

**Variación en la efectividad
de la dispersión de semillas
del arbusto invasor
Cotoneaster franchetii en un
gradiente altitudinal**

Tesinista: Agostina Silvia,
Juncosa Polzella

Firma:

Director: Dr. David Lautaro,
Vergara Tabares

Firma:

Co-directora: Dra. Paula Andrea,
Tecco

Firma:

Carrera: Ciencias
Biológicas

Lugar de trabajo:
Centro de Zoología
Aplicada.

Facultad de Ciencias
Exactas, Físicas
y Naturales

Universidad Nacional
de Córdoba

**Variación en la efectividad de la dispersión de
semillas del arbusto invasor *Cotoneaster franchetii*
en un gradiente altitudinal**

Tribunal Examinador

Dra. Susana I. Peluc.....Firma:

Dra. Melisa A. Giorgis.....Firma:

Dr. Guillermo Funes.....Firma:

Calificación:

Fecha: 29/03/2019

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a mi familia que estuvo siempre presente físicamente o a la distancia, que son mi soporte emocional, mi pilar y mi fortaleza. A mis papás en particular a quienes admiro muchísimo, a ellos que me formaron como persona enseñándome valores, dejándome vivencias; a ellos que me transmitieron siempre sus pasiones y me apoyaron incondicionalmente en la búsqueda de las mías. Les agradezco a ellos por la persona que soy hoy y por eso a ellos les dedico este trabajo. También quiero agradecer a mis amigas y amigos de la vida, a los que me abrieron los brazos cuando llegué a esta ciudad y quienes fueron un poco mi familia también.

Un capítulo aparte, se llevan mis agradecimientos a nuestra facultad y en especial nuestra escuela de Biología, quiero agradecerle a mis profesores porque siempre estuvieron dispuestos a ayudar, porque muchos de ellos me transmitieron no solo conocimientos teóricos sino mensajes de vida. La facu me formó como profesional y como persona, entré de una manera y salgo de otra, versión mejorada. La facultad además me dejó lo más valioso que me podía dejar, me dejó los mejores amigos y futuros colegas que se pueda tener, con quienes compartimos viajes vivencias y con quienes crecí en este largo camino universitario a quienes les debo también parte de mi carrera y que de no haberlos tenido al lado mío quizá se hubiese hecho muy cuesta arriba esta trayectoria, pero que con ellos se convirtió en los mejores años de mi vida. Quiero agradecer también a una personita muy especial que me dejó la biología, a mi compañero, a quien amo y con quien comparto muchísimas pasiones, quien me apoyó todo este tiempo y me dio su amor.

Quiero agradecer también a mi Director David Vergara y a mi Co directora Paula Tecco, quienes me enseñaron todo lo que se ve acá plasmado y quienes siempre estuvieron dispuestos a orientarme y ayudarme a superar cualquier obstáculo que pudiera surgir.

El último agradecimiento va para todas aquellas personas que me acompañaron al campo y colaboraron en las campañas de muestreo.

Variación en la efectividad de la dispersión de semillas del arbusto invasor *Cotoneaster franchetii* en un gradiente altitudinal

Resumen

Las invasiones biológicas constituyen un problema ambiental global del cual los sistemas montañosos no están exentos. El centro de Argentina, experimenta una creciente invasión por leñosas exóticas ornitócoras. Si bien la mayor riqueza de especies invasoras se encuentra en las partes bajas, *C. franchetii* ha colonizado el piso superior de las Sierras (~2000 msnm). Se ha sugerido que la dispersión ornitócora juega un rol fundamental para la expansión de esta especie en la región. La invasión de *C. franchetii* en las Sierras de Córdoba conforma en consecuencia un buen sistema de estudio para evaluar la influencia de gradientes ambientales y la variación asociada de los ensambles de mutualistas, sobre la efectividad de dispersión de plantas invasoras ornitócoras. Para evaluar dicha relación, se caracterizaron mediante puntos de conteo de radio fijo los ensambles de aves en tres sitios altitudinales de las Sierras Grandes de Córdoba (700, 1100 y 1800 msnm) representativos del rango altitudinal actual de *C. franchetii*. Los índices de diversidad alfa mostraron un patrón de decrecimiento de la riqueza de aves en general y frugívoras en particular. Además la diversidad beta y los análisis SIMPER y PERMANOVA a una vía mostraron disimilitudes entre dichos ensambles de aves en general y frugívoras en particular conforme se ascendía a lo largo del gradiente estudiado. Para evaluar el consumo de frutos de *C. franchetii* en el gradiente altitudinal e identificar qué variables lo explicaran, se cuantificaron eventos de frugivoría en 15 arbustos focales por altitud y se registró la abundancia e identidad de aves frugívoras (clasificándolas en grupos funcionales). Comparaciones exactas de Fisher mostraron que el consumo proporcional por dispersores legítimos aumentó con la altitud, a pesar que la riqueza de dispersores disminuyó (una sola especie a 1800 msnm). Un GLM inflado en ceros indicó que el consumo de frutos por dispersores legítimos se relacionó en forma directa con la abundancia de frugívoros y con la altitud, pero no así con la riqueza de dispersores legítimos. El mayor consumo por dispersores tanto proporcional como por planta focal se observó en el sitio de mayor altitud, donde sólo estuvo presente el Zorzal Chiguanco. Esto sugiere, que la riqueza de dispersores no determinaría una elevada efectividad de dispersión, sino que el factor determinante sería la presencia de una especie de ave generalista y abundante. Finalmente, debido que *C. franchetii* comparte el ensamble de frugívoros con otras exóticas presentes en sitios más bajos, y dado que las interacciones mutualistas no serían una limitante para su dispersión hacia sitios elevados, se sugiere que no habría limitaciones en cuanto a la dispersión para la expansión altitudinal del conjunto de exóticas ornitócoras de las sierras de Córdoba.

Palabras clave: invasiones biológicas, gradientes altitudinales, ornitocoria, dispersión de semillas, Chaco Serrano.

Introducción

Durante los últimos siglos las invasiones biológicas han tomado significancia a escala global como consecuencia del cambio en el uso de la tierra y la globalización (Davis et al. 2000; Sala 2000). Actualmente no existe región del planeta que se encuentre exenta de especies invasoras. Debido a esto, las invasiones biológicas son consideradas uno de los problemas ecológicos más importantes en la actualidad. Constituyen una de las principales causas de pérdida de biodiversidad (Gilbert & Levine, 2013) y generan profundos efectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas, lo cual se traduce en impactos significativos en las esferas económica y cultural (Pimentel et al., 2000; Pimentel et al., 2005). Las invasiones biológicas son un fenómeno definido por una serie de procesos que implican: (i) la *introducción*, que corresponde al transporte de organismos, mediado por la actividad humana (intencional o accidental) hacia áreas fuera de su rango de distribución natural determinado por sus propias capacidades naturales de dispersión y barreras biogeográficas; (ii) el destino de éstos organismos en su nuevo rango, que incluye la habilidad para sobrevivir, establecerse, interactuar con la biota residente, reproducirse y generar poblaciones autosustentables (naturalización), y (iii) la *invasión*, que implica dispersarse a mayores distancias, proliferar y ejercer influencia en la dinámica del ecosistema invadido, (Williamson, 1996; Richardson et al., 2011).

No todas las especies exóticas que se introducen en una región fuera de su rango original se naturalizan y vuelven invasoras (Williamson, 1996). Se ha sugerido que el éxito de la invasión depende tanto de los atributos propios de la especie exótica (invasividad) y de la susceptibilidad de la comunidad de ser invadida (invasibilidad). En relación a esto se han postulado una gran diversidad de hipótesis (ej. Elton, 1958; Lonsdale, 1999; Traveset & Richardson, 2011), que en muchos casos incorporan como mecanismos a las interacciones entre las especies exóticas y especies de la comunidad residente (Richardson et al., 2000; Traveset & Richardson, 2011). Estas interacciones interespecíficas pueden funcionar a modo de barrera para el éxito de la especie exótica, como por ejemplo la competencia, depredación, herbivoría y/o parasitismo (Elton, 1958; Davis et al., 2000); o bien, pueden ser de naturaleza mutualista permitiendo la naturalización y posterior invasión. Ejemplos de éstas últimas serían la polinización, facilitación y/o dispersión de semillas (Traveset & Richardson, 2014). Mientras que la importancia de las interacciones negativas ha sido extensamente abordada

(Elton, 1958), el estudio de los efectos de las interacciones positivas recién tomó relevancia a comienzos del siglo XXI (Richardson et al., 2000), particularmente en el estudio de la ecología de invasiones de plantas (Traveset & Richardson, 2011). En este sentido, modelos teóricos y evidencia empírica demuestran que las interacciones positivas son importantes conductoras de la estructura de las comunidades, y por lo tanto del éxito de la invasión (Richardson et al., 2000; Traveset & Richardson, 2011).

Un tipo de interacción positiva que frecuentemente se establece entre las especies exóticas y otros organismos de la comunidad residente son los mutualismos (Richardson et al., 2000). Los mutualismos se establecen tempranamente durante la introducción y son importantes en todas las etapas del proceso de invasión (Richardson, 2011), facilitando la naturalización del organismo exótico y generando retroalimentaciones positivas que beneficien el crecimiento poblacional desencadenando su expansión en la región (Richardson et al., 2000). En plantas, por ejemplo, hay evidencias de interacciones mutualistas con microorganismos del suelo (micorrizas), polinizadores y/o dispersores de semillas que facilitarían el éxito de invasión (Richardson et al., 2000). La dispersión de semillas de una especie exótica por animales en un nuevo sistema constituye un mecanismo esencial para el proceso de invasión (Richardson et al., 2000; Richardson, 2011), aumentando las probabilidades de establecimiento y contribuyendo a la expansión de la población (Packer & Clay, 2000). En particular, las aves constituyen dispersores clave a escala global, ya que el 40% de los árboles y el 60% de los arbustos invasores son dispersados por estos animales. (Kissling et al., 2009; Richardson & Rejmanek, 2011). Es decir, la invasividad de estas leñosas se ve facilitada por la interacción mutualista con los dispersores del sistema invadido (Bruno et al., 2003; Brooker et al., 2008).

En el contexto de las invasiones, se ha observado que distintos factores pueden condicionar el tipo de interacciones establecidas entre las plantas invasoras y el ensamble de aves frugívoras. La importancia relativa de la riqueza y la abundancia de dispersores legítimos puede variar según el escenario analizado. Por ejemplo, una alta riqueza de dispersores adquiere mayor importancia a medida que la abundancia aves de este grupo decae; pero en contrapartida una elevada abundancia de individuos de unas pocas especies dispersoras generalistas, podría mitigar la disminución en la riqueza del grupo y así mantener el servicio de dispersión (Rumeau et al. 2017; Quitián et al. 2018). No obstante, las plantas exóticas de frutos carnosos no solo interactúan con los dispersores sino que establecen interacciones con aves frugívoras nativas, que varían entre los extremos de mutualismo (dispersión legítima) y

antagonismo (predación de semillas) (Mandon-Dalger et al., 2004). Esto ocurre por la variabilidad en la forma en que las aves manipulan/consumen los frutos y que determina el tipo de interacción resultante, permitiendo la clasificación de los frugívoros en tipos de grupos funcionales (i.e. dispersores legítimos, consumidores de pulpa y depredadores de semillas; Schupp, 1993). La proporción de frutos consumidos por uno u otro grupo de frugívoros afectaría la cantidad de semillas efectivamente dispersadas de la especie exótica (Montaldo, 1993; Montaldo, 2000; Mokotjomela et al., 2016; Simmons et al., 2018), aumentando la chance de invasión conforme prevalezcan dispersores legítimos en el ensamble de aves frugívoras (Traveset et al., 2014). Esta prevalencia puede verse afectada por cambios en parámetros de la diversidad del ensamble de frugívoros (riqueza, abundancia y proporción relativa de dispersores versus el total de frugívoros), asociados a gradientes ambientales (Ferber et al. 2014; Blake & Loiselle 2000). En consecuencia para evaluar la efectividad de la dispersión de semillas se debe analizar la relación que existe entre la riqueza y abundancia de dispersores legítimos respecto a los otros grupos funcionales de frugívoros (predadores de semillas y/o consumidores de pulpa).

Numerosos antecedentes destacan la existencia de patrones de diversidad de aves a lo largo de gradientes ambientales, particularmente asociados a cambios en altitud (Terborgh, 1977; Herzog, 2005). Si bien el patrón global de diversidad de especies a lo largo de gradientes altitudinales más común sería una curva unimodal (Nogués-Bravo et al. 2008), la mayoría de los patrones de recambio de aves asociados a gradientes altitudinales muestran una disminución de la riqueza de especies de aves conforme aumenta la altitud (Brown & Gibson, 1983; Begon et al. 1990; Kattan & Franco, 2004; Ferger, 2014). De manera similar al patrón mencionado de diversidad de aves en gradientes altitudinales, se ha reportado en ambientes de montaña una disminución en la diversidad de plantas invasoras en relación al incremento altitudinal (Pauchard et al., 2009). Sin embargo, a nuestro conocimiento, no existen trabajos que analicen la relación entre la variación de la diversidad de aves debida a gradientes altitudinales y la dispersión de semillas invasoras. Esta caracterización toma relevancia, dado que una de las principales restricciones a la expansión altitudinal de especies invasoras es la disminución de presión de propágulos desde las partes bajas hacia mayores altitudes (Pauchard et al., 2009, Alexander et al., 2011; Giorgis et al. 2016).

En el contexto de invasiones en gradientes altitudinales, las montañas de Córdoba están experimentando una creciente invasión por leñosas exóticas ornitócoras (Giorgis et al., 2011a & 2017). Si bien la mayor riqueza de plantas invasoras se concentra en las partes bajas,

el arbusto asiático *Cotoneaster franchetii* Bois (Rosaceae) se distribuye en un amplio rango altitudinal desde los 700 hasta los 2000 msnm, siendo una de las especies exóticas leñosas más abundantes en las partes altas de las Sierras Grandes (Díaz Vélez et al., 2018). Se ha sugerido que la dispersión ornitócora juega un rol fundamental en su naturalización y expansión en la región (Giorgis & Tecco, 2014; Lett et al., 2015; Díaz Vélez et al., 2018). Sin embargo, se desconoce cómo varía el servicio de dispersión de semillas de esta especie a lo largo de su rango altitudinal de distribución. De acuerdo a los antecedentes globales acerca del rol de las aves frugívoras en los procesos de dispersión de plantas invasoras y el significativo recambio en los ensambles de aves en gradientes altitudinales del mundo (McCain, 2009, McCain & Grytnes, 2010; Kattan, 2004; Vergara-Tabares et al., 2018a), cabe preguntarse (i) **¿Qué impacto tiene el recambio de especies de aves frugívoras sobre la proporción de dispersores legítimos de *C. franchetii* a lo largo del gradiente altitudinal en el cual se distribuye la invasora?**, (ii) **¿hay una prevalencia de dispersores legítimos a lo largo de todo el gradiente que compensa cualquier cambio en la riqueza o abundancia de frugívoros en general?. En resumen, ¿cómo afecta el recambio de especies de aves frugívoras a lo largo de un gradiente altitudinal a la efectividad de dispersión de *C. franchetii*?**

Objetivo general

Determinar si las variaciones altitudinales en el ensamble de aves frugívoras redundan en variaciones de la efectividad de dispersión de *C. franchetii*.

Objetivos específicos

- Caracterizar el recambio de especies de aves a lo largo del gradiente altitudinal abarcado por la invasora *C. franchetii*.
- Categorizar las especies de aves frugívoras presentes a lo largo del gradiente estudiado según su rol funcional en: (1) Dispersores legítimos, (2) Consumidores de pulpa y (3) Predadores de semilla.
- Comparar el nivel de frugivoría entre grupos funcionales de aves frugívoras sobre *C. franchetii* a lo largo del gradiente altitudinal, ¿cómo impacta cada grupo funcional en el consumo observado entre diferentes altitudes?
- Determinar cómo impacta el recambio de especies frugívoras asociado a la altitud sobre el nivel de consumo de frutos de *C. franchetii* por dispersores legítimos.

Hipótesis

Las variaciones a lo largo del gradiente altitudinal en la abundancia de dispersores o en la proporción de dispersores relativa al total de frugívoros afectan la dispersión efectiva de *C. franchetii*.

Predicciones:

1. De acuerdo a los patrones de riqueza más comunes asociados a gradientes altitudinales se predicen cambios en la composición de los ensambles de aves además de una disminución en la riqueza, de aves en general y frugívoras en particular, a medida que se ascienda en el gradiente altitudinal

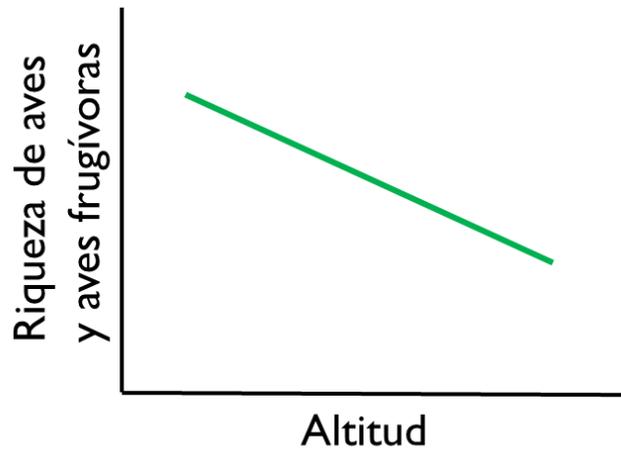


Figura 1. Patrón esperado de riqueza de los ensambles de aves y aves frugívoras conforme se avance en el gradiente altitudinal.

