante de cada grupo, la cual le dio el nombre a la comunidad. Las especies dominantes se identificaron calculando los V_i dentro de cada comunidad, a partir de la suma de los V_i obtenidos para todas las especies presentes en las parcelas que conformaron cada

una de las comunidades. En este caso el V_i , para cada especie, puede ser mayor a uno y, mientras más alto sea su valor, mayor será su grado de dominancia en esa comunidad (Chen et al., 1997; Bledsoe & Shear, 2000). Además, para evaluar si las comunidades leñosas identificadas en el análisis anterior exhibían una fisonomía identificable en particular, se realizó una tabla de contingencia entre las distintas comunidades leñosas y los cinco tipos de fisonomías. El nombre que se le atribuyó a cada comunidad responde, en consecuencia, a la especie y la fisonomía dominantes de cada una (Fig. 1, Cuadro 2).

Por último, se evaluó si las comunidades leñosas identificadas difieren en cuanto a las variables topográficas y edáficas registradas. Debido a que los datos presentaron

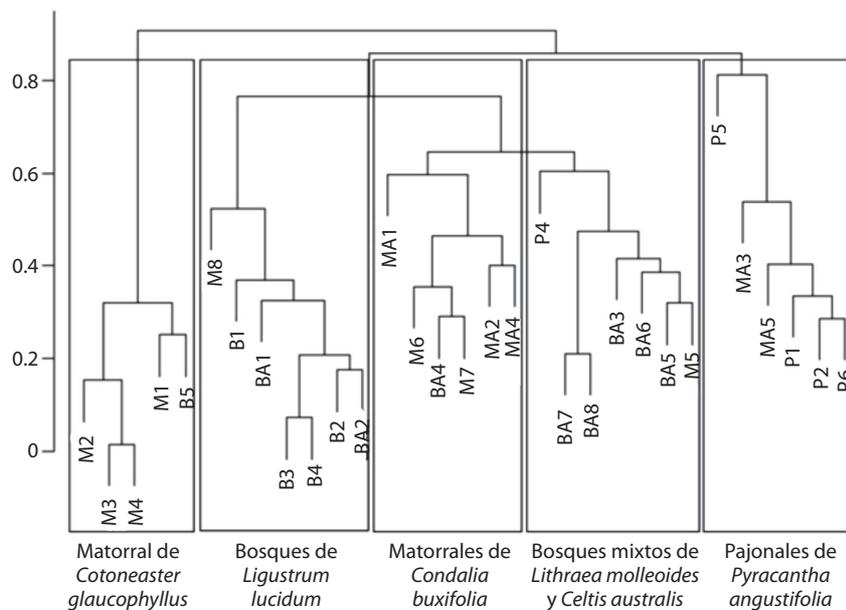


Fig. 1. Análisis de agrupamientos jerárquicos de las parcelas de acuerdo a la composición florística de las especies leñosas dominantes presentes en el área de estudio. Las cinco comunidades de leñosas identificadas se encuentran recuadradas y el nombre asignado a cada una se indica en la porción inferior del gráfico (elegidos en función de los valores de importancia de cada especie en las respectivas comunidades; ver Cuadro 1). Dentro de cada recuadro, las letras indican el tipo de fisonomía presente en cada parcela: B, Bosque cerrado; BA, Bosque abierto; M, Matorral cerrado; MA, Matorral abierto; P, Pajonal con emergentes leñosos.

Fig. 1. Cluster classification of plots based on the composition of the main woody species in the study area. Letters at the end of the clusters refer to the physiognomy of each plot (B, closed woodland; BA, open woodland; M, closed scrubland; MA, open scrubland; P, scrubby grassland). The five woody communities are indicated within a box and named at the bottom. Names refer to the main physiognomy and the dominant species of the community.

homogeneidad de varianza, distribución normal e independencia de los errores, se analizaron a través de ANOVA. Además, se utilizó el test HSD Tukey como prueba *a posteriori*. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en R (R Development Core Team, 2012). Para el análisis de clusters se utilizó el paquete *vegan* (versión 2.0-10) y el paquete *stats* (versión 3.1.0) para los análisis de la varianza.

RESULTADOS

Identificación y descripción de las comunidades de especies leñosas: En las 31 parcelas censadas se registró un total de 885 individuos pertenecientes a 24 especies (13 familias y 19 géneros) de plantas leñosas, de las cuales 14 son nativas y 10 exóticas (Apéndice). Las familias con más representantes fueron Rhamnaceae y Rosaceae, con cuatro especies cada una.

CUADRO 1

Valores de importancia (V_i) de todas las especies leñosas presentes en las cinco comunidades identificadas. Las especies exóticas se indican con un asterisco. En negrita se resalta la especie dominante de cada comunidad.
 $V_i = (\text{área basal relativa} + \text{densidad relativa})/2$

TABLE 1

Importance values (V_i) for all woody species within each of the five woody communities. Exotic species are indicated with an asterisk. Bold numbers highlight the dominant species in each community.
 $V_i = (\text{relative basal area} + \text{relative density})/2$