2. Se predice un mayor consumo proporcional por dispersores de semillas de *C. franchetii* en las altitudes que contengan mayor proporción de dispersores legítimos en términos de su abundancia y abundancia relativa respecto al total de frugívoros (Fig. 2). Se desconoce en qué altitud dicha proporción será mayor.

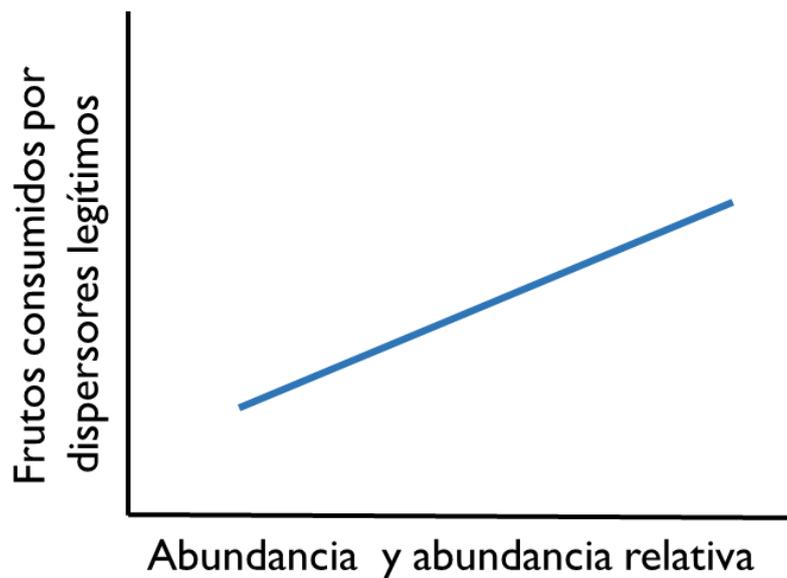


Figura 2. Consumo proporcional de frutos por dispersores legítimos a medida que la abundancia y abundancia relativa de individuos dispersores legítimos sea mayor.

3. Dado que se predice una disminución en la riqueza de aves frugívoras con la altitud y que se desconoce cómo varía la abundancia de dispersores legítimos en relación a la altitud, se muestran tres escenarios posibles según qué factor tenga un efecto significativo sobre la dispersión de semillas (Figura 3): A) En el caso de que se observe una disminución y covariación entre la riqueza y abundancia de aves frugívoras o dispersoras conforme se incrementa la altitud se predice que el consumo de frutos se vería influenciado de manera directa por ambas variables. B) En el caso de que la abundancia de dispersores se mantenga constante a pesar de una disminución de la riqueza con la altitud, se espera que no haya un efecto sobre el consumo de frutos C) Finalmente, en el caso de que se observe un incremento en la abundancia de dispersores conforme aumente la altitud (contrariamente a la variación de la riqueza), se esperaría un efecto de la interacción entre la riqueza y la abundancia de dispersores sobre el consumo de frutos. Este efecto de la interacción se podría traducir en que el consumo de frutos se vería compensado, es decir la riqueza tendría un mayor peso sobre la dispersión de semillas a altitudes bajas mientras que la abundancia tendría un mayor peso a altitudes superiores.

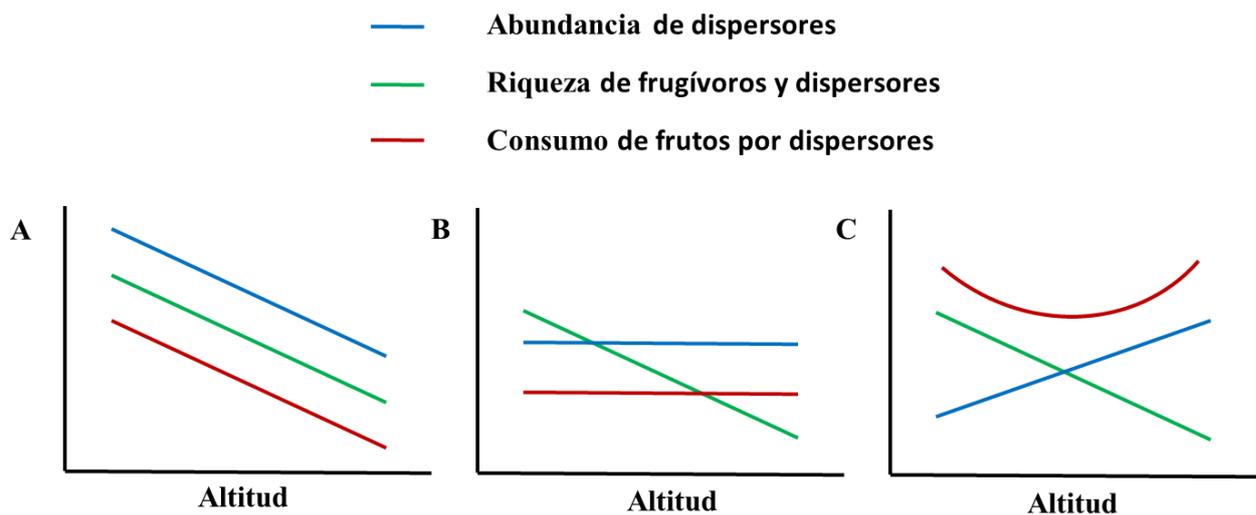


Figura 3. Consumo de frutos por dispersores bajo tres escenarios hipotéticos de interacción entre las variables explicativas “Riqueza de frugívoros y dispersores” y “Abundancia de dispersores” a lo largo de un gradiente altitudinal. **A)** Covariación entre las dos variables explicativas. No puede identificarse la responsable del efecto sobre el consumo de frutos. **B)** Disminución de la riqueza de frugívoros y dispersores sin efecto alguno sobre la variable dependiente, la cual se mantiene constante al igual que “Abundancia de dispersores”. **C)** Compensación del consumo de frutos por dispersores conforme se avanza en el gradiente.

Metodología

Área de estudio y diseño experimental

El área de estudio comprende una franja altitudinal entre los 670 y los 1800 msnm en la ladera oriental de las Sierras Grandes de Córdoba. La vegetación del área corresponde al distrito del Chaco Serrano en la provincia fitogeográfica Chaqueña (Cabrera, 1976), aunque la vegetación de las partes más altas presenta numerosos elementos andinos (Cabido et al., 1998). A grandes rasgos, el área de estudio abarca una serie de pisos altitudinales de vegetación: desde el extremo inferior del Bosque Serrano (500 – 1300 msnm) dominado por *Schinopsis marginata* y *Lithraea molleoides*, pasando por un piso intermedio de matorrales (1300 – 1700msnm) llamado localmente Romerillal, dominado por *Baccharis aliena*; y finalmente, pastizales de altura (1700 – 2790 msnm) con parches de bosques de *Polylepis australis* (Luti et al., 1979). Actualmente se cuestiona la existencia del cinturón de Romerillal propuesto por Luti et al (1979) y se describe a la franja altitudinal desde 1300-1700 msnm como un área compuesta por diversos tipos florísticos y casi todos los tipos fisonómicos. La ausencia de fisonomías boscosas en esta franja y en los sitios altitudinales superiores respondería más al régimen de disturbios (herbívora e incendios) y a una lenta recuperación de las vegetación causado por la severidad climática de dichas altitudes, que a limitantes fisiológicas de las especies (Cingolani et al. 2008; Giorgis et al. 2017).

Si bien no se conoce exactamente la forma del patrón de diversidad de aves a lo largo del gradiente altitudinal de la región, diversos estudios (Nores et al., 1983, Ordano, 1996; Salvador et al., 2016; Vergara-Tabares et al., 2018a) sugieren un importante recambio en la riqueza, composición y abundancia de aves a lo largo del mismo. En el rango altitudinal abarcado por el área de estudio, la temperatura media anual varía desde los 16°C a los 11°C. La precipitación es estacional, concentrada entre Octubre a Abril, con una media anual de aproximadamente 600 mm a 887 mm desde los 770 a los 1800 msnm (Vázquez et al. 1979; Cabido et al. 1987; Ugarte et al., 2006). El rango altitudinal contemplado en este estudio no abarca todo el gradiente altitudinal de las Sierras Grandes de Córdoba el cual se extiende hasta los ~2800 msnm, sino que se corresponde con el que actualmente es abarcado por las poblaciones del arbusto invasor *C. franchetii* en el área (Ferrero 2018, ver abajo). Es decir, de acuerdo a los objetivos de esta tesina, la caracterización del ensamble de aves se circunscribe

a una primera descripción del ensamble de aves presente a lo largo del gradiente altitudinal abarcado hoy por la invasora en el período de fructificación de la especie. Específicamente, se seleccionaron tres sitios de estudio, correspondientes a tres poblaciones de *C. franchetii* distribuidas a lo largo del gradiente con intervalos de aproximadamente 300 a 700 metros de elevación (Figura 4). El sitio correspondiente al extremo de menor altitud (670 – 700 msnm) se localiza cercano al pueblo de Cuesta Blanca (31°28'31.75"S, 64°35'42.42"O). El sitio de la altitud intermedia (1060 – 1100 msnm) se localiza dentro de la estancia “Las Higueritas”, próximo a la ruta provincial 34 (31°35'02.8"S, 64°37'27.4"O). Finalmente, el sitio del extremo de mayor altitud (1760 – 1800 msnm) está localizado próximo a la Quebrada de Batán (31°35'53.6"S, 64°43'10.0"O).

Para minimizar sesgos asociados a la densidad de los individuos focales y a la oferta de frutos de otras especies se seleccionaron poblaciones de *C. franchetii* similares en términos de abundancia de la especie focal y se midió la oferta de frutos de la vegetación vecina a los fines de incluirlo en los modelos (ver abajo) (Blendinger et al. 2012; Smith et al. 2014). En general, en el piso inferior (700 msnm) se encontraron otras especies en período de fructificación además de la especie focal como: *Ligustrum lucidum*, *Pyracantha angustifolia*, *Pyracantha coccinea*, *Cotoneaster glaucophyllum* y *Lithraea molleoides*. En el piso intermedio también se encontraron árboles y arbustos con frutos además de *C. franchetii*, como *Lithraea molleoides*, *Celtis ehrenbergiana*, *P. angustifolia*, *P. coccinea* y *C. glaucophyllum*. Por el contrario en el piso altitudinal superior (1800 msnm) la única especie presente en su período de fructificación resultó ser *C. franchetii*.

Especie de estudio

Cotoneaster franchetii Bois es una especie nativa de China, la misma fue introducida en Sudamérica y en otros continentes como una planta ornamental debido a que posee frutos muy vistosos, eventualmente se ha dispersado desde los jardines naturalizándose o convirtiéndose en invasora (Richardson & Rejmanek, 2011). En la provincia de Córdoba tiene un amplio rango de distribución, invadiendo áreas correspondientes a Bosque Serrano en las Sierras Chicas (Giorgis et al. 2011a) pero siendo además de las pocas leñosas invasoras que actualmente llega a los pisos superiores de las Sierras Grandes (2012 msnm; Giorgis et al. 2011b). En el área de estudio, la distribución altitudinal de las poblaciones de esta invasora

llega a los 1870 msnm (Ferrero, 2018). Es un arbusto perenne, de 1 a 2 m de altura con ramas que penden, las cuales son atractivas para aves que perchan. Sus flores son de color rosado y son pequeñas, las mismas se agrupan en inflorescencias con 5-15 flores axilares dispuestas en corimbos. Los frutos se producen de manera sincrónica en grandes números por individuo, son ligeramente elongados de 6-9 mm de diámetro (Sersic et al. 2015), de un color rojo brillante cuando están maduros y contienen 2-3 semillas internas (Díaz-Vélez et al. 2018). En el centro de Argentina la floración ocurre desde Octubre a Enero (Sersic et al. 2015), y los frutos maduros están disponibles desde Marzo (verano tardío) hasta Septiembre (invierno tardío) (Giorgis et al. 2014), lo que contrasta con los períodos de fructificación de la mayoría de las especies nativas de frutos carnosos (Gurvich et al. 2005). En Quebrada del Condorito se ha observado el consumo de los frutos de *C. franchetii* por dos especies de aves: Zorzal Chiguanco (*Turdus chiguanco*) y Chingolo (*Zonotrichia capensis*), las cuales difieren en su comportamiento de forrajeo, siendo dispersora legítima, la primera, y predadora de semillas, la segunda, teniendo consecuencias inmediatas para la dispersión de semillas (Díaz-Vélez et al. 2018).

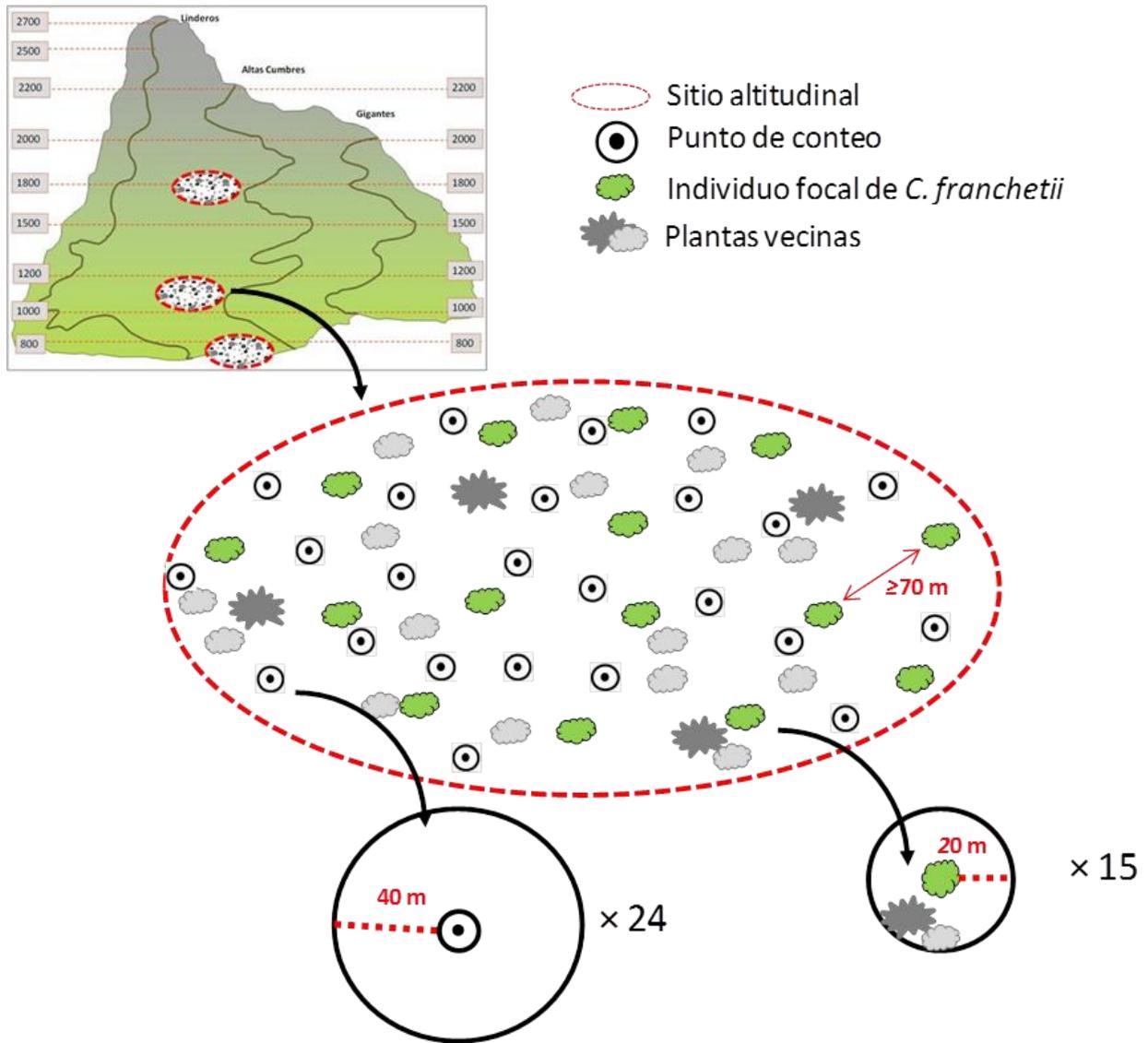


Figura 4. Localización de los sitios de estudio, se señalan los tres pisos altitudinales en los que se trabajó (arriba). Esquema simplificado de uno de los pisos altitudinales (abajo), señalando los puntos de conteo de aves ($\times 24$) para caracterizar los ensambles de aves y los arbustos focales ($\times 15$) donde se cuantificaron los eventos de frugivoría con su respectivo vecindario donde se estimó la cantidad de frutos carnosos.

Caracterización de los ensambles de aves a lo largo del gradiente altitudinal

Se utilizó un diseño con puntos de conteo con un radio fijo de 40 m para caracterizar el recambio de aves a lo largo del gradiente de invasión. Para ello se establecieron 24 puntos distribuidos en cada uno de los pisos altitudinales invadidos por *C. franchetii* (Figura 4). En cada punto de conteo se registró la identidad taxonómica y la abundancia de todas las especies vistas y oídas durante un periodo de 10 minutos. El conteo de las aves fue realizado durante el período matutino (Ralph et al. 1996) en el mes de septiembre.

Cuantificación de eventos de frugivoría y clasificación funcional de aves frugívoras

La toma de datos fue llevada a cabo dentro del período de fructificación de *C. franchetii* (ver descripción de la especie), concentrando los muestreos entre inicios del mes de Junio y finales de Julio. Debido a que puede haber superposición en la fructificación con otras especies congéneres (*i.e.* *C. glaucophyllus*) y otras exóticas del género *Pyracantha*, se priorizó la toma de datos en el menor periodo de tiempo posible para evitar sesgos asociados a cambios de la oferta de alimento debido a la fructificación de estas otras especies que se encuentren presentes en el ensamble vegetal de dichas áreas.

Para las observaciones de frugivoría, se seleccionaron dentro de cada altitud, 15 individuos focales de la especie *C. franchetii*. Los individuos seleccionados se hallaron separados por una distancia mínima de 70 metros, y tuvieron altura, copa y tamaño de cosecha similares (Figura 4). En cada arbusto focal se registró y cuantificó durante un total de 4 horas, el número de individuos por especie de ave que consumiera sus frutos y el número de frutos consumidos por cada ave (60 hs de observación por altitud y 180 horas de observación en total). Además, mientras se realizaban las observaciones de eventos de frugivoría, se registró la presencia y abundancia de todas aquellas aves frugívoras presentes en el vecindario del individuo focal (definido como la superficie incluida dentro de un radio de 20 m alrededor del árbol focal) durante el tiempo de muestreo.

Dichas especies de aves fueron clasificadas según el grupo funcional de frugívoros al que pertenecieran (1- Dispersores legítimos, 2- Consumidores de pulpa y 3- Predadores de semillas; según Schupp, 1993) de acuerdo a la forma en que manipularan los frutos. Cabe destacar que el grupo de los consumidores de pulpa constituye un gris en la clasificación de las aves frugívoras en cuanto a su rol frente al servicio de dispersión de semillas, ya que se caracterizan por ser un grupo en el que tienen comportamientos tanto de forrajeo como de post-forrajeo muy diversos. En general, no dispersan la semilla lejos de la planta materna, ni la destruyen, usualmente picotean el fruto y las semillas eventualmente caen debajo de la planta materna (Jordano & Schupp, 2000). Por ende por más que existan consumidores de pulpa que brinden el servicio de remoción de la pulpa que pudiera otorgarle a la semilla una ventaja germinativa, al no desplazarla del sitio original, no contribuirían a la dispersión de semillas propiamente dicha (Jordano et al. 2007; Schupp, 2010). Es por ello que en este trabajo se observó el comportamiento de forrajeo y manipuleo del fruto de los consumidores de pulpa, se los describió y se los cuantificó, pero en cuanto al tratamiento de los datos se

consideró su rol más cercano a un predador de semillas, que a un dispersor legítimo, es decir no se consideró su aporte al servicio de dispersión de semillas.

Por último, cabe destacar que muchas de las aves frugívoras debido a sus características morfológicas varían en su rol respecto al servicio de dispersión de semillas de acuerdo a la especie vegetal con la cual interactúan. Es por eso que la clasificación de los frugívoros dentro de cada uno de los grupos funcionales antes descritos es específico a cada interacción planta ornitócora-ave frugívora (Snow & Snow, 1988).

Estimación de la oferta de frutos en el vecindario

Debido al recambio de especies vegetales a lo largo del gradiente altitudinal y a la disminución del número de especies exóticas invasoras de frutos carnosos conforme aumenta la altitud (cuya fructificación coincide con la de *C. franchetii*), podría ocurrir que la oferta de frutos difiera entre los pisos altitudinales pudiendo afectar así a la intensidad de frugivoría en cada uno de ellos (Blendinger et al. 2012; Gleditsch & Carlo, 2011). De acuerdo a esto, se estimó el número de frutos disponibles tanto de la planta focal como así también el número de frutos presentes en el vecindario de cada planta focal (radio de 20 m). Estas últimas fueron agrupadas como conoespecíficas o heteroespecíficas, sin distinguir entre especies particulares. La descripción y caracterización del patrón de variación de frutos heteroespecíficos y conoespecíficos se analizan en el anexo 2. La cantidad estimada de frutos en el vecindario de cada planta focal fue utilizada como una covariable en los modelos estadísticos (ver siguiente sección).

La estimación de la oferta de frutos tanto de *C. franchetii* como de las otras especies vegetales presentes en el vecindario, se realizó contando el número de frutos en tres ramas representativas de la planta obteniéndose un valor promedio; luego se contó el número de ramas presentes en tres brazos representativos de la planta y se promediaron los valores; luego se realizó un recuento del número de brazos que poseían frutos; y, finalmente, se multiplicó dicho número por los valores promedios obtenidos anteriormente (modificado de Ferreras & Galetto, 2010).

Análisis estadístico

a. Caracterización del ensamble de aves y aves frugívoras en el gradiente altitudinal

Se caracterizó el ensamble de aves de cada uno de los sitios altitudinales en términos de la riqueza y la abundancia de cada una de las especies. A continuación se calcularon los índices de diversidad alfa: Riqueza, índice de Simpson, índice de Shannon y Equitatividad. Finalmente se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y comparaciones de a pares (Conover, 1999) para identificar si existían diferencias significativas en la riqueza e índices de diversidad de los ensambles de aves entre los tres pisos altitudinales.

Para evaluar el grado de recambio de especies o las diferencias en la diversidad alfa entre los ensambles de aves de los tres pisos altitudinales se calculó la diversidad Beta (Whittaker, 1956). Luego, para evaluar si existían diferencias en la composición de los ensambles entre las diferentes altitudes a lo largo del gradiente se realizó un análisis PERMANOVA a Una Vía de a pares entre los tres sitios altitudinales. Finalmente, mediante un análisis SIMPER se identificaron a las principales especies responsables de la disimilitud global entre los ensambles de aves a lo largo del gradiente. Por medio de curvas de rango abundancia se identificaron aquellas especies dominantes y también aquellas que estaban ausentes en cada uno de los pisos altitudinales (Anexo 1. Figura 1 A, B y C). Todos los análisis se realizaron mediante los softwares PAST (Hammer et al. 2001) e INFOSTAT (Di Rienzo et al. 2016).

Adicionalmente, se procedió a analizar si el recambio de aves a lo largo del gradiente altitudinal redundaba en variaciones en el ensamble de aves frugívoras. Para esto se realizó la misma serie de pasos que en la sección previa incorporando sólo a aquellas especies de aves que se observaron alimentándose de frutos (ver sección “Cuantificación de eventos de frugivoría y clasificación funcional de aves frugívoras” para detalles de observaciones de frugivoría) en los arbustos focales. Para todos los análisis se usó un nivel de significancia igual a 0,05.

b. *Eventos de frugivoría*

Para evaluar la proporción del total de frutos consumidos de *C. franchetii* por cada uno de los grupos funcionales de aves frugívoras entre los tres pisos altitudinales, se realizó un Test Exacto de Fisher empleando el software INFOSTAT (Di Rienzo et al. 2016). Particularmente, se comparó la proporción de frutos consumidos por cada grupo funcional (i.e. dispersores legítimos, consumidores de pulpa y predadores de semillas) entre los tres pisos altitudinales.

Para evaluar el impacto del recambio de aves asociado a la altitud sobre el nivel de consumo de frutos de *C. franchetii* por dispersores legítimos se empleó un modelo lineal generalizado (MLG) inflado en ceros. Se utilizó una distribución Poisson para el error debido a que los datos provienen de conteos (Zurr et al. 2009). En el modelo se incluyeron como variables explicativas: la altitud, la abundancia de dispersores, la cantidad de frutos carnosos presentes en el vecindario y las interacciones entre la altitud y la abundancia de dispersores y entre la altitud y la cantidad de frutos en el vecindario; mientras que la variable respuesta fue el número de frutos consumidos por dispersores legítimos por planta focal. Para determinar qué combinación de variables regresoras se incluirían en el modelo, se realizó un análisis de correlación de Pearson entre todas las variables correspondientes a la caracterización del ensamble de aves (riqueza y abundancia de dispersores) y del vecindario (frutos del vecindario, frutos de la planta focal) a fin de no emplear variables redundantes, es decir que estén correlacionadas ($\rho > 0,6$). El modelo emplea para su análisis, dos n diferentes, en una primera etapa elabora una matriz con distribución binomial, es decir de ocurrencia o ausencia e incluye a todas las unidades experimentales (arbustos focales de *C. franchetii*; $n=45$). En una segunda etapa elabora una nueva matriz incluyendo solamente las unidades experimentales (arbustos focales) donde se observó consumo por dispersores legítimos, por tal motivo es que en esta etapa el n empleado es menor que en la etapa anterior ($n_{700}=4$, $n_{1100}=4$ y $n_{1800}=6$, para cada sitio altitudinal). Los paquetes glmmADMB (Skaug et al., 2012) y pscl (Jackman et al., 2017) permitieron realizar el MLG inflados en ceros en el software RStudio (R Core Team, 2016).

Resultados

Caracterización del ensamble de aves a lo largo del gradiente

Se encontraron diferencias significativas tanto de la riqueza de aves como de los índices de diversidad alfa de Simpson y Shannon entre las tres altitudes estudiadas, indicando un patrón general de empobrecimiento del ensamble conforme se avanza en el gradiente altitudinal (Tabla 1). En particular se encontró que la riqueza disminuye significativamente a partir de la altitud intermedia (1100 msnm) mientras que en términos de índices de diversidad, la disminución es significativa a partir del piso superior (1800). La equitatividad, por el contrario no mostró diferencias significativas entre los ensambles de aves de los diferentes pisos altitudinales (Tabla 1).

	Piso altitudinal			Valor de H	Valor p
	700 msnm	1100 msnm	1800 msnm		
Riqueza	A 33 (5,63±2,50)	B 28 (4,00±1,73)	B 16 (3,19±1,44)	13,48	0,001
Índice de Simpson	A 0,94 (0,73±0,14)	A 0,94 (0,63±0,22)	B 0,73 (0,50±0,24)	17,65	0,0001
Índice de Shannon	A 3,02 (1,51±0,45)	A 3,05 (1,19±0,50)	B 1,75 (0,88±0,47)	16,68	0,0002
Equitatividad	0,62 (0,89±0,09)	0,75 (0,93±0,07)	0,36 (0,86±0,14)	3,39	0,1809

Tabla 1. Comparación no paramétrica (Kruskal-Wallis) de los parámetros de diversidad de los ensambles de aves en los tres sitios altitudinales. Se presentan los valores absolutos por altitud y las medias y desvíos entre paréntesis. Las letras en negrita indican diferencias entre las medias entre las tres altitudes ($p < 0,05$).

Además de la disminución en la riqueza de aves hacia el extremo de mayor altitud, se observó un recambio en la composición de especies de los ensambles de aves a lo largo del gradiente de elevación. Los valores del Índice de Diversidad Beta de Whittaker, que refleja una disimilitud, muestran que los sitios más cercanos son menos disimiles siendo la mayor disimilitud entre los sitios de 700 y 1800 msnm (0,80). La disimilitud de los ensambles de aves entre los pisos de 700 y 1100 msnm fue de 0,41 y entre los pisos de 1100 y 1800 msnm fue de 0,68. El análisis PERMANOVA a Una Vía indicó la existencia de diferencias significativas en la composición entre los ensambles de aves presentes en cada uno de los pisos altitudinales ($F = 6,689$; $p = 0,0001$). Por su parte, el análisis SIMPER para dichos ensambles de aves identificó siete especies de aves como las responsables del 50% de su

diferencia. Entre las tres primeras que poseen la mayor contribución porcentual a la disimilitud total de los ensambles se encuentran, el Zorzal Chiguanco (*Turdus chiguanco*), el Chingolo (*Zonotrichia capensis*), y la Paloma Ala Manchada (*Patagioenas maculosa*) las cuales se corresponden además con las especies con mayor abundancia relativa en al menos uno de los tres pisos altitudinales (Tabla 2).

Especie	Contribución %	Contribución % acumulada	Abundancia relativa		
			700 msnm	1100 msnm	1800 msnm
<i>Turdus chiguanco</i>	17,29	17,29	0,08	0,07	0,45
<i>Zonotrichia capensis</i>	10,51	27,8	0,03	0,14	0,22
<i>Patagioenas maculosa</i>	6,587	34,39	0,13	0,06	0,01
<i>Sappho sparganura</i>	5,519	39,91	0,09	0,03	0,00
<i>Zenaida auriculata</i>	4,965	44,87	0,08	0,04	0,00
<i>Saltator aurantiirostris</i>	4,502	49,38	0,09	0,03	0,00
<i>Myiopsitta monachus</i>	4,456	53,83	0,11	0,06	0,00

Tabla 2. Resultados de un análisis SIMPER entre los ensambles de aves registrados en cada uno de los pisos altitudinales (700, 1100 y 1800 msnm respectivamente) a partir de puntos de conteo. Se muestra la contribución porcentual y acumulada de cada especie a la disimilitud global entre los ensambles. Además se muestra la abundancia relativa promedio de cada especie.

En el Anexo 1, se presentan las curvas de rango abundancia de los ensambles de aves de los tres pisos altitudinales (Figura 1: A, B y C) y la tabla del análisis SIMPER completa (Figura 2).

Caracterización del ensamble de frugívoros de C. franchetii

El ensamble de aves frugívoras registrado sobre los individuos focales y vecindario de *C. franchetii* (Figura 4) en la temporada de fructificación también mostró diferencias significativas entre pisos altitudinales. Específicamente, se observó una disminución en la riqueza y diversidad, y un incremento en la equitatividad en el sitio de mayor altitud con respecto a la elevación intermedia y la más baja (Tabla 3).

	Piso altitudinal			Valor de H	Valor p
	700 msnm	1100 msnm	1800 msnm		
Riqueza	A 8 (3,29±1,59)	A 11(3,67±2,26)	B 3 (1,64±0,63)	10,08	0,0051
Índice de Simpson	A 0,76 (0,50±0,27)	A 0,84 (0,48±0,28)	B 0,47 (0,26±0,24)	8,40	0,0139
Índice de Shannon	A 1,61 (0,92±0,54)	A 2,04 (0,90±0,59)	B 0,78 (0,38±0,36)	8,44	0,0137
Equitatividad	A 0,62 (0,87±0,09)	A 0,70 (0,84±0,14)	B 0,73 (0,96±0,06)	8,44	0,0133

Tabla 3. Comparación no paramétrica (Kruskal-Wallis) de los parámetros de diversidad de los ensambles de aves frugívoras de *C. franchetii* en los tres sitios altitudinales. Se presentan los valores absolutos por altitud y las medias y desvíos entre paréntesis. Las letras en negrita indican diferencias entre las medias entre las tres altitudes ($p < 0.05$).

En concordancia con el patrón general del ensamble completo, se detectaron diferencias significativas en la composición y en los rangos de abundancia del ensamble de frugívoros a lo largo del gradiente. Los valores del Índice de Diversidad Beta (Whittaker, 1975) entre los ensambles de aves frugívoras de los pisos altitudinales fueron los siguientes: 700-1100msnm 0,36; 1100-1800msnm 0,63; 700-1800msnm 0,67. El análisis PERMANOVA a Una Vía entre los ensambles de aves frugívoras de los diferentes pisos altitudinales mostró que dichos ensambles difieren significativamente en cuanto a su composición ($F = 9,589$; $p = 0,0001$). A continuación, un análisis SIMPER puso en evidencia que tan sólo cinco especies explican casi el 80% de la disimilitud entre los ensambles de aves frugívoras a lo largo del gradiente altitudinal (Tabla 4). Tabla completa del análisis SIMPER de los ensambles de frugívoros en Anexo 1, Tabla 2.