Especies	Bosques de <i>Ligustrum lucidum</i>	Bosques mixtos de <i>Lithraea molleoides</i> y <i>Celtis australis</i>	Matorrales de <i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	Matorrales de <i>Condalia buxifolia</i>	Pajonales con <i>Pyracantha angustifolia</i>
<i>Acacia caven</i>	0.21	0.18	0.04	0.54	0.33
<i>Acanthostyles buniifolius</i>	0	0.03	0	0	0
<i>Celtis australis</i> *	0.29	1	0.01	0.73	0
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	0.16	0.45	0	0.49	0
<i>Cestrum parqui</i>	0	0	0	0.02	0
<i>Colletia spinosissima</i>	0.01	0	0	0.01	0.1
<i>Condalia buxifolia</i>	0.08	0.29	0.07	1.15	0
<i>Condalia microphylla</i>	0	0.01	0	0	0
<i>Condalia montana</i>	0.06	0.34	0	0.15	0
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> *	0.05	0.07	2.55	0.01	0.05
<i>Gleditsia triacanthos</i> *	0	0	0	0	0.48
<i>Heterothalamus alienus</i>	0	0	0	0.2	0
<i>Kageneckia lanceolata</i>	0	0	0.01	0	0
<i>Lantana camara</i> *	0.01	0	0	0.01	0
<i>Ligustrum lucidum</i> *	3.05	0.4	0.14	0.1	0.05
<i>Ligustrum sinensis</i> *	0	0	0	0.05	0
<i>Lithraea molleoides</i>	0.23	1.14	0.14	0.21	0.52
<i>Morus alba</i> *	0	0	0	0.04	0
<i>Porlieria microphylla</i>	0	0.04	0	0.01	0
<i>Pynus halepensis</i> *	0	0	0.01	0	0
<i>Pyracantha angustifolia</i> *	0.08	0.27	0.16	0.66	1.44
<i>Pyracantha coccinea</i> *	0	0.09	0	0.06	0
<i>Schimus fasciculatus</i>	0.03	0.04	0	0.54	0.15
<i>Zanthoxylum coco</i>	0.15	0	0	0	0

A partir del análisis jerárquico de agrupamientos, se identificaron cinco comunidades (Fig. 1) que difirieron principalmente en cuanto a la identidad de la especie dominante (Cuadro 1) y a los tipos fisonómicos que conformaban (Cuadro 2). Algunas comunidades pueden adquirir más de una fisonomía (por ej., la comunidad dominada por *Ligustrum lucidum* corresponde generalmente a un bosque, pero esporádicamente puede aparecer como un matorral) y viceversa (por ej., tanto bosques abiertos como matorrales abiertos pueden ser parte de la comunidad dominada por *Cotoneaster glaucophyllus*) (Fig. 1, Cuadro 2). A continuación se describen las cinco comunidades de especies leñosas en cuanto al tipo de fisonomía que presentaron, su riqueza de leñosas (riqueza total, de nativas y de exóticas) y la identidad de las especies dominantes y subordinadas más importantes:

Bosques de *Ligustrum lucidum*, comunidad conformada principalmente por fisonomías de bosque cerrado y, en menor medida, de bosque abierto y matorral cerrado (Fig. 1, Cuadro 2). En esta comunidad se observó una riqueza media de 5.57 especies leñosas, 2.71 exóticas y 2.86 nativas por parcela. La especie exótica *L. lucidum* es la que presentó el mayor Vi

observado no sólo en esta comunidad sino en toda el área de estudio (Cuadro 1). Le siguieron en orden de importancia *Celtis australis*, *Lithraea molleoides* y *Acacia caven*.

Bosques mixtos de *Lithraea molleoides* y *Celtis australis*, fisonómicamente conformada por bosques abiertos, aunque se observaron parcelas con coberturas propias de un matorral cerrado y pajonal con algunos emergentes arbóreos (Fig. 1, Cuadro 2). En esta comunidad se observó una media de 7.14 especies leñosas y una riqueza media de 2.42 exóticas y 4.71 nativas por parcela. A los altos Vi de la especie nativa, *L. molleoides*, y la exótica *C. australis*, le siguieron en importancia las especies *Celtis ehrenbergiana*, *L. lucidum* y *Condalia montana* (Cuadro 1).

Matorrales de *Cotoneaster glaucophyllus*, estuvo conformada por matorrales cerrados, excepto por una parcela con fisonomía de un bosque cerrado (Fig. 1, Cuadro 2). En esta comunidad se observó una riqueza media de 3.2 especies leñosas por parcela y una riqueza media de 2.2 exóticas y 1 nativa. La dominancia del arbusto exótico *C. glaucophyllus* fue seguida en importancia por *Pyracantha angustifolia*, *L. molleoides* y *L. lucidum* (Cuadro 1).

CUADRO 2

Relación entre la clasificación de las parcelas según su composición de especies leñosas dominantes (Fig. 1) y su clasificación fisonómica. Los números corresponden a la cantidad de parcelas asignadas a cada unidad fisonómica (columnas) y a cada comunidad definida en términos de las especies leñosas (filas)

TABLE 2

Relation between the floristic classification of plots (Fig. 1) and their physiognomy. Values indicate the number of plots assigned to each physiognomic unit (columns) and to each woody community defined in terms of the dominant species (rows)

Especie dominante de la comunidad	Unidades fisonómicas					Total
	Bosque cerrado	Bosque abierto	Matorral cerrado	Matorral abierto	Pajonal	
<i>Ligustrum lucidum</i>	4	2	1	-	-	7
<i>Lithraea molleoides</i> y <i>Celtis australis</i>	-	5	1	-	1	7
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	1	-	4	-	-	5
<i>Condalia buxifolia</i>	-	1	2	3	-	6
<i>Pyracantha angustifolia</i>	-	-	-	2	4	6
Total	5	8	8	5	6	31

Matorrales de *Condalia buxifolia*, estuvo conformada principalmente por matorrales abiertos, aunque, también adquirió fisonomías propias de un matorral cerrado y de un bosque abierto (Fig. 1; Cuadro 2). Esta comunidad presentó la mayor riqueza de especies, con un total de 8.66 leñosas por parcela, y una riqueza media de 3.33 especies exóticas y 5.33 nativas por parcela. Al arbusto nativo dominante de esta comunidad, *C. buxifolia*, le siguieron en orden de importancia *C. australis*, *P. angustifolia*, *A. caven* y *Schinus fasciculatus* (Cuadro 1).