Taxón	Contribución %	Contribución % acumulada	Abundancia relativa		
			700 msnm	1100	1800
<i>Turdus chiguanco</i>	25,69	25,69	0,23	0,21	0,66
<i>Zonotrichia capensis</i>	18,18	43,86	0,04	0,23	0,29
<i>Myiopsitta monachus</i>	13,61	57,48	0,31	0,07	0,00
<i>Patagioenas maculosa</i>	13,39	70,87	0,27	0,06	0,00
<i>Agelaioides badius</i>	8,63	79,49	0,00	0,18	0,00

Tabla 4. Resultados del análisis SIMPER entre los ensambles de aves frugívoras presentes en cada uno de los pisos altitudinales. Se muestra la contribución porcentual y acumulada de cada especie a la disimilitud global entre los ensambles de las diferentes altitudes. Además se muestra la abundancia relativa promedio de cada especie en dichos ensambles.

A continuación en la Figura 5, se muestra un gráfico de rango abundancia del ensamble de aves frugívoras de cada uno de los pisos altitudinales considerados a lo largo del gradiente altitudinal. Se observa que en cada sitio altitudinal cambia la identidad de la especie dominante del ensamble de frugívoros, a los 700 msnm la especie dominante es la Cotorra (*Myiopsitta monachus*), a los 1100 la especie dominante es el Chingolo y a los 1800 msnm la especie dominante es el Zorzal Chiguanco, siendo esta última la segunda especie más abundante a los 1100 msnm y la tercera a los 700 msnm. Es decir su abundancia relativa aumenta a lo largo del gradiente altitudinal.

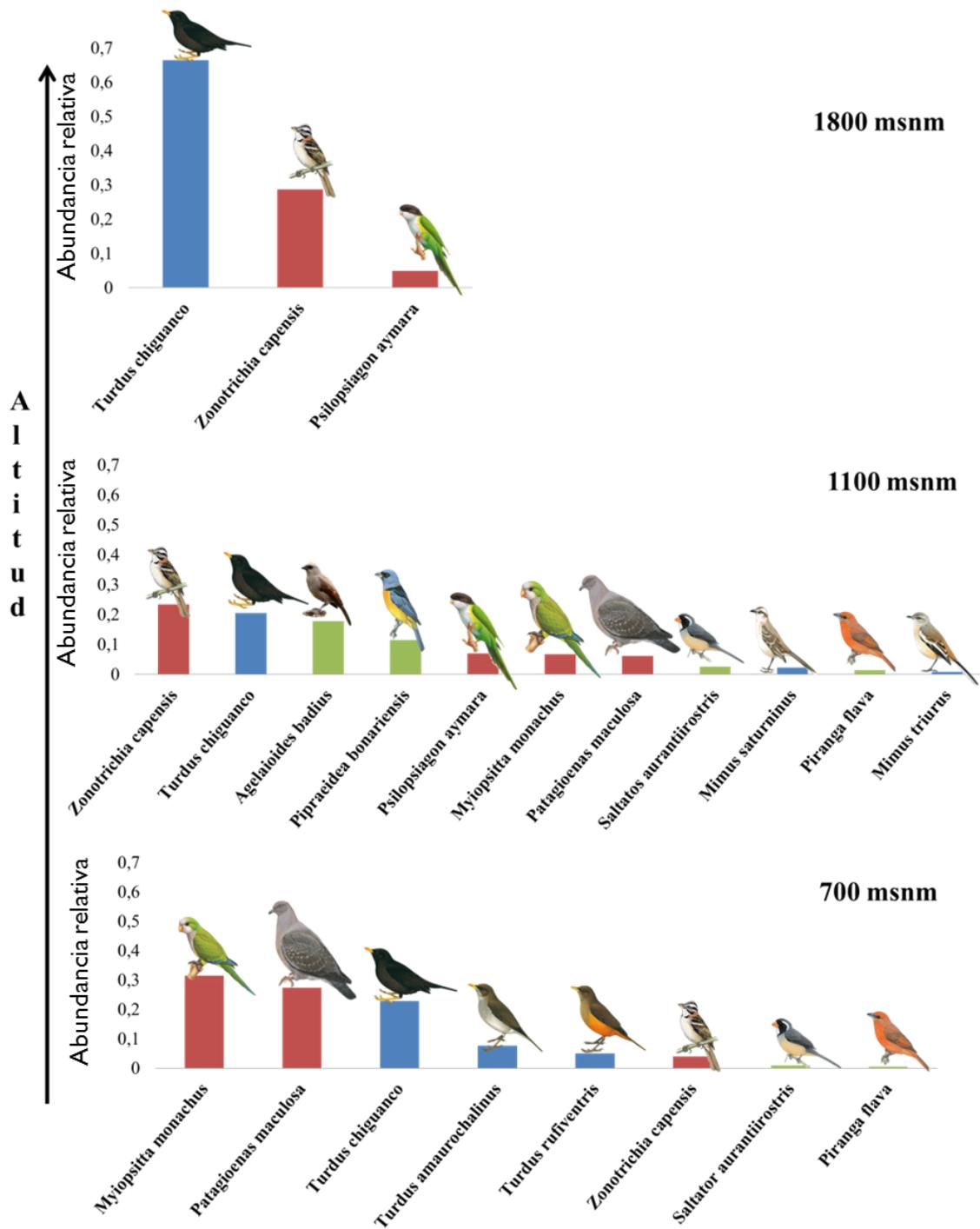


Figura 5. Abundancias relativas por especie del ensamble de aves frugívoras en cada uno de los pisos altitudinales. En azul se muestran los dispersores legítimos, en rojo los predadores de semillas y en verde los consumidores de pulpa.

En la tabla 5 se muestra el listado completo de aves frugívoras de *C. franchetii* observadas durante los conteos de eventos de frugivoría tanto en la planta focal como en su vecindario (ver materiales y métodos sección “*Cuantificación de eventos de frugivoría y clasificación funcional de aves frugívoras*” para más detalles). En la misma se observa el empobrecimiento del ensamble hacia el extremo de mayor altitud. En el caso de los dispersores legítimos, decrece la riqueza de especies conforme se incrementa la elevación, quedando una sola especie, el Zorzal Chiguanco en el piso de mayor elevación (1800 msnm). Dicha especie está presente a lo largo de todo el gradiente altitudinal. En cuanto a los consumidores de pulpa se encontraron las mismas especies en los pisos altitudinales bajos e intermedios, mientras que no se registró ninguna especie a los 1800 msnm. En cuanto a los predadores hay una especie, la Catita Serrana Grande (*Psilopsiagon aymara*) que no se encontró en el piso altitudinal de menor elevación y aparece a los 1100 msnm y permanece a los 1800 msnm; con otras dos especies, la Paloma Ala Manchada y la Cotorra, ocurre lo contrario, se encuentran a los 700 y 1100 msnm pero no fueron registradas en el piso de mayor elevación. La única especie predatora de semillas presente a lo largo de todo el gradiente es el Chingolo.

Rol funcional	Especie	Nombre vulgar	Manipulación del fruto	Presencia en el gradiente		
				700msnm	1100msnm	1800msnm
Dispersores legítimos	<i>Turdus chiguanco</i>	Zorzal Chiguanco	Ingiere el fruto entero	X	X	X
	<i>Turdus amaurochalinus</i>	Zorzal Chalchalero	Ingiere el fruto entero	X		
	<i>Turdus rufiventris</i>	Zorzal Colorado	Ingiere el fruto entero	X		
	<i>Mimus saturninus</i>	Calandria Grande	Ingiere el fruto entero	X	X	
	<i>Mimus triurus</i>	Calandria Real	Ingiere el fruto entero		X	
Consumidores de pulpa	<i>Pipraeidea bonariensis</i>	Naranjero	Picotea el fruto aún fijo al pedúnculo para obtener trocitos de pulpa, o bien lo arranca y extrae la pulpa con el pico dejando caer las semillas.	X	X	
	<i>Piranga flava</i>	Fueguero	Picotea el fruto para obtener trocitos de pulpa.	X	X	
	<i>Saltator aurantiirostris</i>	Pepitero de Collar		X	X	
	<i>Agelaioides badius</i>	Tordo Músico		X	X	
Predadores de semillas	<i>Patagioenas maculosa</i>	Paloma Ala Manchada	Tragan el fruto entero pero destruye la semilla en el pasaje a través del intestino	X	X	
	<i>Myiopsitta monachus</i>	Cotorra	Picotea el fruto para obtener y predar las semillas	X	X	
	<i>Psilopsiagon aymara</i>	Catita Serrana Grande			X	X
	<i>Zonotrichia capensis</i>	Chingolo		X	X	X

Tabla 5. Ensamble de *C. franchetii* registrados durante los conteos de eventos de frugivoría tanto en la planta focal como en su vecindario a lo largo del gradiente. Se ordenan de acuerdo al grupo funcional correspondiente (dispersores legítimos, consumidores de pulpa y predadores) y se indica con una cruz el sitio altitudinal donde se observó su presencia.

A partir de la categorización funcional de las aves frugívoras (Tabla 5) se desprende que en todas las altitudes el grupo de dispersores legítimos posee una menor proporción de especies en relación a las no dispersoras (consumidores de pulpa y predadores). Específicamente, los dispersores legítimos representaron el 37,5% de los frugívoros (3_{riq.} disp.:8_{riq.} total frug.) en el sitio más bajo, el 27,27% (3_{riq.} disp.:11_{riq.} total frug.) en la altitud intermedia y el 33,33% (1_{riq.} disp.:3_{riq.} total frug.) en el extremo de mayor elevación. Sin embargo, este patrón fue diferente al evaluar estas proporciones en términos de abundancia. La abundancia de

dispersores legítimos fue similar a lo largo del gradiente altitudinal a diferencia de los demás frugívoros, y esto se reflejó en un incremento en la abundancia proporcional de dispersores hacia el extremo de mayor altitud (Figura 6). Es decir, en términos de abundancia, los dispersores legítimos representaron el 35,5% de frugívoros en el sitio más bajo (70 abund. disp.: 197 abund. total frug.); el 23,6% (84 abund. disp.: 356 abund. total frug.) en la altitud intermedia y en el extremo de mayor elevación representaron el 66,67% (95 abund. disp.: 143 abund. total frug.) superando a los frugívoros no dispersores (consumidores de pulpa y predadores de semillas, ver materiales y métodos sección “*Cuantificación de eventos de frugivoría y clasificación funcional de aves frugívoras*” para más detalles).

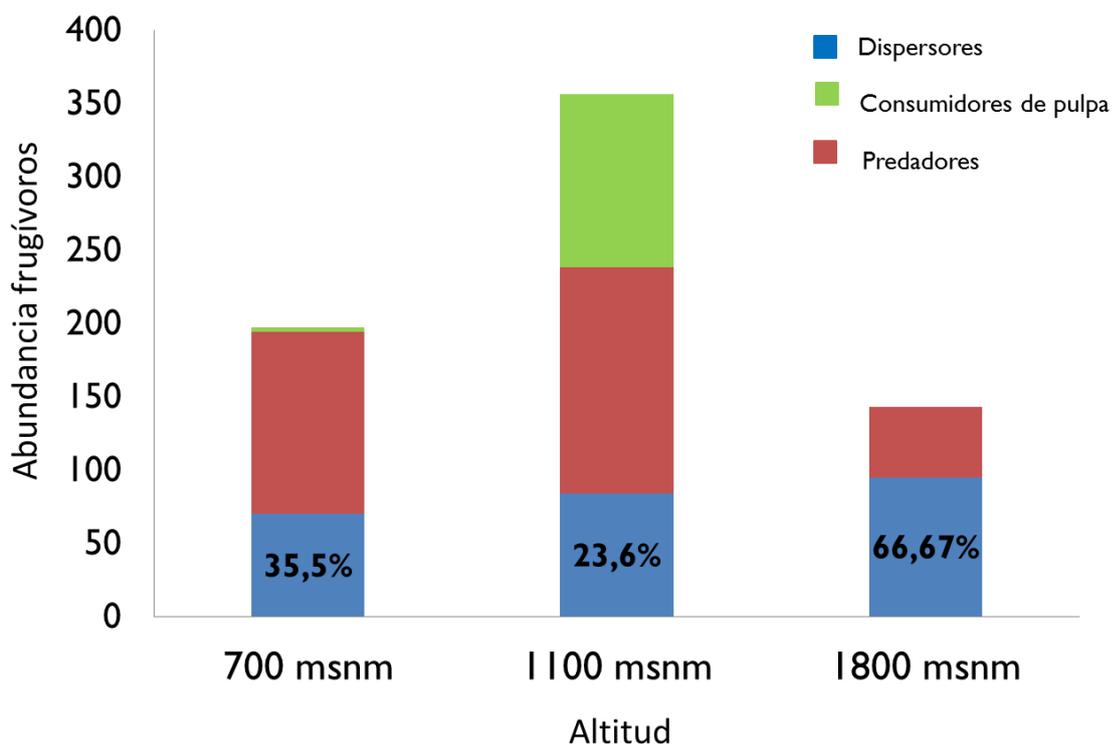


Figura. 6. Abundancia de aves frugívoras de cada grupo funcional en cada sitio altitudinal (en colores). El largo de las barras representa la abundancia total de frugívoros en cada uno de los sitios altitudinales, de izquierda a derecha se encuentra el sitio de menor a mayor altitud. Los valores en el compartimento azul indican el porcentaje de dispersores legítimos en relación al total de frugívoros de cada altitud.

Consumo de frutos de *C. franchetii* a lo largo del gradiente altitudinal

Durante las 180 hs de observación se detectaron 684 frutos consumidos por frugívoros (número de interacciones). Del total de interacciones 139 se debieron a dispersores legítimos, 155 a consumidores de pulpa y 390 a predadores de semilla. Los frutos de *C. franchetii* fueron consumidos a lo largo de todo su distribución en el gradiente altitudinal pero mostrando diferencias en los consumos proporcionales realizados por cada grupo funcional de frugívoros en cada piso altitudinal (Figura 7). Se observa que en la población de *C. franchetii* de menor altitud (700 msnm) el mayor consumo proporcional de frutos es efectuado por predadores de semillas, mientras que en la población de altitud intermedia (1100 msnm) ocurre el mayor consumo por consumidores de pulpa. Finalmente, aunque el mayor consumo proporcional se da por predadores de semillas, el mayor consumo proporcional por dispersores legítimos se da en la población del extremo altitudinal superior (1800 msnm).

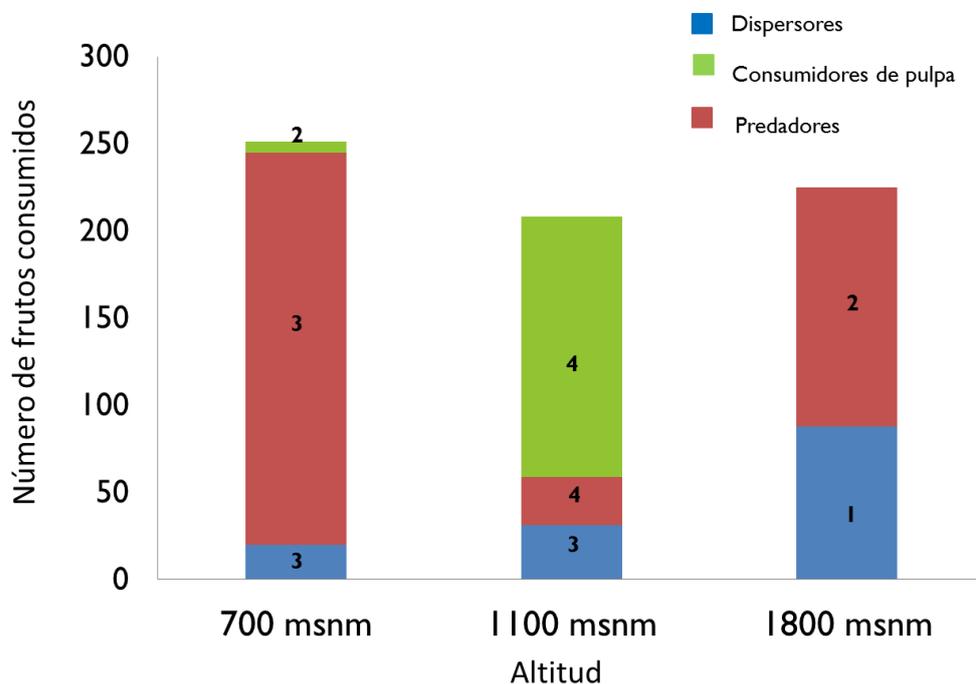


Figura 7. Consumo total sobre *C. franchetii* por altitud (largo de las barras), particionado por grupo funcional. Los números indican riqueza de aves de cada grupo.

El test exacto de Fisher empleado para comparar las proporciones de frutos consumidos indica que existe una relación significativa entre la proporción de frutos consumidos por cada uno de los grupos funcionales de frugívoros y el piso altitudinal. Es decir, si bien en las tres poblaciones de *C. franchetii* el consumo de frutos fue similar, la

participación de determinados grupos funcionales fue diferente en cada altitud. En particular, se observa una mayor proporción de consumo por dispersores legítimos en relación a otros grupos funcionales a medida que se asciende en el gradiente altitudinal. Esta tendencia que se observa en la figura 7 es respaldada por el análisis para el consumo proporcional por dispersores legítimos entre altitudes ($F_{700 \text{ vs. } 1100 \text{ msnm}} = 0,07$, $p = 0,02$; $F_{1100 \text{ vs. } 1800 \text{ msnm}} = 0,24$, $p < 0,0001$; y $F_{700 \text{ vs. } 1800 \text{ msnm}} = 0,31$, $p < 0,001$).

Por último, el MLG inflado en ceros incluyó como variable respuesta a la cantidad de frutos por individuo de *C. franchetii* consumidos por aves dispersoras legítimas y las siguientes variables regresoras: altitud, abundancia de dispersores, riqueza de dispersores y cantidad de frutos del vecindario. Como las interacciones entre, la altitud y la abundancia de dispersores y entre la altitud y la cantidad de frutos en el vecindario no fueron significativas, se excluyeron del modelo final aquí reportado. El MLG inflado en ceros mostró en primer lugar que existe una relación significativa entre el número de frutos consumidos por dispersores legítimos y la altitud ($Z_{4, 10} = 2,804$; $p = 0,005$). Específicamente, el consumo de frutos por dispersores legítimos incrementa con la altitud. Esto se visualiza en la figura 8, en la cual la posición de las líneas de tendencia correspondientes a cada altitud refleja el mayor consumo a los 1800 (línea naranja) con respecto a los 1100 (línea verde) y los 700 (línea azul). En segundo lugar, el modelo indicó la existencia de una relación significativa entre el consumo de frutos por dispersores y la abundancia de dicho grupo ($Z_{4, 10} = 2,415$; $p = 0,015$). Específicamente, se observa una tendencia a un mayor consumo de frutos a medida que incrementa la abundancia de dispersores legítimos (pendiente de las líneas de tendencia). Finalmente el consumo de frutos no se relacionó significativamente con la abundancia de frutos totales en el vecindario ($Z_{4, 10} = 1,239$; $p = 0,215$), ni con la riqueza de dispersores legítimos ($Z_{4, 10} = 1,454$; $p = 0,146$; Figura 8). De acuerdo a este análisis, si bien la ocurrencia de los eventos de frugivoría no se explicaría puntualmente por ninguna de las variables empleadas en el modelo ($Z_{4, 41} = 1,675$; $p = 0,094$), la altitud y la abundancia de dispersores explicarían la intensidad o magnitud de ocurrencia de los eventos.

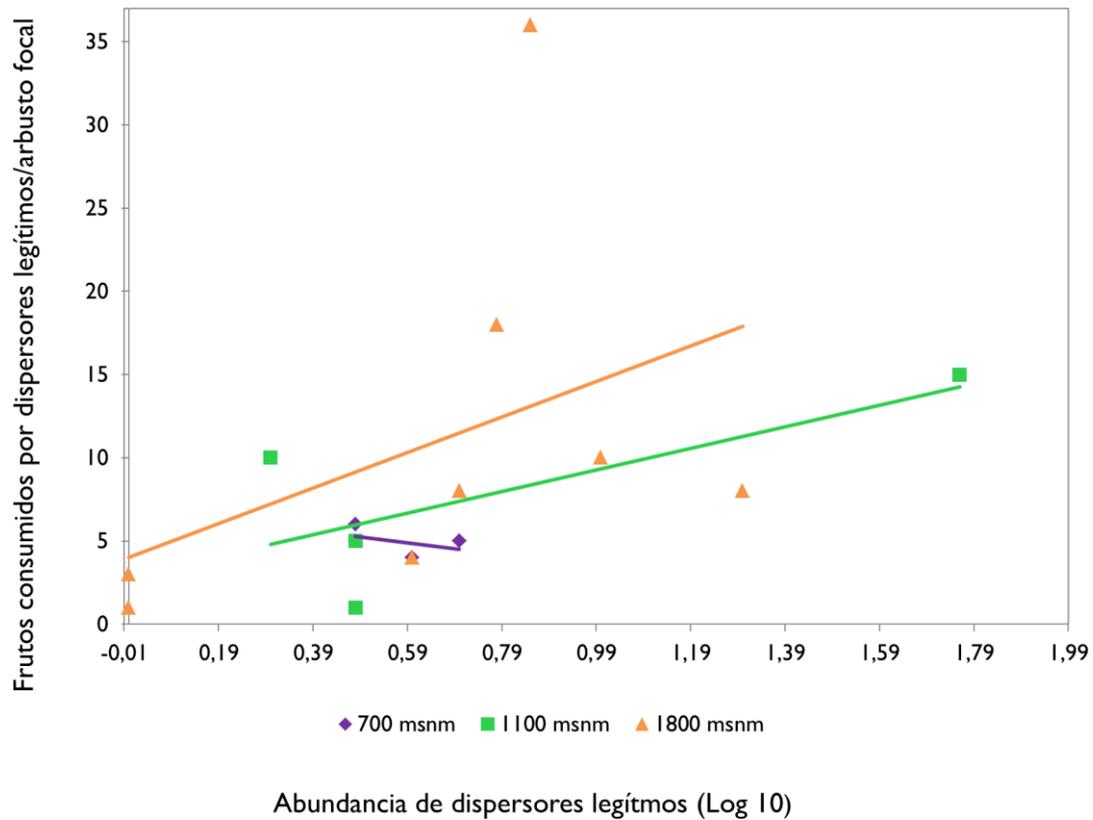


Figura 8. Gráfico de dispersión de aquellas variables que resultaron significativas en el análisis MLG. Se muestra la variable dependiente “consumo de frutos por dispersores legítimos/arbusto focal” y las dos variables regresoras “Abundancia de dispersores legítimos” y “Altitud”. La variable regresora abundancia de dispersores legítimos fue transformada con el logaritmo en base 10 a los fines de poder graficar. Cada punto del gráfico representa una unidad experimental o arbusto focal en el que se observó al menos un evento de frugivoría por dispersores legítimos (n=14). Los puntos en violeta corresponden a unidades experimentales de la población de 700 msnm, en verde las de 1100 msnm y en naranja las de 1800 msnm.

Discusión

Este trabajo constituye el primer reporte que aborda cómo varía la efectividad en la dispersión [en términos cuantitativos (Schupp et al. 2010)] de una especie invasora frente a gradientes ambientales naturales. En el presente estudio se observó que en el rango altitudinal invadido por *C. franchetii* ocurre un recambio y una disminución de la riqueza de especies de aves conforme se asciende en altitud, lo cual se corresponde con lo sugerido en algunos trabajos de la región (Nores et al. 1983; Ordano, 1996; Vergara-Tabares et al. 2018a). Adicionalmente, se observó una marcada variación altitudinal, tanto en la composición como en la abundancia de las especies presentes en el ensamble de aves frugívoras asociadas a *C. franchetii* sobre todo entre el piso altitudinal inferior (700 msnm) y los dos sitios altitudinales más elevados. Por otro lado, esta variación en el ensamble de frugívoros se asoció a cambios en el consumo de frutos de *C. franchetii* por dispersores legítimos. En particular se observó que la variación en la efectividad de la dispersión del arbusto invasor *C. franchetii* a lo largo del gradiente altitudinal estuvo principalmente condicionada por la abundancia de dispersores. Llamativamente y a pesar de ser el sector con menor riqueza de dispersores legítimos (*i.e.* sólo estuvo presente el Zorzal Chiguanco), el mayor consumo por dispersores tanto proporcional como por planta focal se observó en el sitio de mayor altitud (Figura 7 y 9). Esto sugiere, que la riqueza de dispersores no sería un factor determinante de una elevada efectividad de dispersión, sino que sólo con la presencia de una especie de ave generalista y abundante, una planta invasora podría garantizar un elevado éxito en la dispersión de sus semillas. A continuación, se discuten en detalle los patrones de variación de la diversidad en los ensambles de aves y de aves frugívoras asociadas al gradiente altitudinal, como así también el posible impacto de dichas variaciones sobre la efectividad de dispersión de la invasora *C. franchetii*.

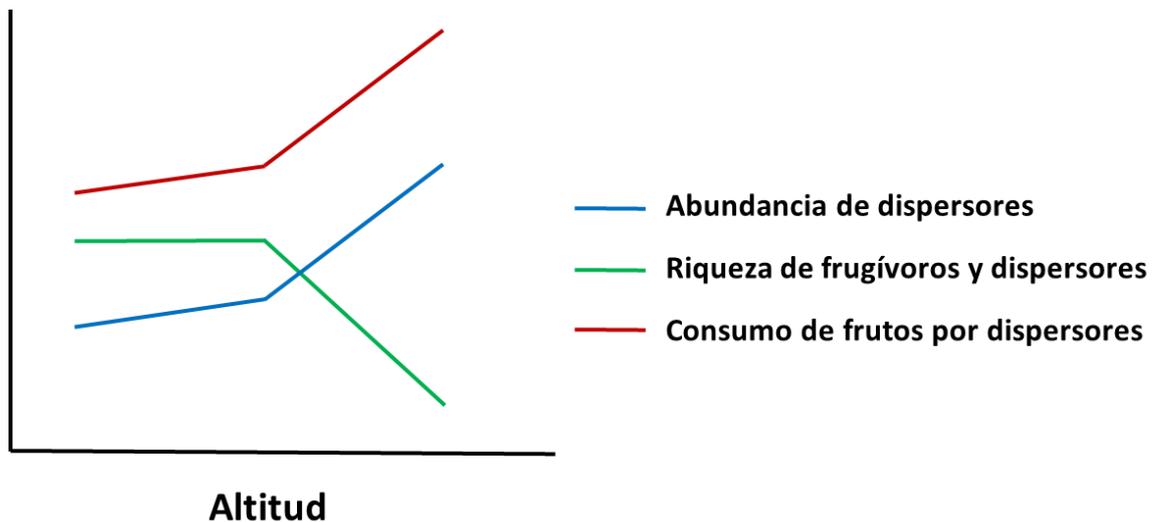


Figura 9. Se muestra el escenario aproximado de la relación entre las variables Altitud, Abundancia de aves frugívoras dispersoras, Riqueza de aves frugívoras y su efecto sobre la variable respuesta “Consumo de frutos por dispersores”.

*Variación del ensamble de aves y de frugívoros a lo largo del gradiente altitudinal invadido por *C. franchetii**

En nuestro trabajo se observó un patrón de decrecimiento de la riqueza de aves tanto del ensamble total como de las aves frugívoras asociadas al consumo de frutos de *C. franchetii* conforme se asciende en el gradiente. Se han reportado una gran variedad de patrones de diversidad altitudinales para todos los grupos taxonómicos [*i.e.* vertebrados, invertebrados, plantas, etc. (Rahbek, 2005; McCain, 2007)]. Por ejemplo, un patrón unimodal, es decir de picos de riqueza a altitudes intermedias, o una asíntota horizontal en elevaciones bajas, siendo el más frecuente reportado para el caso de los ensambles de aves, una disminución de la riqueza con la altitud (McCain, 2009). Los factores principales que explicarían los patrones de diversidad observados a lo largo de gradientes altitudinales podrían ser reunidos en cuatro grupos principales: clima actual, espacio, historia evolutiva y procesos bióticos (McCain, 2007). Pero también los cambios en la composición de las comunidades asociados a gradientes altitudinales podrían deberse a una fluctuación en los recursos disponibles (Blake & Loiselle, 2000). En cuanto al patrón de riqueza que se encontró en este trabajo coincide más con aquel que se asocia a los sistemas montañosos húmedos, en donde la riqueza decrece de manera lineal con la altitud siendo la principal variable abiótica condicionante sobre la presencia de algunas especies, la temperatura (McCain, 2009). Cabe mencionar que los

ensambles caracterizados en el presente trabajo se corresponderían con aquellos encontrados en el período invernal y se desconoce cómo podrían variar en las otras estaciones. Además los ensambles de aves y su patrón de riqueza a lo largo del gradiente, fueron caracterizados a los fines de analizar el servicio de dispersión de semillas de *C. franchetii*, por lo que el gradiente altitudinal abarcado en los sitios de estudio fue acotado al área de distribución de la especie exótica en cuestión y no abarca el gradiente altitudinal completo de las Sierras Grandes, que llega hasta los ~2800 msnm. Es relevante mencionar esto ya que existen antecedentes que sugieren que si se incorporara todo el gradiente altitudinal, el patrón de riqueza de aves podría variar respecto a lo que se reporta en el presente estudio (Nogués-Bravo et al. 2008).

Por otro lado, si bien el patrón de riqueza observado para los ensambles de aves totales fue similar al patrón de los ensambles de aves frugívoras, para cada uno de los grupos funcionales la situación no fue la misma. Es decir, el patrón de riqueza observado para el grupo de las aves frugívoras totales, no tuvo concordancia con cada uno de los grupos funcionales, los cuales presentaron diferentes patrones tanto de riqueza de especies como de abundancia de individuos a lo largo del gradiente altitudinal. En el caso de los no dispersores (predadores de semillas y consumidores de pulpa), obtuvimos que el patrón de riqueza presentó un pico a elevaciones intermedias, y lo mismo se observó para la abundancia de individuos. Por el contrario, en el caso de los dispersores legítimos, el patrón de riqueza si se condice con el patrón general, es decir disminuye el número de especies con la altitud, siendo una sola especie (el Zorzal Chiguanco) la representante del grupo a los 1800 msnm (Figura 4). Curiosamente, a diferencia de lo ocurrido con los otros grupos (*i.e.* no dispersores), cuyo patrón de riqueza y abundancia coinciden; en el grupo de los dispersores legítimos el patrón de la abundancia de individuos aumenta linealmente con la altitud, en oposición al patrón de riqueza. Además, se observaron diferencias en la riqueza de especies dentro cada uno de los grupos funcionales en los diferentes pisos altitudinales del gradiente estudiado.

La variación en la composición de los ensambles de aves frugívoras en las diferentes altitudes analizadas, no significaría un cambio desde el punto de vista de la diversidad funcional, ya que en los tres pisos altitudinales estudiados siempre hubo al menos una especie por cada grupo funcional de frugívoros (a excepción de la mayor altitud en la que no se registraron consumidores de pulpa). En otras palabras, esto implicaría que el servicio ecosistémico de dispersión de semillas se mantendría a lo largo de todo el gradiente analizado independientemente de la identidad taxonómica de las aves que conformen el ensamble de

frugívoros de *C. franchetii*. Finalmente, debido que la función ecosistémica se mantendría independientemente de la riqueza de especies en cada uno de los grupos funcionales, siempre y cuando exista al menos una especie dispersora generalista (Rumeu et al. 2017); y considerando las marcadas diferencias en la abundancia total y porcentual de individuos en cada uno de dichos grupos, cabe preguntarse, ¿qué implicancias tendrá la abundancia de los diferentes grupos funcionales sobre el éxito en el servicio de dispersión de semillas de *C. franchetii* a lo largo del gradiente altitudinal?

Cómo varía el éxito de dispersión de C. franchetii en un gradiente altitudinal

En relación al éxito de dispersión de *C. franchetii* a lo largo del gradiente altitudinal estudiado se encontró que existe una menor efectividad de dispersión de este arbusto invasor en los pisos altitudinales bajo e intermedio (700 y 1100 msnm, respectivamente) respecto de la mayor altitud. Dicha presunción estaría soportada por el hecho de que a pesar de haber un nivel de consumo de frutos por aves similar entre las 3 altitudes, el mayor consumo proporcional por dispersores legítimos se observó en la mayor altitud. Además, cuando se analizó el consumo por dispersores a nivel de individuos de *C. franchetii*, se observó también un mayor consumo en la mayor altitud (ver Figura 8). Por otro lado, en los pisos de menor altitud (700 y 1100 msnm) la riqueza de dispersores legítimos fue levemente mayor que en el piso altitudinal superior (1800 msnm; Figura 7). Es decir, la riqueza de dispersores legítimos no se relacionaría con el nivel de consumo de frutos de *C. franchetii* por parte de este grupo funcional. Estos hallazgos indican que no se cumpliría ninguno de los escenarios planteados en la tercera predicción. En primer lugar, la riqueza y abundancia de dispersores no covarían, sino que la riqueza disminuye mientras que la abundancia de dispersores aumenta a lo largo del gradiente, por lo que el escenario A no sería válido. Por otro lado, la abundancia y el consumo no se mantienen constantes a lo largo del gradiente (Figura 8), por lo que el escenario B tampoco sería válido. Por último el escenario C, no se cumpliría porque no habría una compensación entre la riqueza y la abundancia de dispersores que mantenga un elevado servicio de dispersión a lo largo de todo el gradiente. Lo que se observó, es que en altitudes bajas, en donde la riqueza de frugívoros y dispersores legítimos es elevada y la abundancia es baja, el consumo fue bajo; mientras que en el piso altitudinal superior donde la riqueza es mínima y la abundancia máxima, el consumo fue máximo. Es por ello que a partir de los resultados del análisis MLG (Figura 8) se infiere que las variables que explicarían el aumento

del consumo por dispersores legítimos serían en relación a la altitud la abundancia de dicho grupo funcional. El escenario alternativo a los planteados originalmente sería, en consecuencia, el propuesto en la figura 9.