Pajonales con *Pyracantha angustifolia*, fisonómicamente conformada por pajonales con arbustos aislados y matorrales abiertos (Fig. 1, Cuadro 2). Esta comunidad exhibió una riqueza media de 3.5 especies leñosas por parcela y una riqueza media de 1.83 exóticas y

1.67 nativas. Al arbusto exótico dominante, *P. angustifolia*, le siguieron en orden de importancia, *L. molleoides*, *Gleditsia triacanthos* y *A. caven* (Cuadro 1).

Patrones de distribución de las comunidades leñosas y variables ambientales:

Las cinco comunidades leñosas identificadas se asociaron diferencialmente a la orientación N-S de las laderas ($F_{4,26,31}=4.35$, $p\leq 0.01$), y al contenido de humedad ($F_{4,26,31}=2.87$, $p\leq 0.05$), la concentración de nitrógeno ($F_{4,26,31}=3.49$, $p\leq 0.05$) y materia orgánica ($F_{4,26,31}=3.51$, $p\leq 0.05$), el pH ($F_{4,26,31}=2.79$, $p\leq 0.05$) y la profundidad del suelo ($F_{4,26,31}=4.53$, $p\leq 0.01$; Cuadro 3). Los bosques de *Ligustrum lucidum* y los bosques mixtos de *Lithraea molleoides* y *Celtis australis* se asociaron a la orientación sur, mientras las restantes comunidades

CUADRO 3

Factores topográficos y edáficos registrados en las cinco comunidades leñosas identificadas en el área de estudio. Los valores del cuadro corresponden a las medias de las variables para las parcelas de cada comunidad y las letras indican diferencias significativas entre los ensambles (HSD Tukey; $p<0.05$)

TABLE 3

Topographic and edaphic factors recorded in the five communities identified in the study area. Means are provided for each community and letters indicate mean differences between them (HSD Tukey; $p<0.05$)

Variable ambiental	Comunidad leñosa				
	Bosques de <i>Ligustrum lucidum</i>	Bosques mixtos de <i>Lithraea molleoides</i> y <i>Celtis australis</i>	Matorrales de <i>Cotoneaster glaucophyllus</i>	Matorrales de <i>Condalia buxifolia</i>	Pajonales con <i>Pyracantha angustifolia</i>
Orientación (N – S)	0.57 ^b	0.39 ^b	-0.50 ^a	-0.41 ^a	-0.37 ^a
Orientación (E – W)	0.07	-0.18	0.59	0.01	0.27
Pendiente (%)	33.57	28.08	35.80	23.13	30.50
Humedad (%)	8.08 ^b	7.73 ^{ab}	9.20 ^b	9.50 ^b	5.44 ^a
Profundidad (cm)	44.01 ^{bc}	36.11 ^{ab}	30.33 ^a	54.29 ^c	42.23 ^{ab}
Compactación suelo (kg/cm ²)	1.49	1.44	1.71	1.91	1.93
Densidad aparente (g/cm ³)	0.95	0.98	0.92	1.02	1.16
Arena (%)	78.97	81.49	80.48	77.00	80.78
Limo (%)	10.97	10.39	10.00	13.03	10.92
Arcilla (%)	10.06	8.13	9.52	9.97	8.30
pH	5.86 ^{bc}	5.53 ^{abc}	6.15 ^c	5.42 ^{ab}	5.19 ^a
Conductividad Eléctrica (dS/m)	0.65	0.72	0.96	0.53	0.58
Materia orgánica (%)	5.36 ^a	6.23 ^{ab}	8.59 ^b	4.99 ^a	3.92 ^a
Nitrógeno total (%)	0.24 ^a	0.28 ^{ab}	0.37 ^b	0.24 ^a	0.20 ^a
Fósforo total (ppm)	5.39	6.52	4.86	5.15	5.37

lo hicieron a la orientación norte (Cuadro 3). Entre las comunidades asociadas a la orientación norte, los matorrales de *Cotoneaster glaucophyllus* se ubicaron sobre suelos menos profundos y con mayor contenido de materia orgánica, nitrógeno y más alto pH (Cuadro 3). Los matorrales de *Condalia buxifolia* se distribuyeron sobre suelos significativamente más profundos. Finalmente, los pajonales con *Pyracantha angustifolia*, a pesar de compartir la orientación con las dos comunidades de matorrales, fueron las únicas parcelas asociadas a suelos significativamente más ácidos y con el menor contenido de humedad.

DISCUSIÓN

El arreglo espacial de las especies leñosas de las Sierras Chicas de Córdoba, junto a la composición florística y la fisonomía de los ensambles, permitieron identificar cinco comunidades principales, algunas de ellas dominadas por especies exóticas. Además, los resultados de este trabajo también indican que la presencia y abundancia de las principales invasoras del Chaco Serrano (Giorgis et al., 2011a) se asocian, a escala local, a condiciones topográficas y edáficas particulares, que difieren parcialmente de aquellas donde se presentan las comunidades dominadas por nativas. Las características ambientales a las cuales estuvieron asociadas las comunidades dominadas por nativas (matorrales y bosques de *Condalia buxifolia* y *Lithraea molleoides*), fueron en su mayoría compartidas con alguna comunidad dominada por exóticas, lo que plantearía un escenario posible de avance de las exóticas sobre estos remanentes nativos.

En concordancia con resultados previos disponibles para el área de estudio (Gavier-Pizarro et al., 2010; Giorgis et al., 2011a), y con respecto a las predicciones sobre el efecto de la proximidad a urbanizaciones, nuestros resultados reportan un alto grado de invasión por leñosas en las Sierras Chicas de Córdoba. Cerca del 50% de la flora leñosa registrada correspondió a exóticas, llegando a dominar en casi todas las comunidades identificadas

y, si no lo hicieron, fueron las especies subordinadas más importantes en cada comunidad. Esto último es consistente con el patrón de avance de *Ligustrum lucidum* documentado en las últimas décadas a escala regional (Hoyos et al., 2010; Gavier-Pizarro et al., 2012), pero destaca, además, la importancia de otras leñosas invasoras como *Cotoneaster glaucophyllus*, *Pyracantha angustifolia* y *Celtis australis*. Las comunidades dominadas por especies exóticas se caracterizaron por una baja riqueza de leñosas (1.83 a 5.57 especies por parcela), mientras que aquellas dominadas por especies nativas exhibieron los mayores valores de riqueza (7.14 a 8.6 especies por parcela). Esto aportaría nuevas evidencias a la tendencia general de desplazamiento de las especies nativas y empobrecimiento florístico propio de comunidades invadidas descritas a otras escalas y en otras regiones del mundo (McKinney & Lockwood, 1999; Hejda, Pyšek, & Jarošík, 2009).

La distribución de las especies de plantas y de las comunidades vegetales ha sido tradicionalmente asociada, dentro de una misma región climática, a factores topográficos y edáficos (Woodward, 1987). Nuestros resultados también permiten destacar el efecto de los factores topográficos y edáficos a escala local sobre los patrones de dominancia de las especies exóticas y nativas y, además, la segregación espacial de las comunidades de leñosas en las Sierras Chicas de Córdoba. Las parcelas con comunidades de bosques (tanto las dominadas por la invasora *L. lucidum* como las codominadas por la nativa *L. molleoides* y la exótica *C. australis*), se presentaron preferentemente en laderas con orientación sur. Las laderas orientadas al norte presentaron alternativamente matorrales o pajonales dominados por nativas (*C. buxifolia*) o por exóticas (*C. glaucophyllus* o *P. angustifolia*). La presencia de bosques en laderas expuestas al sur y de matorrales en laderas con orientación al norte, puede deberse a las diferencias ambientales entre ambas situaciones (principalmente mayor insolación y menor humedad en laderas norte). No obstante, no se puede descartar que esta asociación se relacione a la historia del uso del

suelo y los regímenes de disturbio en la región (Giorgis, 2011). Por ejemplo, se ha observado que laderas con orientación norte sufren una mayor frecuencia de incendios que laderas sur, por lo que la regeneración de especies arbóreas, tanto nativas como exóticas, se vería retardada (Giorgis, Cingolani, Gurvich, Tecco, & Cabido, 2013). En cuanto a las comunidades leñosas asociadas a la ladera norte, vale destacar las diferencias en variables edáficas entre los sitios ocupados por matorrales dominados por la exótica *C. glaucophyllus* y los pajonales dominados por el arbusto, también exótico, *P. angustifolia*. Los primeros se presentan sobre suelos significativamente menos ácidos que los segundos, con mayor contenido de humedad y concentración de nutrientes y de materia orgánica; las parcelas con comunidades dominadas por la nativa *C. buxifolia* presentan condiciones intermedias. La segregación espacial observada en las distintas comunidades en relación a la topografía, y la asociación de estas a variables edáficas particulares, podrían responder a dos mecanismos no excluyentes operando a escala local: por un lado, la presencia (o ausencia) de una especie invasora en un sitio sería el resultado de un filtro ambiental inicial (por ej., variables topográficas particulares estrechamente vinculadas con aspectos microclimáticos y/o disturbio). Por otro lado, si una vez establecida, una especie exótica se torna dominante en el sitio, su impacto sobre procesos ecosistémicos como la descomposición y el ciclo del agua, modificarían características edáficas locales (por ej., contenido de nutrientes, pH, humedad, entre otras). En consecuencia, sería oportuno realizar estudios complementarios evaluando si las diferencias en la calidad edáfica entre las comunidades leñosas corresponden a una condición preexistente o representan, más bien, una consecuencia del establecimiento de la especie invasora que, en este último caso, estaría actuando como un ingeniero ecosistémico (Crooks, 2002).