En efecto, el servicio de dispersión de semillas de la exótica invasora *C. franchetii* se vería incrementado a lo largo del gradiente altitudinal, debido a un aumento en la abundancia de dispersores legítimos. Como también se ha planteado en otros trabajos, a medida que un ensamble se hace menos diverso, la abundancia de un dispersor generalista tendría más peso que la riqueza de especies a la hora de mantener el servicio ecosistémico (Rumeau et al., 2017). En el presente estudio, la abundancia de una sola especie dispersora generalista, el Zorzal Chiguanco en el piso altitudinal superior no sólo permite mantener el servicio de dispersión de semillas de *C. franchetii* en todo el gradiente altitudinal, sino que la efectividad de dicho servicio se ve incrementada hacia sitios más elevados del gradiente. En otras palabras, el éxito de dispersión del arbusto invasor estudiado depende en parte de la relación mutualista planta-dispersor, y se infiere de los resultados que en el sitio de estudio, dicha coacción sería más fuerte en los sitios más elevados del gradiente altitudinal abarcado en este trabajo. Esto implicaría que dicha interacción sería uno de los factores que contribuiría a incrementar el riesgo de invasión por *C. franchetii* del piso superior de las Sierras de Córdoba.

El consumo de frutos de *C. franchetii* por dispersores legítimos no sólo podría estar influenciado por la altitud y por la abundancia de dispersores, sino también por variaciones en la identidad de frutos a lo largo del gradiente analizado (Anexo 2. Figura 1) (Blake & Loiselle, 2000). Aunque la disponibilidad de frutos total en el vecindario y la oferta de frutos de *C. franchetii* no cambian significativamente a lo largo del gradiente altitudinal, es plausible que las diferencias en la composición del ensamble de plantas ornitócoras pueda afectar la remoción de frutos en el caso de que exista una preferencia por parte de algunas especies de aves frugívoras hacia algún fruto en particular (por ejemplo del género *Pyracantha*), ya sea porque puedan brindar un mayor aporte nutricional o porque sean más accesibles (Herrera, 2002; Vergara-Tabares, 2016). Por otro lado, podría suceder que al haber una mayor variedad en la oferta de frutos de diferentes especies, éstas puedan estar compitiendo entre sí en la atracción de diferentes frugívoros (Manasse & Howe, 1983). A diferencia de los pisos altitudinales bajo e intermedio (700 y 1100 msnm), en los que existen otras especies tanto nativas como exóticas que ofrecen frutos carnosos en el período de muestreo, a los 1800

msnm hoy y en el área estudiada, sólo se encuentra *C. franchetii* como único recurso alimenticio para las aves frugívoras, por lo tanto los procesos de preferencia no operarían a dicha altitud. Por el contrario, en los sitios de menor altitud los ensambles combinados de plantas nativas e invasoras ornitócoras conformarían redes de interacción con las aves frugívoras y dispersoras. La evaluación del consumo diferencial que hacen las especies de aves de las diferentes plantas se debería abordar mediante métricas de redes y su análisis podría contribuir al entendimiento de cómo las plantas ornitócoras se integran a una comunidad receptora en gradientes altitudinales.

En términos del peso de la interacción planta invasora-dispersores, se sugiere que ésta sería mayor en sitios altitudinales más elevados y eso estaría explicado por la gran abundancia (Figura 6) de una sola especie dispersora legítima, el Zorzal Chiguanco (Figura 5). Además, como ya se mencionó a esta altitud del gradiente (1800 msnm), no se encuentran presentes otras especies vegetales tanto nativas como exóticas que provean frutos en el período invernal (Vergara-Tabares, 2016). Por lo tanto, *C. franchetii* sería un recurso alimenticio clave para las aves frugívoras, el cual mitigaría el desafío energético que puede representar el período invernal dada la escasez de recursos alimenticios (ej. Rojas et al., 2018). La presencia de dicho recurso en la parte más elevada del gradiente, quizás explique la elevada abundancia de dispersores legítimos, particularmente del Zorzal Chiguanco. En particular, podríamos pensar que la presencia de la planta ornitócora afectaría la distribución y fundamentalmente el comportamiento estacional de aquellas aves frugívoras que sean capaces de rastrear los recursos disponibles (Rey, 1995; Borgmann et al. 2015; Vergara-Tabares et al. 2018b). Dicho comportamiento por parte de las aves dispersoras, afectaría consecuentemente a la dispersión de la planta de frutos carnosos, desencadenando una retroalimentación positiva. Al menos para la especie leñosa invasora *P. angustifolia* (con la cual la especie focal comparte el ensamble de frugívoros en el área de estudio), se ha registrado durante el período otoño-invierno una mayor abundancia de frugívoros, principalmente dispersores legítimos del género *Turdus*, en aquellos sitios que estaban invadidos por esta especie, respecto a los sitios en los cuales no se encontraba presente (Vergara-Tabares et al., 2018b). Esto evidenciaba la mayor capacidad que poseen estas aves respecto a las otras especies frugívoras, de rastrear sus recursos alimenticios. Particularmente, cabe destacar que entre las aves que fueron capaces de rastrear sus recursos alimenticios, una de las especies que más varió en términos de abundancia, fue el Zorzal Chiguanco (Vergara-Tabares et al., 2018b). Finalmente de acuerdo

a la literatura y los resultados aquí obtenidos nos permitiría sugerir que la interacción mutualista entre *C. franchetii* con el dispersor legítimo Zorzal Chiguanco, modularía el éxito de la invasión de esta exótica.

Importancia de la dispersión por aves para las invasiones en montañas

Hasta hace relativamente poco, no se prestaba mucha atención a las invasiones en ambientes de montaña, porque según se creía estos ambientes no eran muy propicios de ser invadidos por sus condiciones climáticas severas y por una disminución de la presión de propágulos con la altitud (Pauchard et al., 2009). Pero cada vez son más los ambientes montañosos invadidos por especies exóticas. Por ejemplo, en la provincia de Córdoba existen especies invasoras tanto herbáceas como leñosas que incluso llegan a las partes altas de las sierras, como el caso de *C. franchetii* (Giorgis et al., 2011a; Giorgis et al., 2014; Tecco et al., 2016, Ferrero 2018). Cada vez existe más evidencia que muestra que los ambientes montanos no están exentos de ser invadidos por especies exóticas (McDougall et al., 2011). Particularmente para especies con frutos carnosos las aves juegan un rol fundamental en la dispersión de sus semillas (Richardson & Rejmánek, 2011; Traveset & Richardson, 2014). *C. franchetii*, estableció relaciones interespecíficas de tipo mutualista con varias especies de aves dispersoras legítimas, entre ellas tres del género *Turdus* conocidas en el mundo por ser importantes dispersoras de semillas de numerosas familias incluyendo a la familia *Rosaceae* a la que pertenece nuestra especie focal (Sallabanks, 1992).

Por último, un punto alarmante que se desprende de los resultados y observaciones es que *C. franchetii* comparte el ensamble de dispersores legítimos con otras exóticas como las del género *Pyracantha* o *Ligustrum* en los pisos altitudinales más bajos (700 y 1100 msnm) del gradiente estudiado. Existe evidencia experimental que sugiere de que las especies leñosas exóticas e invasoras *P. angustifolia*, *L. lucidum*, podrían desarrollarse exitosamente y sobrevivir al invierno en altitudes muy superiores a las correspondientes a su rango de distribución actual (Tecco et al., 2016). Es más, puede que existan interacciones facilitadoras entre ellas, que influyan en la supervivencia de los renovales en dichos sitios, como por ejemplo el hecho de que *L. lucidum* se vea favorecida por el nodricismo que le provee *P. angustifolia*, ya sea por el microclima generado por su dosel, o por la protección mecánica contra herbívoros (Tecco et al., 2006). Es por ello que se piensa que estas exóticas tendrían el

potencial de colonizar áreas aún más elevadas de las montañas, ya que se observó que el principal dispersor legítimo de dichas especies es el Zorzal Chiguanco (Díaz-Vélez et al., 2018; Vergara-Tabares et al., 2018b) y que el mismo se encuentra a lo largo de todo el gradiente altitudinal en una abundancia que es suficiente no sólo para mantener sino incrementar el servicio de dispersión de semillas conforme se avance en el gradiente altitudinal. Por último todo esto lleva a plantearse que sería posible que las otras especies leñosas invasoras que se encuentran hoy en los pisos altitudinales más bajos, extiendan su rango de distribución altitudinal volviéndose invasoras en la parte más alta de las montañas del centro de Argentina, como ya lo hizo *C. franchetii*, ya que las interacciones bióticas de tipo mutualista no serían una limitante para garantizar el éxito de su dispersión.

Nuevos interrogantes

Si bien este trabajo se centró en la dispersión de *C. franchetii* por aves, hay mamíferos, como los zorros y el ganado bovino, que podrían estar participando en el servicio de dispersión de esta y otras leñosas exóticas en las sierras de Córdoba. Por ejemplo, tanto el Zorro Gris como el Zorro Colorado (*Lycalopex gymnocercus* y *L. culpaeus*), han sido descritos como dispersores de diversas especies nativas y exóticas incluyendo especies de la familia *Rosaceae* (Varela & Bucher, 2006). En sitios altitudinales bajos e intermedio se observaron heces y ejemplares de Zorro Gris, mientras que en el sitio ubicado en la máxima elevación del gradiente se observaron heces y un ejemplar de Zorro Colorado. Por ello y debido a la literatura existente sobre la distribución de ambas especies suponemos que a los 700 msnm las heces correspondían al Zorro Gris, a los 1100 msnm a cualquiera de las dos especies y en el piso altitudinal superior (1800 msnm) las heces pertenecían al Zorro Colorado. En las heces encontradas en los pisos altitudinales bajo e intermedio se encontraron semillas de *C. franchetii*, de *Lithraea molleoides*, del género *Pyracantha*, entre otras que no fueron identificadas. Por otra parte, consideramos que el ganado bovino podría jugar un rol en la dispersión de *C. franchetii* ya que no sólo se registró su presencia a lo largo de todo el gradiente altitudinal estudiado, sino que además se registraron eventos de consumo. Existe sustento empírico para la idea de que el ganado bovino podría ser dispersor de la especie focal, ya que numerosos antecedentes lo sitúan como dispersor de otras especies de especies leñosas con frutos carnosos y leñosos (i.e. *Gleditsia*), (Janzen, 1984; Brown & Archer, 1987), no sólo exóticas, sino también nativas, en la provincia de Córdoba, particularmente se lo ha

citado de plantas del género *Acacia* (Venier et al. 2012). Estos animales tienen una elevada capacidad de desplazamiento pudiendo trasladar grandes distancias las semillas respecto de la planta materna, ingieren grandes cantidades de alimento y además al consumir frutos de diversas especies de especies exóticas (heces observadas) su deposición conjunta podría permitir que se desarrollen las interacciones de facilitación antes mencionadas, ayudando así a las etapas tempranas del proceso de invasión. La deposición conjunta de semillas de diversas especies tanto nativas como exóticas también tendría un papel importante como modelador de los patrones de distribución de los ensambles de especies leñosas de frutos carnosos y leñosos. Por todo lo expuesto anteriormente consideramos relevante estudiar el rol de estos mamíferos como agentes de dispersión no sólo de *C. franchetii*, sino de otras leñosas exóticas con frutos carnosos o leñosos en las montañas de centro de Argentina.

Consideraciones finales

Como se sabe las invasiones biológicas conllevan a profundos cambios en el funcionamiento de los ecosistemas, las mismas afectan a diversos servicios ecosistémicos, en algunas ocasiones, ocasionando importantes pérdidas económicas (Mack et al. 2000; Charles & Dukes, 2007). Particularmente, las invasiones por especies leñosas causan alteraciones en funciones ecosistémicas, como el ciclado del agua, ciclado de los nutrientes y regímenes de incendios, por lo que se lo ha considerado como un tema de suma importancia en nuestro territorio (Le Maitre et al. 1996; Farley et al. 2005).

La conservación del piso superior de las Sierras de Córdoba, es de suma importancia debido que es la cabecera de cuenca que abastece de agua a 2 millones de personas (Poca et al. 2018), además de su gran importancia como un sitio caliente de endemismos (Lescano et al. 2015; Cabido et al. 2018). A su vez, ha sido descrito como una especie de “refugio andino” para muchas especies de aves, en el que bajo un modelo de islas, la parte más elevada de las sierras de Córdoba, funcionaría como refugio o isla de la fuente en cuyo caso sería la cordillera de los andes (Nores, 1995).

Debido a los resultados obtenidos y a la evidencia presente en la literatura, se visualiza el riesgo de expansión de *C. franchetii* hacia mayores altitudes y probablemente de otras exóticas leñosas que se encuentran actualmente en franjas altitudinales inferiores, debido que si no poseerían limitaciones de tipo fisiológicas, respecto a las condiciones ambientales

desafiantes que impone la creciente altitud, no habrían limitaciones en relación a las interacciones mutualistas que permitan garantizar el servicio de dispersión de semillas por aves.

Consideramos importante por ello aplicar medidas de control o mitigación en el frente de invasión de la leñosa exótica *C. franchetii*, tomar medidas de control en rutas, caminos y senderos, que pudieran contribuir en gran medida a incrementar la presión de propágulos, no sólo depositando semillas de la especie focal, sino de todo el ensamble de exóticas que se encuentran en los pisos altitudinales inferiores. Por otro lado, se podrían colocar perchas en sitios estratégicos para modificar así los patrones espaciales de dispersión de semillas y generar zonas de control más efectivo.

Bibliografía

- Alexander, J.M., Kueffer, C., Daehler, C.C., Edwards, P.J., Pauchard, A., Seipel, T. MIREN Consortium (2011). Assembly of non-native floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:656-661.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1990) *Ecology Individuals, populations and communities* (2nd ed) – Blackwell. Oxford.
- Blake, J., & Loiselle, B. (2000). Diversity of Birds along an Elevational Gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *The Auk*, 117(3), 663-686. doi:10.2307/4089592
- Blendinger, P. G., Ruggera, R. A., Núñez-Montellano, M. G. , Macchi, L., Zelaya, P. V., Álvarez, M. E., Martín, E., Acosta, O. O., Sánchez, R., Haedo, J. & Boots, M. (2012). Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis: spatiotemporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean mountain forests, *Journal of Animal Ecology*, 81, 6, (1298-1310).
- Borgmann, K. L., Pearson, S. F., Levey, D. J., & Greenberg, C. H. (2015). Wintering Yellow-rumped Warblers (*Dendroica coronata*) track manipulated abundance of *Myrica cerifera* fruits.
- Brown J. R. & Archer, S. (1987). Woody plant seed dispersal and gap formation in a North American subtropical savanna woodland: the role of domestic herbivores. *Vegetatio* 73, 73–80.
- Brown, J. H. and Gibson, A. C. (1983). *Biogeography*. -Mosby, St. Louis.
- Brooker, R.W. , Maestre , F.T. , Callaway , R.M. , Lortie , C.L. , Cavieres , L.A. et al. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future . *Journal of Ecology* , 96 , 18 – 34 .
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(3), 119-125
- Cabido, M., Funes, G., Pucheta, E., Vendramini, F. & Di'az, S. (1998) A chorological analysis of the mountains from Central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco? Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. XII. *Candollea*, 53, 321–331.
- Cabido, M., Breimer, R., & Vega, G. (1987). Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mountain Research and Development*, 25-42.
- Cabrera, A.L. (1976). Regiones fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería* (2da.ed). Tomo II, face I ACME, Buenos Aires. 85 pp.
- Cingolani, A. M., Noy-Meir, I., Renison, D. D., & Cabido, M. (2008). La ganadería extensiva: ¿ es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos?. *Ecología austral*, 18(3), 253-271.
- Charles H, Dukes JS (2007) Impacts of invasive species on ecosystem services. In: Nentwig W (ed) *Biological invasions*. Springer, Berlin, pp 217–237.
- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528-534.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat (2016). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

- Díaz Vélez, M. C., Sérsic, A. N., Traveset, A. and Paiaro, V. (2018). The role of frugivorous birds in fruit removal and seed germination of the invasive alien *Cotoneaster franchetii* in central Argentina. *Austral Ecology*, 43: 558-566.
- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, London, vol. 18.
- Farley, K. A., Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2005). Effects of afforestation on water yield: a global synthesis with implications for policy. *Global change biology*, 11(10), 1565-1576.
- Ferger, S. W. et al. 2014. Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. – *Global Ecol. Biogeogr.* 23: 541–549.
- Ferreras, A. E. & Galetto, L. (2010). From seed production to seedling establishment: important steps in an invasive process. *Acta Oecologica* 36, 211–218.
- Ferrero C. (2018). Estrategias de uso del agua en una leñosa nativa y una invasora en las Sierras Grandes de Córdoba: variación inter e intraespecífica en el gradiente altitudinal. Tesis Doctoral (FCEFYN – UNC).
- Gilbert, B., & Levine, J. M. (2013). Plant invasions and extinction debts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(5), 1744-1749.
- Giorgis M. A. & Tecco P. A. (2014) Invasive alien trees and shrubs in Cordoba Province (Argentina): a contribution to the systematization of global bases. *Bol. Soc. Argent. Bot* 49, 581–603.
- Giorgis M. A., Cingolani A. M., Chiarini F. et al. (2011a) Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Cordoba, 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. *Biol. Invasions* 13,1423–34.
- Giorgis M. A., Cingolani A. M., Gurvich D. E. et al. (2017) Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation gradients in central Argentina. *Appl. Veg. Sci.* 20, 558–71.
- Giorgis, MA, Cingolani, AM, Tecco, PA, Cabido, M, Poca, M, von Wehrden H (2016). Testing alien plant distribution and habitat invasibility in mountain ecosystems: growth form matters. *Biological Invasions* 18 (7) 2017–2028.
- Gleditsch JM, Carlo TA (2011) Fruit quantity of invasive shrubs predicts the abundance of common native avian frugivores in central Pennsylvania. *Divers Distrib* 17:244–253
- Gurvich D. E., Tecco P. A. & Diaz S. (2005) Plant invasions in undisturbed ecosystems: the triggering attribute approach. *J. Veg. Sci.* 16, 723–8.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1):9 pp
- Herrera CM (2002) Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera CM, Pellmyr O (eds) *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*, 1st edn. Blackwell, Oxford, pp 185–208
- Herrera, C.M. (1984) Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65, 609-617.
- Herzog S.K, Kessler M, Bach K. (2005). The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography*. 28, 209–222.
- Jackman, S., Tahk, A., Zeileis, A., Maimone, C., Fearon, J., Meers, Z., ... & Imports, M. A. S. S. (2017). Package 'pscl'. See <http://github.com/atahk/pscl>.
- Janzen, D. H. (1984). Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist*, 123(3), 338-353.