Estudios como este, en los cuales se analice la relación de las comunidades florísticas con aspectos topográficos y edáficos locales, abarcando la heterogeneidad ambiental propia

de los sistemas montañosos, podría arrojar indicios de la dinámica de la vegetación del sistema, particularmente en áreas expuestas a una alta presión de propágulos exóticos (por ej., vegetación natural próxima a regiones urbanizadas; Gavier-Pizarro et al., 2010). De acuerdo a los resultados reportados en este trabajo, la dinámica de la vegetación a escala local de parche estaría siendo afectada seriamente por las leñosas invasoras, las cuales estarían desplazando a las especies nativas en nuestra área de estudio. La aparente segregación ambiental observada, no sólo sugiere que las especies invasoras tienen una capacidad potencial para colonizar casi todos los ambientes en las Sierras Chicas de Córdoba, variando la identidad de la invasora, sino que, en algunos casos, al establecerse estarían conformando comunidades dominadas por una única especie leñosa. Este fenómeno se pone de manifiesto al observar que de las cinco comunidades de leñosas descritas, cuatro están dominadas o codominadas por una exótica y, además, se asociaron a condiciones ambientales particulares, conformando tres fisonomías distintas (por ej., fisonomías boscosas dominadas por *L. lucidum*, matorrales cerrados dominados por *C. glaucophyllus* y pajonales por *P. angustifolia*). A su vez, las comunidades dominadas por nativas (por ej., *C. buxifolia* y *L. molleoides*), no sólo se encontraron invadidas en distinto grado (Cuadro 1), sino que se asociaron a condiciones ambientales similares a alguna de las comunidades dominadas por especies exóticas (Cuadro 3). En conjunto, los patrones descritos, aunque circunscriptos a un área del Chaco Serrano con un avanzado grado de invasión, son compatibles con un escenario de expansión de las leñosas exóticas sobre los remanentes de bosques y matorrales nativos. En particular, se observó la presencia de *L. lucidum* en todas las comunidades leñosas (Cuadro 1) y en casi todas las parcelas (datos no mostrados), ya sea como individuos aislados o formando parches de bosques mono específicos. La expansión de *L. lucidum* hacia los matorrales y pajonales podría, además, verse facilitada por las leñosas que dominan dichas fisonomías. Estudios

previos en la región confirman que los arbus-tos de *P. angustifolia* y, en menor medida, los de *C. buxifolia*, facilitan el reclutamiento y supervivencia de *L. lucidum* bajo sus copas (Tecco et al., 2006; 2007). Estas evidencias de nodricismo sugieren que, al menos los pajonales y matorrales de *P. angustifolia*, pero probablemente también aquellos dominados por *C. buxifolia* y *C. glaucophyllus* podrían transformarse en bosques de *L. lucidum*. En conjunto, estos antecedentes, junto a resultados previos que muestran tendencias similares a escala de paisaje (Lichstein, Grau, & Aragón, 2004; Hoyos et al., 2010; Gavier-Pizarro et al., 2012), sugieren para el mediano y largo plazo un progresivo avance y dominancia de *L. lucidum* sobre todas las comunidades leñosas descritas, tanto las dominadas por leñosas nativas como por otras exóticas.

Dada la creciente problemática ambiental que supone el reemplazo de remanentes de bosque serrano por comunidades dominadas por leñosas invasoras, es importante identificar áreas prioritarias a proteger y restaurar, centrándose en determinados sectores, fisonomías y comunidades florísticas, con el objetivo de garantizar determinados servicios ecosistémicos (por ej., protección de cuencas hídricas). A partir de los patrones descritos en este estudio, sería conveniente que un programa de erradicación de especies exóticas se focalizara en laderas sur, donde *L. lucidum* tendría, al menos en la actualidad, su mayor desarrollo. De esta manera, al controlar su reclutamiento en estos ambientes, se facilitaría la recuperación de bosques de *L. molleoides*, al tiempo que se disminuiría la presión de propágulos de *L. lucidum* desde esos bosques hacia otras áreas que le son menos favorables, como los pajonales y matorrales. Además, la planificación de una restauración del sistema serrano debe tener en cuenta el legado edáfico que conlleva la dominancia de una exótica, aún luego de erradicarla localmente (Marchante, Kjølner, Struwe, & Freitas, 2009; Grman & Suding, 2010). En este sentido, los impactos ecosistémicos de las invasiones sobre la biota del suelo, el ciclado de nutrientes y otros procesos asociados, son difíciles de

predecir (Mack & D'Antonio, 2003; Ehrenfeld, 2003; 2004; Levine et al., 2003; Wolfe & Klironomos, 2005; Strayer, Eviner, Jeschke, & Pace, 2006; Furey et al., 2014), pudiendo comprometer la recolonización de las especies nativas y requerir actividades de enmienda por parte de los restauradores (Marchante et al., 2009; Grman & Suding, 2010).

Es interesante destacar la presencia y dominancia de la exótica *C. australis*. Antecedentes previos en la región han reportado su presencia ocasionalmente (Giorgis et al., 2011a), pero nunca como un elemento dominante de las comunidades serranas. En nuestra área de estudio, ésta fue la única especie invasora que compartió dominancia con leñosas típicas del bosque nativo como *L. molleoides*. Sería importante estudiar si este comportamiento se mantiene en el tiempo, o si *C. australis* eventualmente excluye competitivamente a las especies nativas y logra formar comunidades mono específicas. Estas evidencias alertan sobre el potencial invasor de la especie, y podrían estar indicando que *C. australis* se encontraría en una primera fase de invasión (*sensu* Mack et al., 2000), lo cual minimiza los costos y aumenta las probabilidades de éxito de un programa de erradicación (Hulme, 2006).

Nuestros resultados indican que detrás del gran aumento en la superficie invadida en la región (Hoyos et al., 2010; Gavier-Pizarro et al., 2012), existe una compleja dinámica en la que interactúan numerosas especies en un ambiente heterogéneo. La capacidad de algunas invasoras leñosas del Bosque Chaqueño Serrano de constituir comunidades dominadas casi por una sola especie, su aparente asociación a condiciones edáficas particulares y su solapamiento ambiental con las leñosas nativas, constituyen un claro indicio de la necesidad de profundizar en el estudio de aspectos relacionados con la dinámica a largo plazo de los patrones observados y su impacto ecosistémico.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Kevin Begg por permitirnos realizar este estudio en su estancia y a tres



revisores anónimos que con sus sugerencias contribuyeron a incrementar la calidad del manuscrito. Este trabajo forma parte de la Tesis Doctoral de SZ. A las instituciones que apoyaron este estudio: la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba, FONCYT (PICT N 903, PICT 953), CONICET (PIP 112-200801-01458, beca doctoral a SZ) y PIO Biodiversidad MINCYT-Córdoba.

RESUMEN

En todo el mundo, las invasiones de especies leñosas exóticas están amenazando las funciones ecosistémicas. La dispersión y el subsecuente reemplazo de bosques de especies nativas por comunidades dominadas por exóticas es evidente, particularmente, en proximidad a centros urbanos donde la presión de propágulos de especies exóticas es alta. Sin embargo, existe una falta de información sobre los factores ambientales que subyacen este reemplazo. En este estudio nos propusimos responder las siguientes preguntas: (1) ¿se observa una segregación espacial a escala local entre especies leñosas exóticas y/o nativas dominantes?, y (2) si existe esa segregación, ¿está asociada a variables ambientales? En el 2010 se establecieron 31 parcelas distribuidas en 16 laderas en los bosques Chaqueños de las Sierras de Córdoba, en Argentina central. En cada uno de los sitios de muestreo se relevó la composición y abundancia de todas las especies leñosas con un diámetro a la altura de la base superior a 5cm. Para caracterizar el ambiente en cada una de las parcelas medimos la posición topográfica (pendiente y orientación) y algunas propiedades asociadas con la física (densidad aparente y compactación), estructura (profundidad y textura) y con la química (pH y el contenido de nutrientes y agua) del suelo. A través, de un análisis jerárquico de agrupamiento, se identificaron cinco comunidades de leñosas coexistiendo: (1) Bosques dominados por *Ligustrum lucidum*, (2) Bosques mixtos dominados por *Lithraea molleoides* y *Celtis australis*, (3) Matorrales de *Condalia buxifolia*, (4) Matorrales de *Cotoneaster glaucophyllus*, y (5) Pajonales con emergentes de *Pyracantha angustifolia*. Estas comunidades se asociaron diferencialmente a las variables topográficas y edáficas locales. La segregación ambiental observada sugiere que las especies invasoras tienen una capacidad potencial para colonizar casi todos los ambientes en el área de estudio (variando la identidad de la invasora). En conjunto, los patrones descritos, aunque circunscriptos a un área de Chaco Serrano con un avanzado grado de invasión, plantearían un escenario de posible expansión de las leñosas exóticas sobre las comunidades nativas.

Palabras clave: análisis jerárquicos de agrupamiento, bosque subtropical, Chaco Serrano, invasiones biológicas, leñosas exóticas, segregación ambiental.

REFERENCIAS

- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1999). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona, España: Omega.
- Bledsoe, B. P. & Shear, H. T. (2000). Vegetation along hydrological and edaphic gradients in a North Carolina coastal plain creek bottom and implications for restoration. *Wetlands*, 20, 126-147.
- Bremner, J. M. (1996). Nitrogen - Total. In D. L. Sparks, A. L. Page, P. A. Helmke, R. H. Loeppert, P. N. Soltanpour, M. A. Tabatabai, C. T. Johnston, & M. E. Sumner (Eds.), *Methods of Soil Analysis. Part 3 - Chemical Methods* (pp. 961-1010). Madison, Wisconsin: SSSA, CSSA.
- Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., & Corcuera, J. (Eds.). (2006). *La Situación Ambiental Argentina 2005*. Buenos Aires, Argentina: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Cabido, M. R. & Zak, M. (1999). *Vegetación del norte de Córdoba*. Córdoba, Argentina: SAGyRR.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. In W. F. Kugler (Ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* (pp. 1-85). Buenos Aires, Argentina: ACME.
- Chen, Z. S., Hsieh, C. F., Jiang, F. Y., Hsieh, T. H., & Sun, I. F. (1997). Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. *Plant Ecology*, 132, 229-241.
- Cingolani, A. M., Cabido, M. R., Renison, D., & Solís Neffa, V. (2003). Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14, 223-232.
- Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Zeballos, S. R., & Renison, D. (2010). Sin ecosistemas saludables no hay agua segura. El caso de Córdoba. *Revista Única*, 111, 48-52.
- Clark, D. B., Palmer, M. W., & Clark, D. A. (1999). Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80, 2662-2675.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 8, 1023-1037.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: The role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97, 153-166.
- Cushman, S. A. & Wallin, D. O. (2002). Separating the effects of environmental, spatial and disturbance factors on forest community structure in the Russian Far East. *Forest Ecology and Management*, 168, 201-215.

- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities, a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528-534.
- Day, P. R. (1986). Particle fractionation and particle-size analysis. In A. Klute (Ed.), *Methods of Soil Analysis. Part I*. Madison, Wisconsin: American Society of agronomy, Soil Science Society of America.
- de Fina, A. L. (1992). *Aptitud agroclimática de la República Argentina*. Buenos Aires, Argentina: Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria.
- Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6, 503-523.
- Ehrenfeld, J. G. (2004). The expression of multiple functions in urban forested wetlands. *Wetlands*, 24, 719-733.
- Foti, T. & Blaney, M. (1994). A Classification System for the Natural Vegetation of Arkansas. *Proceedings Arkansas Academy of Science*, 48, 50-53.
- Furey, C., Tecco, P. A., Perez-Harguindeguy, N., Giorgis, M. A., & 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.
- Gavier-Pizarro, G. I. & Bucher, E. H. (2004). *Deforestación de las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina) en el periodo 1970-1997*. Córdoba, Argentina: Academia Nacional de Ciencias.
- Gavier-Pizarro, G. I., Radeloff, V. C., Stewart, S. I., Huebner, C. D., & Keuler, N. S. (2010). Rural housing is related to plant invasions in forests of southern Wisconsin, USA. *Landscape Ecology*, 25, 1505-1518.
- Gavier-Pizarro, G. I., Kuemmerle, T., Hoyos, L. E., Stewart, S. I., Huebner, C. D., Keuler, N. S., & Radeloff, V. C. (2012). Monitoring the invasion of an exotic tree *Ligustrum lucidum* from 1983 to 2006 with Landsat TM/ETM+ satellite data and Support Vector Machines in Córdoba, Argentina. *Remote Sensing of Environment*, 122, 134-145.
- Giantomasi, A., Tecco, P. A., Funes, G., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2008). Canopy effects of the invasive shrub *Pyracantha angustifolia* on seed bank composition, richness and density in a montane shrubland (Córdoba, Argentina). *Austral Ecology*, 33, 68-77.
- Giorgis, M. A. (2011). *Caracterización florística y estructural del Bosque Chaqueño Serrano (Córdoba) en relación a gradientes ambientales y de uso* (Tesis de Doctorado). Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Espinar, L. A., Morero, R., Gurvich, D. E., Tecco, P. A., Subils, R., & Cabido, M. (2011a). Composición florística del Bosque Chaqueño serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, 36, 9-43.
- Giorgis, M. A., Tecco, P. A., Cingolani, A. M., Renison, D., Marcora P., & Paiaro, V. (2011b). Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions*, 13, 1423-1434.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Tecco P. A., & Cabido, M. (2013). ¿Cuán estrecha es la relación entre la fisonomía y la composición florística a lo largo de gradientes ambientales en los "ecosistemas inciertos"? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, suplemento 48.
- Grman, E. & Suding, K. N. (2010). Within-Year Soil Legacies Contribute to Strong Priority Effects of Exotics on Native California Grassland Communities. *Restoration Ecology*, 18, 664-670.
- Gurvich, D. E., Tecco, P. A., & Díaz, S. (2005). Plant invasions in undisturbed ecosystems: The triggering attribute approach. *Journal of Vegetation Science*, 16, 723-728.
- Hejda, M., Pyšek, P., & Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97, 393-403.
- Hoyos, L. E., Gavier-Pizarro, G. I., Kuemmerle, T., Bucher, E. H., Radeloff, V. C., & Tecco, P. A. (2010). Invasion of glossy privet (*Ligustrum lucidum*) and native forest loss in the Sierras Chicas of Córdoba, Argentina. *Biological invasions*, 12, 3261-3275.
- Hulme, P. E. (2006). Beyond control: Wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology*, 43, 835-847.
- Jobbágy, E. G., Acosta, A. M., & Noretto, M. D. (2013). Rendimiento hídrico en cuencas primarias bajo pastizales y plantaciones de pino de las sierras de Córdoba (Argentina). *Ecología Austral*, 23, 87-96.
- Kakembo, V., Rowntree, K., & Palmer, A. R. (2007). Topographic controls on the invasion of *Pteronia incana* (Blue bush) onto hillslopes in Ngqushwa (formerly Peddie) district, Eastern Cape, South Africa. *Catena*, 70, 185-199.
- Kolb, A., Alpert, P., Enters, D., & Holzapfel, C. (2002). Patterns of Invasion within a Grassland Community. *Journal of Ecology*, 90, 871-881.
- Levine, J. M., Vila, M., Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grigulis, K., & Lavorel, S. (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London*, 270, 775-781.
- Lichstein, J. W., Grau, H. R., & Aragón, R. (2004). Recruitment limitation in secondary forests dominated by an exotic tree. *Journal of Vegetation Science*, 15, 721-728.