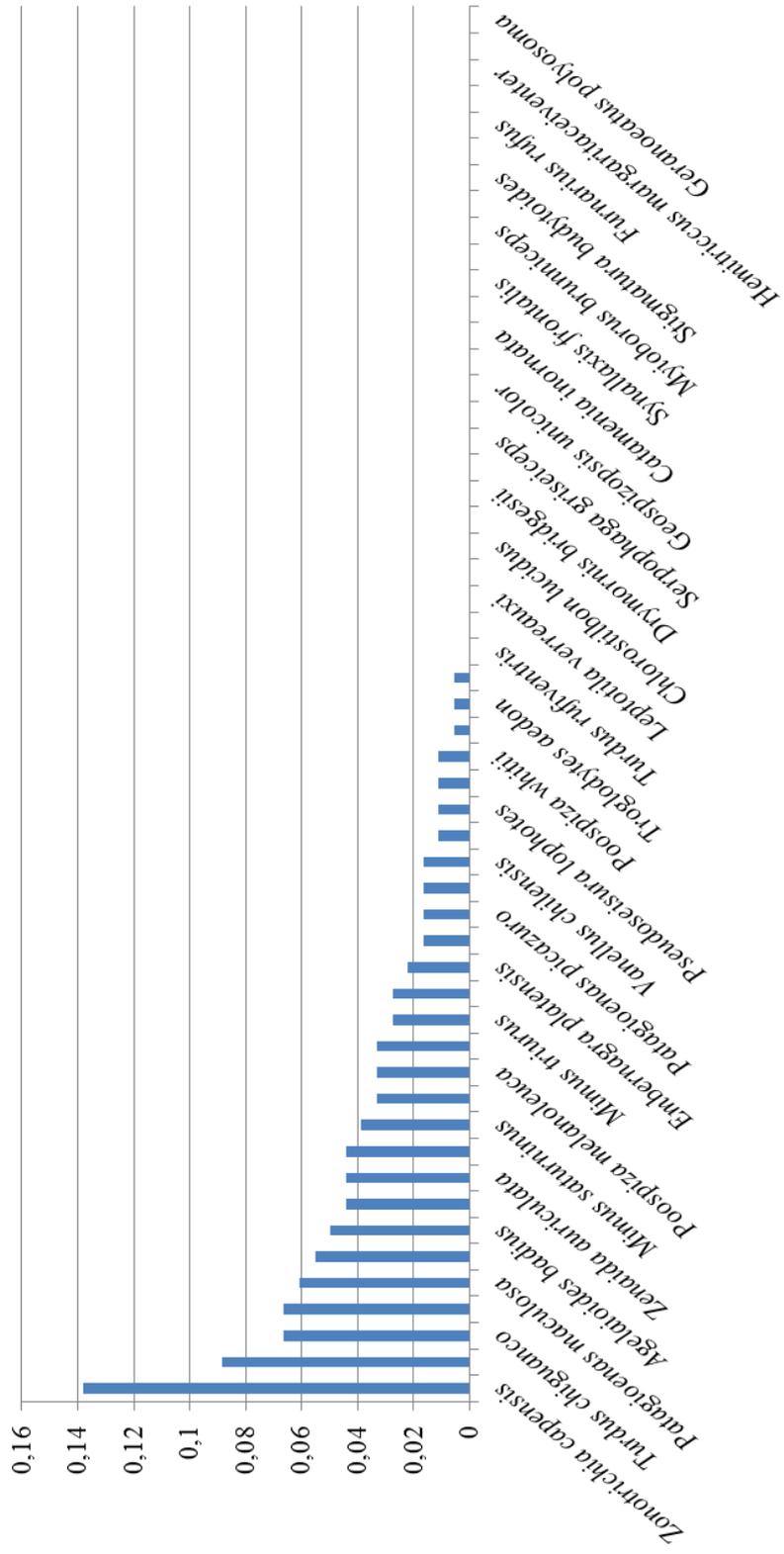
- Jordano, P., & Schupp, E. W. (2000). Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological monographs*, 70(4), 591-615.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J. A., & García-Castaño, J. L. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(9), 3278-3282.
- Kattan, G. H., and P. Franco. (2004). Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography* 13:451–458.
- Kissling, D. W., Böhning-Gaese, K., & Jetz, W. (2009). The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 150-162.
- Le Maitre, D. C., Van Wilgen, B. W., Chapman, R. A., & McKelly, D. H. (1996). Invasive plants and water resources in the Western Cape Province, South Africa: modelling the consequences of a lack of management. *Journal of Applied Ecology*, 161-172.
- Lescano, J. N., Nori, J., Verga, E., Robino, F., Bonino, A., Miloch, D. Rios, N. & Leynaud, G. C. (2015). Anfibios de las Sierras Pampeanas Centrales: diversidad y distribución altitudinal. *Cuad. herpetol.* 29 (1): 00-00
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536.
- Luti, R., Bertrán de Solís, M.A., Galera, M.F., Muller de Ferreira, E.N., Berzal, M., Nores, M., Herrera, M.A. & Barrera, J.C. (1979). Vegetacion. In: Vázquez, J., Miatello, R. & Roque, M. (eds.), *Geografía Física de la provincia de Córdoba*, pp. 297–368. Ed. Boldt, Buenos Aires, AR
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* 103:689–710.
- Manasse RS, Howe HF (1983) Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. *Oecologia* 59:185–190.
- Mandon-Dalger I, Clergeau P, Tassin J, Riviere JN, Gatti S. (2004). Relationships between alien plants and an alien bird species on Reunion island. *J. Trop. Ecol.* 20:635–42.
- McCain, C.M. (2007) Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 1–13.
- McCain, C. M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. – *Global Ecol. Biogeogr.* 18: 346–360.
- McCain, C. M. and Grytnes, J. (2010). Elevational gradients in species richness. – In: Jonsson, R. (ed.), *Encyclopedia of life sciences*. John Wiley and Sons, pp. 1–10.
- McDougall, K. L., Alexander, J. M., Haider, S., Pauchard, A., Walsh, N. G., & Kueffer, C. (2011). Alien flora of mountains: global comparisons for the development of local preventive measures against plant invasions. *Diversity and Distributions*, 17(1), 103-111.
- Mokotjomela, T.M., Downs, C.T., Esler, K., Knight J. (2016). Seed dispersal effectiveness: A comparison of four bird species feeding on seeds of invasive *Acacia cyclops* in South Africa *South Afr. J. Bot.*, 105 pp. 259-263
- Montaldo NH. (2000). Exito reproductivo de plantas ornitocoras en un relicto de selva subtropical en Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.*73:511–24
- Montaldo, N. H. (1993). Dispersion por aves y éxito reproductivo de dos especies de *Ligustrum* (Oleaceae) en un relicto de selva subtropical en la Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 66, 75–85.

- Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Romdal, T., & Rahbek, C. (2008). Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453(7192), 216.
- Nores, M.; D. Yzurieta & R. Miatello. (1983). Lista y distribución de las aves de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, 56: 1-114.
- Nores, M. (1995). Insular biogeography of birds on mountain-tops in north western Argentina. *Journal of Biogeography*, 61-70.
- Ordano, M. (1996). Estudio de una comunidad de aves altoserrana (Córdoba, República Argentina) durante un ciclo anual. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*. 27. 83-94. 10.14409/natura.v2i27.3681.
- Packer, A. & Clay, K. (2000). Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, 404, 278–281.
- Pauchard A, Kueffer C, Dietz H, Daehler CC, Alexander J, Edwards PJ, Arevalo JR, Cavieres LA, Guisan A, Haider S (2009). Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Front Ecol Environ* 7:479–486.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., & Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50(1), 53-65.
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*, 52(3), 273-288.
- Poca, M., Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Saur Palmieri, V., & Bertone, G. (2018). Water storage dynamics across different types of vegetated patches in rocky highlands of central Argentina. *Ecohydrology*, 11(7), e1981.
- Quitíán, M., Santillán, V., Espinosa, C. I., Homeier, J., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M., & Neuschulz, E. L. (2018). Elevation-dependent effects of forest fragmentation on plant–bird interaction networks in the tropical Andes. *Ecography*, 41(9), 1497-1506.
- R Core Team. (2016). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E. & DeSante, D. F., Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. United States. Department of Agriculture Forest Service Pacific Southwest Research Station General Technical Report PSW-GTR-159-Web.
- Rey, P. J. (1995). Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology*, 76(5), 1625-1635.
- Richardson, D. M. (Ed.). (2011). *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. John Wiley & Sons.
- Richardson, D. M., & Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species—a global review. *Diversity and Distributions*, 17(5), 788-809.
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D'Antonio, C. M., Milton, S. J., & Rejmánek, M. (2000). Plant invasions--the role of mutualisms. *Biological reviews*, 75(1), 65-93.
- Rojas, T. N., Vergara-Tabares, D. L., Valdez, D. J., Ponzio, M. F. & Peluc, S. I. (2018), Food supplementation by an invasive fleshy-fruited shrub sustains body condition of a native frugivorous bird during winter. *Integrative Zoology*. Accepted Author Manuscript. doi:10.1111/1749-4877.12353.

- Rumeu, B., Devoto, M., Traveset, A., Olesen, J. M., Vargas, P., Nogales, M., & Heleno, R. (2017). Predicting the consequences of disperser extinction: richness matters the most when abundance is low. *Functional ecology*, 31(10), 1910-1920.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... & Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, 287(5459), 1770-1774.
- Sallabanks, R. (1992). Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, *Crataegus monogyna* (Rosaceae). *Oecologia*, 91(2), 296-304.
- Salvador, S.A., Salvador, L. A. Ferrari C. y Vitale, S. (2016). Listado de aves de la provincia de Córdoba, Argentina. *Birds Checklist*. 1-31.
- Schupp, E.W. (1993) Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. In: Fleming, T.H. & Estrada, A. (eds) *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, pp. 15–29.
- Schupp, E.W., Jordano, P. & Gomez, J.M. (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188, 333-353.
- Sérsic, A. N.; Cocucci, A. A.; Acosta, M. C.; Baranzelli, M.; Benitez Vieyra, S.; Boero, L.; Córdoba, S.; Cosacov, A.; Díaz, L.; Ferreiro, G.; Glinos, E.; Ibañez, A. C.; Marino, S.; Maubecin, C. C.; Medina, M.; Moré, M.; Paiaro, V.; Renny, M.; Sazatornil, F.; Sosa Pivatto, M.; Soteras, F.; Strelin, M.; Trujillo, C. y Wiemer, A. P. (2015) Flores del centro de Argentina II. Nueva guía ilustrada para conocer 229 especies. Academia Nacional de Ciencias. Córdoba, Argentina.
- Simmons, B., Sutherland, W. J., Dicks, L. V., Albrecht, J., Farwig, N., García, D., Jordano, P. & González-Varo, J. P. (2018). Moving from frugivory to seed dispersal: incorporating the functional outcomes of interactions in plant-frugivore networks. *Journal of Animal Ecology*. In press.
- Skaug, J.H., Fournier, D., Nielsen, A., Magnusson, A. & Bolker, B. (2010). *glmmADMB: generalized linear mixed models using AD Model Builder*. R package version 0.6. 5. r143.
- Smith, A. D., & McWilliams, S. R. (2014). Fruit removal rate depends on neighborhood fruit density, frugivore abundance, and spatial context. *Oecologia*, 174(3), 931-942.
- Snow, B. & Snow, D. (1988) *Birds and berries*. T and A D Poyser, Calton, UK.
- 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(3), 293-300.
- Tecco, P. A., Pais-Bosch, A. I., Funes, G., Marcora, P. I., Zeballos, S. R., Cabido, M., & Urcelay, C. (2016). Mountain invasions on the way: are there climatic constraints for the expansion of alien woody species along an elevation gradient in Argentina?. *Journal of Plant Ecology*, 9(4), 380-392.
- Terborgh J (1977) Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007–1019.
- Traveset A. & Richardson D. M. (2014) Mutualistic interactions and Biological Invasions. *Annu. Rev. Ecol.Evol. Syst.* 45, 89–113.
- Traveset, A., & Richardson, D. M. (2011). Mutualisms: key drivers of invasions... key casualties of invasions. *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Wiley-Blackwell, Oxford, 143-160.
- Traveset, A., Heleno, R. & Nogales, M. (2014) The ecology of seed dispersal. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. R.S. Gallaguer), pp. 62-93. CAB Int., Oxfordshire, UK.

- Ugarte R. M., Barbeito O., Ambrosino, S. N., Felicci G. (2006). Proyecto Mitigación de la Amenaza por Inundaciones Repentinias en las Comunas del Sur de Punilla, Provincia de Córdoba. Informe final. INA-CRSA
- Varela O. and Bucher E.H., 2006. Passage time, viability, and germination of seeds ingested by foxes. *J. Arid Environ.* 67: 566–578.
- Vázquez, J.B., Robles, A.L., Sosa, D.F. & Saez, M.P. (1979). Aguas. Geografía Física de la Provincia de Córdoba.
- Venier P., Carrizo García C., Cabido M. & Funes G. (2012) Survival and germination of three hard-seeded Acacia species after simulated cattle ingestion: the importance of the seed coat structure. *S. Afr. J. Bot.* 79, 19–24.
- Vergara-Tabares, D. L., Badini, J., & Peluc, S. I. (2016). Fruiting phenology as a “triggering attribute” of invasion process: Do invasive species take advantage of seed dispersal service provided by native birds?. *Biological invasions*, 18(3), 677-687.
- Vergara-Tabares, D.L., Schaaf, A., Verga, E., Quaglia, A., Rojas, T., Toledo, M., García, E., Peluc, S. & Díaz, A. (2018a). Bird assemblages from western Sierras Grandes and Traslasierra valley in central Argentina: an important area for conservation of Chacoan and mountain birds. *Revista Brasileira de Ornitología*, 26(2), 123-140.
- Vergara-Tabares, D. L., Toledo, M., García, E., & Peluc, S. I. (2018b). Aliens will provide: avian responses to a new temporal resource offered by ornithocorous exotic shrubs. *Oecologia*, 188(1), 173-182.
- Williamson, M. (1996). *Biological invasions* (Vol. 15). Springer Science & Business Media.
- Whittaker, R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26:1-80.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

B Abundancia relativa de aves a 1100msnm



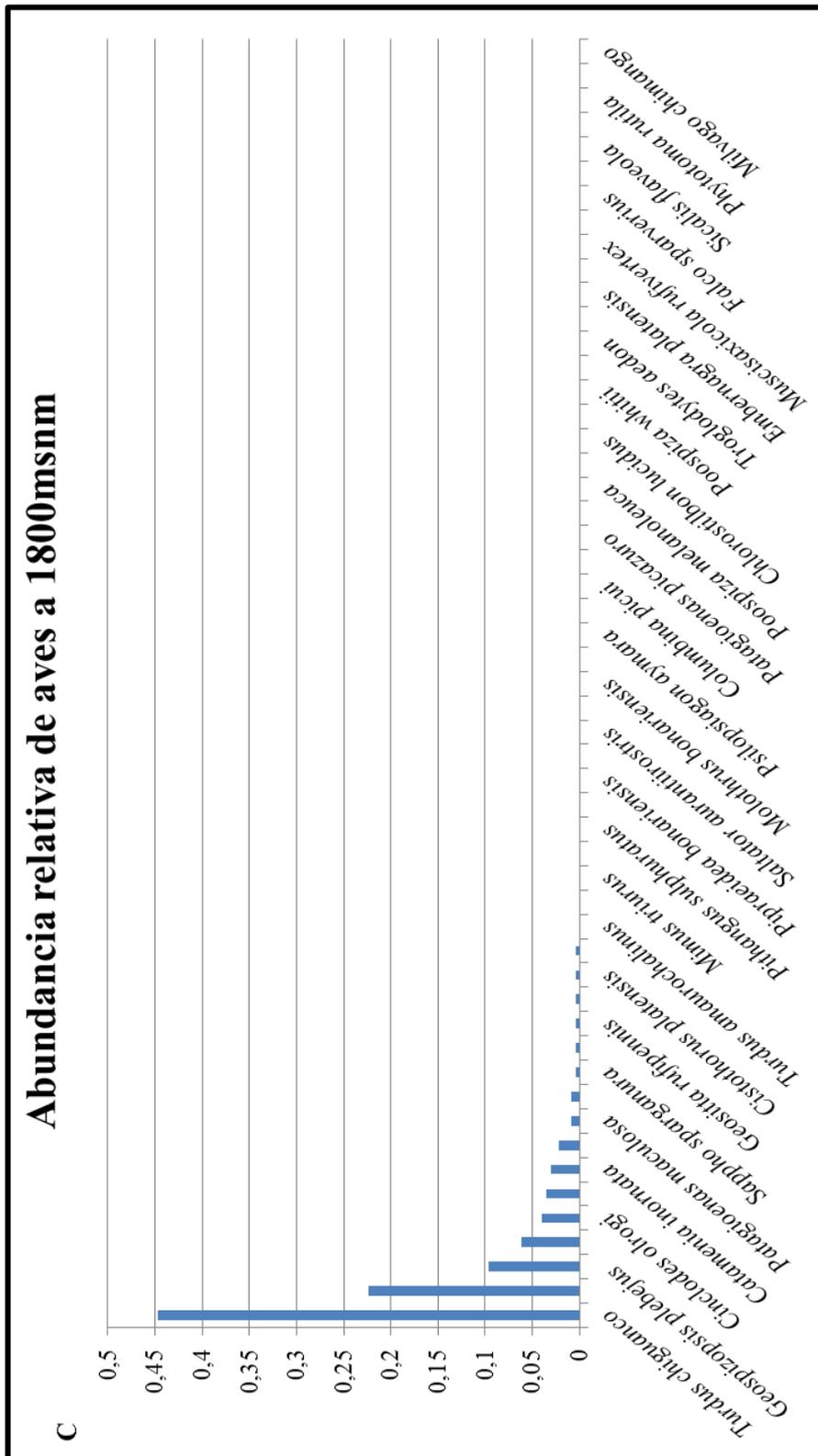


Figura 1. Curvas de rango abundancia de los ensambles de aves totales de os tres pisos altitudinales. A, ensamble de aves del piso altitudinal de 700 msnm. B, ensamble de aves 1100 msnm. C, ensamble de aves 1800 msnm.

Especie	Contribución %		Abundancia relativa		
		Acumulada	700 msnm	1100 msnm	1800 msnm
<i>Turdus chiguanco</i>	17,29	17,29	0,917	0,5	4,25
<i>Zonotrichia capensis</i>	10,51	27,8	0,375	1,04	2,13
<i>Patagioenas maculosa</i>	6,587	34,39	1,46	0,458	0,0833
<i>Sappho sparganura</i>	5,519	39,91	1	0,25	0,0417
<i>Zenaida auriculata</i>	4,965	44,87	0,875	0,333	0
<i>Saltator aurantirostris</i>	4,502	49,38	0,625	0,667	0
<i>Myiopsitta monachus</i>	4,456	53,83	1,21	0,417	0
<i>Myioborus bruniceps</i>	2,611	56,44	0,667	0	0
<i>Geospizopsis plebejus</i>	2,528	58,97	0	0	0,917
<i>Colaptes melanochloros</i>	2,211	61,18	0,417	0,0417	0
<i>Poospiza melanoleuca</i>	2,147	63,33	0,208	0,25	0
<i>Polioptila dumicola</i>	2,119	65,45	0,0417	0,5	0
<i>Anairetes parulus</i>	2,037	67,48	0	0,125	0,333
<i>Troglodytes aedon</i>	1,973	69,46	0,292	0,0417	0
<i>Furnarius rufus</i>	1,969	71,43	0,458	0	0
<i>Turdus amaurochalinus</i>	1,873	73,3	0,25	0,125	0
<i>Psilopsiagon aymara</i>	1,824	75,12	0,5	0	0
<i>Agelaioides badius</i>	1,674	76,8	0,125	0,375	0
<i>Molothrus bonariensis</i>	1,601	78,4	0,208	0,0833	0
<i>Sturnella loyca</i>	1,574	79,97	0	0,333	0,208
<i>Pipraeidea bonariensis</i>	1,508	81,48	0,0417	0,25	0
<i>Cinclodes olrogii</i>	1,46	82,94	0	0	0,375
<i>Nothura maculosa</i>	1,413	84,35	0,0417	0,208	0
<i>Pithangus sulphuratus</i>	1,223	85,58	0,25	0,0833	0
<i>Mimus saturninus</i>	1,136	86,71	0	0,292	0
<i>Mimus triurus</i>	1,113	87,83	0	0,208	0
<i>Embernagra platensis</i>	1,111	88,94	0	0,167	0
<i>Leptotila verreauxi</i>	1,102	90,04	0,167	0	0
<i>Vanellus chilensis</i>	1,099	91,14	0,167	0,125	0,0833
<i>Geospizopsis unicolor</i>	1,076	92,21	0	0	0,583
<i>Turdus rufiventris</i>	0,9412	93,15	0,208	0	0
<i>Columbina picui</i>	0,8978	94,05	0	0,333	0
<i>Sicalis flaveola</i>	0,8003	94,85	0,333	0	0
<i>Patagioenas picazuro</i>	0,5088	95,36	0	0,125	0
<i>Catamenia inornata</i>	0,5026	95,86	0	0	0,292
<i>Drymornis bridgesii</i>	0,431	96,29	0,167	0	0
<i>Serpophaga griseiceps</i>	0,3934	96,69	0,0833	0	0
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	0,3785	97,07	0,125	0	0
<i>Poospiza whittii</i>	0,3479	97,41	0	0,0833	0
<i>Geositta rufipennis</i>	0,3298	97,74	0	0	0,0417
<i>Geranoeatus polyosoma</i>	0,2895	98,03	0	0	0,0417
<i>Cistothorus platensis</i>	0,2895	98,32	0	0	0,0417
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	0,2862	98,61	0	0,0833	0
<i>Falco sparverius</i>	0,247	98,86	0,0417	0	0
<i>Piranga flava</i>	0,2162	99,07	0	0,0417	0
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	0,1938	99,27	0,0417	0	0
<i>Synallaxis frontalis</i>	0,1652	99,43	0	0	0,0417
<i>Stigmatura budytoides</i>	0,1444	99,58	0,0417	0	0
<i>Phytotoma rutila</i>	0,1375	99,71	0,0417	0	0
<i>Hemitriccus</i>	0,1204	99,83	0,0417	0	0
<i>Milvago chimango</i>	0,1035	99,94	0,0417	0	0
<i>Leptasthenura fuliginiceps</i>	0,06217	100	0	0	0,0417
<i>Muscisaxicola rufivertex</i>	0	100	0	0	0

Tabla 1.
Análisis
SIMPER de los
ensambles de
aves de los tres
pisos
altitudinales
estudiados.

Especie	Contribución %		Abundancia relativa		
		Acumulada	700 msnm	1100 msnm	1800 msnm
<i>Turdus chiguanco</i>	25,69	25,69	3	4,87	6,33
<i>Zonotrichia capensis</i>	18,18	43,86	0,533	5,53	2,73
<i>Myiopsitta monachus</i>	13,61	57,48	4,13	1,6	0
<i>Patagioenas maculosa</i>	13,39	70,87	3,6	1,47	0
<i>Agelaioides badius</i>	8,628	79,49	0	4,2	0
<i>Pipraeidea bonariensis</i>	6,68	86,17	0	2,73	0
<i>Psilopsiagon aymara</i>	5,173	91,35	0	1,67	0,467
<i>Turdus amaurochalinus</i>	2,799	94,15	1	0	0
<i>Saltator aurantirostris</i>	2,279	96,42	0,133	0,6	0
<i>Turdus rufiventris</i>	1,663	98,09	0,667	0	0
<i>Mimus saturninus</i>	0,8452	98,93	0	0,533	0
<i>Piranga flava</i>	0,7304	99,66	0,0667	0,333	0
<i>Mimus triurus</i>	0,3365	100	0	0,2	0

Tabla 2. Análisis SIMPER, de los ensambles de aves frugívoras de los tres pisos altitudinales.

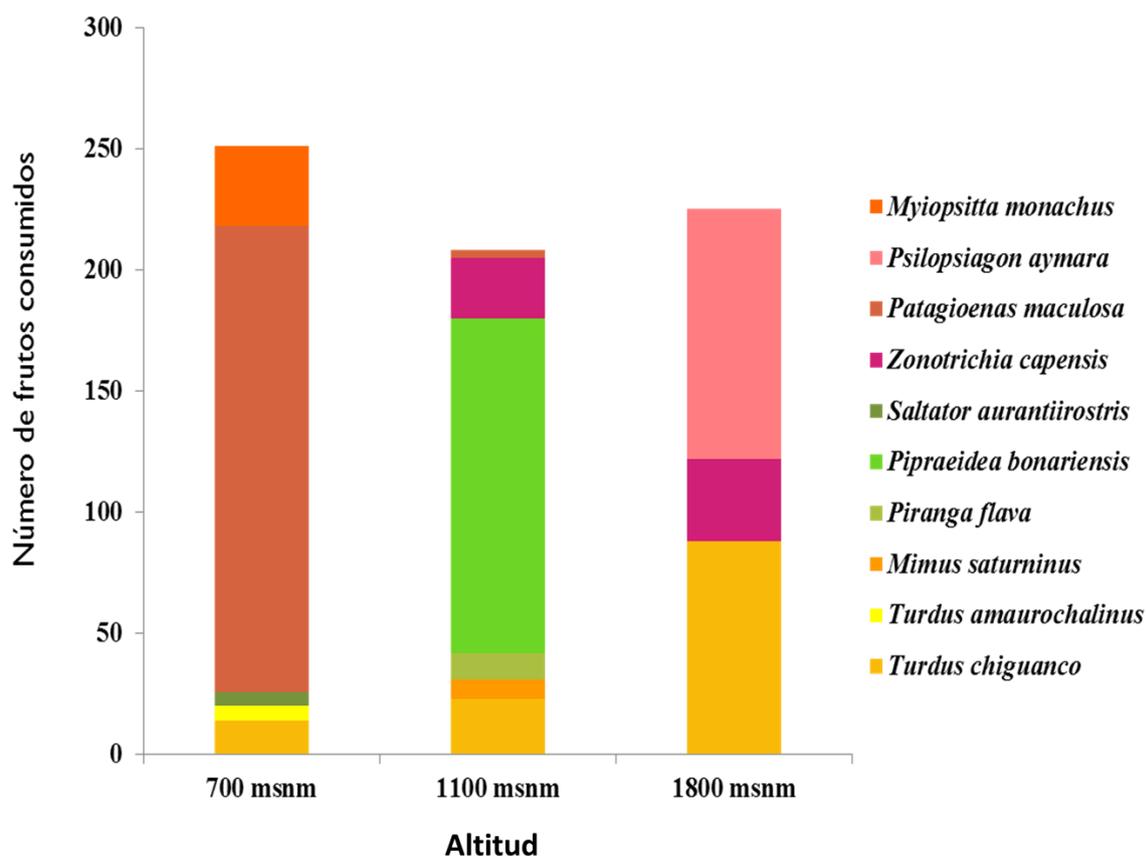


Figura 2. Consumo de frutos por piso altitudinal, particionado por especie. En tonos rojos se muestran los predadores de semillas, en verde los consumidores de pulpa, y por último en amarillos los dispersores de semillas.

Anexo 2 Estimación de la oferta de frutos conespecíficos y heteroespecíficos del vecindario de los arbustos focales.

Metodología

Se realizaron pruebas estadísticas para corroborar si existieron diferencias significativas en la oferta de frutos entre los tres pisos altitudinales. Esto se evaluó tanto para la cantidad de frutos totales del vecindario como para la cantidad de frutos conespecíficos y la de frutos heteroespecíficos. En primer lugar se evaluó si las variables cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de la varianza. Para las variables “cantidad de frutos conespecíficos” y “cantidad de frutos heteroespecíficos” que cumplieron con los supuestos se realizó un ANOVA para evaluar si había diferencias significativas entre las medias de dichas variables entre los sitios altitudinales. Con la variable “cantidad de frutos totales del vecindario” se evaluaron las significancias estadísticas de las diferencias observadas entre las diferentes altitudes mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Se realizaron comparaciones de a pares en los tres casos (Tuckey para el paramétrico y DGC para el no paramétrico). Los análisis se realizaron empleando el software INFOSTAT (Di Rienzo et al. 2016).

Resultados

La oferta de frutos en el vecindario de los arbustos focales varió significativamente entre sitios altitudinales siendo significativamente mayor en el sitio más bajo (700 msnm) que en las otras dos altitudes ($H= 7,87$; $p= 0,0196$; Kruskal-Wallis y comparación de a pares). Esta variación estaría dada por diferencias significativas en la oferta de frutos de otras especies a lo largo del gradiente (cantidad de frutos heteroespecíficos ; $F=9,08$; $p= 0,0005$; ANOVA) y no por diferencias en la oferta de frutos de *C. franchetii* propiamente dicho, que no varió entre sitios altitudinales (cantidad de frutos conespecíficos; $p> 0,05$). En relación a la oferta de frutos heteroespecíficos, el test de Tuckey evidencia dos grupos bien diferenciados, el piso de menor altitud (700 msnm) con la máxima cantidad de frutos heteroespecíficos y el extremo superior (1800 msnm) en el cual la oferta era nula. El sitio de 1100 msnm no se diferencia de ninguno. No obstante, como se indicó en la sección anterior, estas diferencias en la oferta de frutos no tuvo una influencia significativa sobre el nivel de consumo de frutos de *C. franchetii* por dispersores legítimos a lo largo del gradiente.

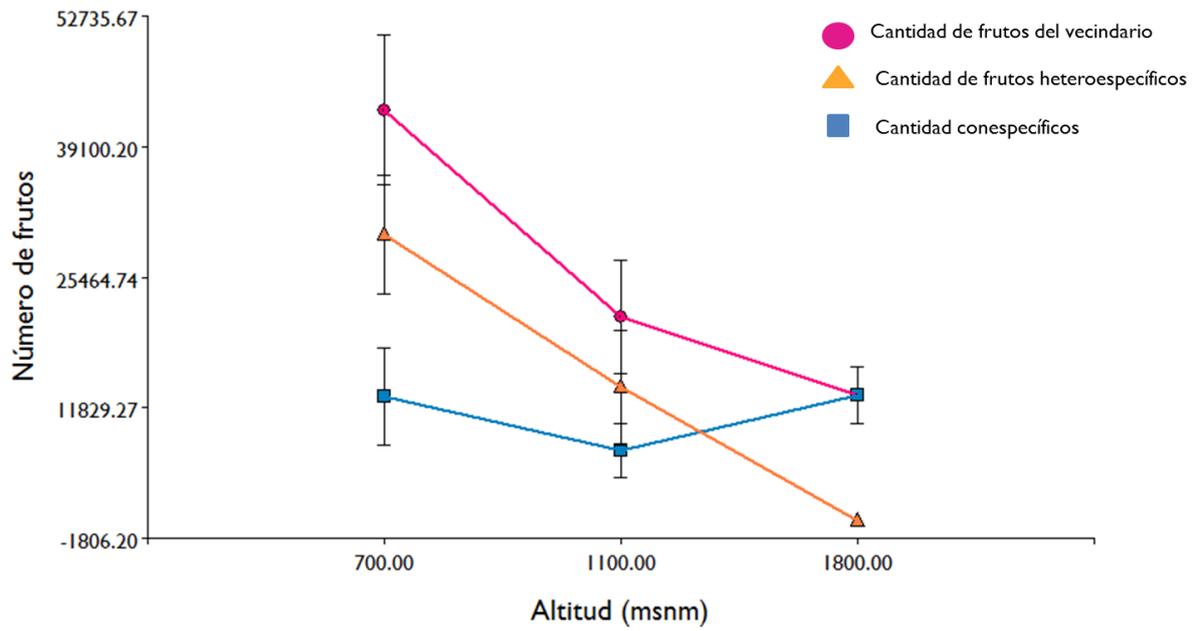


Figura 1. Gráfico de puntos de la variación de: la cantidad de frutos totales del vecindario (círculo rosado), la cantidad de frutos heteroespecíficos (triángulo naranja) y la cantidad de frutos conespecíficos (cuadrado azul) entre los diferentes pisos altitudinales.