- MacDougall, A. S., Boucher, J., Turkington R., & Bradfield, G. E. (2006). Patterns of plant invasion along an environmental stress gradient. *Journal of Vegetation Science*, 17, 47-56.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10, 689-710.
- Mack, M. C. & D'Antonio, C. M. (2003). Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in Hawaiian woodland. *Ecological Applications*, 13, 154-166.
- Marchante, E., Kjølner, A., Struwe, S., & Freitas, H. (2009). Soil recovery after removal of the N₂-fixing invasive *Acacia longifolia*: Consequences for ecosystem restoration. *Biological Invasions*, 11, 813-823.
- McKinney, M. L. & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 450-453.
- Nelson, D. W. & Sommers, L. E. (1996). Total Carbon, Organic carbon, and Organic Matter. In D. L. Sparks, A. L. Page, P. A. Helmke, R. H. Loeppert, P. N. Soltanpour, M. A. Tabatabai, C. T. Johnston, & M. E. Sumner (Eds.), *Methods of Soil Analysis. Part 3 – Chemical Methods* (pp. 961-1010). Madison, Wisconsin: ASA, SSSA, CSSA.
- Nichols, G. E. (1923). A Working Basis for the Ecological Classification of Plant Communities. *Ecology*, 4, 154-179.
- Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura [UNESCO]. (1973). *Clasificación internacional y cartografía de la vegetación* (pp. 1-112).
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C. C., Alexander, J., Edwards, P. J., Arévalo, J. R., Cavieres, L. A., Guisan, A., Haider, S., Jakobs, G., McDougall, K., Millar, C. I., Naylor, B. J., Parks, C. G., Rew, L. J., & Seipel, T. (2009). Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontier Ecology Environment*, 7, 479-486.
- R Development Core Team. (2012). R: A Language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R. Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <http://www.R-project.org>, Vienna, Austria.
- Schofield, C. J. & Bucher, E. H. (1986). Industrial Contributions to Desertification in South America. *Tree*, 1, 78-80.
- Simberloff, D. (2009). The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 40, 81-102.
- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M., & Pace, M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 645-651.
- Tecco, P. A., Gurvich, D. E., Díaz, S., Pérez-Harguindeguy, N., & Cabido, M. (2006). Positive interaction between invasive plants: The influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology*, 31, 293-300.
- Tecco, P. A., Díaz, S., Gurvich, D. E., Perez-Harguindeguy, N., Cabido, M., & Bertone, G. A. (2007). Facilitation and interference underlying the association between the woody invaders *Pyracantha angustifolia* and *Ligustrum lucidum*. *Applied Vegetation Science*, 10, 211-218.
- Tecco, P. A., Urcelay, C., Díaz, S., Cabido, M., & Pérez-Harguindeguy, N. (2013). Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem. *Austral Ecology*, 38, 443-451.
- Thomas, G. W. (1996). Soil pH and soil acidity. In D. L. Sparks, A. L. Page, P. A. Helmke, R. H. Loeppert, P. N. Soltanpour, M. A. Tabatabai, C. T. Johnston, & M. E. Sumner (Eds.), *Methods of Soil analysis. Part 3 – Chemical Methods* (Capítulo 16). Madison, Wisconsin: ASA, SSSA, CSSA.
- Throop, H. L., Archer, S. R., Monger, H. C., & Waltman, S. (2012). When bulk density methods matter: implications for estimating soil organic carbon pools in rocky soils. *Journal of Arid Environments*, 77, 66-71.
- Whittaker, R. H. (1970). *Communities and ecosystems*. New York: McMillan.
- Wolfé, B. E. & Klironomos, J. N. (2005). Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion. *Bioscience*, 55, 477-487.
- Woodward, F. I. (1987). *Climate and plant distribution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Zak, M. R., Cabido, M., & Hodgson, J. G. (2004). Do subtropical seasonal forest in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation*, 120, 589-598.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., & Belgrano, M. J. (2008). *Catalogue of the vascular plants of the southern cone (Argentina, southern Brazil, Chile, Paraguay and Uruguay)*. Missouri: Missouri Botanical Garden Press.

APÉNDICE

Listado de especies leñosas censadas en el área de estudio. Se indica el valor de importancia (Vi) relativo al área total muestreada (31 parcelas). Este índice es la media entre la abundancia relativa y la densidad relativa

APPENDIX

List of woody species surveyed in the study area. The importance value (Vi) is provided in relation to the total area (31 plots). The Vi index represents an average between the relative abundance and the relative density

	Familia	Forma de vida	Vi
Especies nativas			
<i>Acacia caven</i> (Molina) Molina var. <i>caven</i>	Fabaceae	Arbusto	1.31
<i>Acanthostyles buniifolius</i> (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Rob.	Asteraceae	Arbusto	0.03
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	Celtidaceae	Árbol	1.10
<i>Cestrum parqui</i> L'Hér.	Solanaceae	Arbusto	0.02
<i>Colletia spinosissima</i> J.F. Gmel.	Rhamnaceae	Arbusto	0.13
<i>Condalia buxifolia</i> Reissek	Rhamnaceae	Arbusto	1.57
<i>Condalia microphylla</i> Cav.	Rhamnaceae	Arbusto	0.01
<i>Condalia montana</i> A. Cast.	Rhamnaceae	Arbusto	0.47
<i>Heterothalamus alienus</i> (Spreng.) Kuntze	Asteraceae	Arbusto	0.26
<i>Kageneckia lanceolata</i> Ruiz & Pav.	Rosaceae	Arbusto	0.01
<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	Anacardiaceae	Árbol	2.24
<i>Porlieria microphylla</i> (Baill.) Descole, O'Donnell & Lourteig	Zygophyllaceae	Arbusto	0.05
<i>Schinus fasciculatus</i> (Griseb.) I.M. Johnst. var. <i>fasciculatus</i>	Anacardiaceae	Arbusto	0.76
<i>Zanthoxylum coco</i> Gillies ex Hook. f. & Arn.	Rutaceae	Árbol	0.15
Especies exóticas			
<i>Celtis australis</i> L.	Celtidaceae	Árbol	2.04
<i>Cotoneaster glaucophyllus</i> Franch. f. <i>serotinus</i> (Hutch.) Stapf	Rosaceae	Arbusto	2.72
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	Fabaceae	Árbol	0.47
<i>Lantana camara</i> L.	Verbenaceae	Arbusto	0.02
<i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton	Oleaceae	Árbol	3.74
<i>Ligustrum sinensis</i> Lour.	Oleaceae	Arbusto	0.05
<i>Morus alba</i> L.	Moraceae	Árbol	0.04
<i>Pinus halepensis</i> Mill	Pinaceae	Árbol	0.01
<i>Pyracantha angustifolia</i> (Franch.) C.K. Schneid	Rosaceae	Arbusto	2.63
<i>Pyracantha coccinea</i> M. Roem.	Rosaceae	Arbusto	0.16