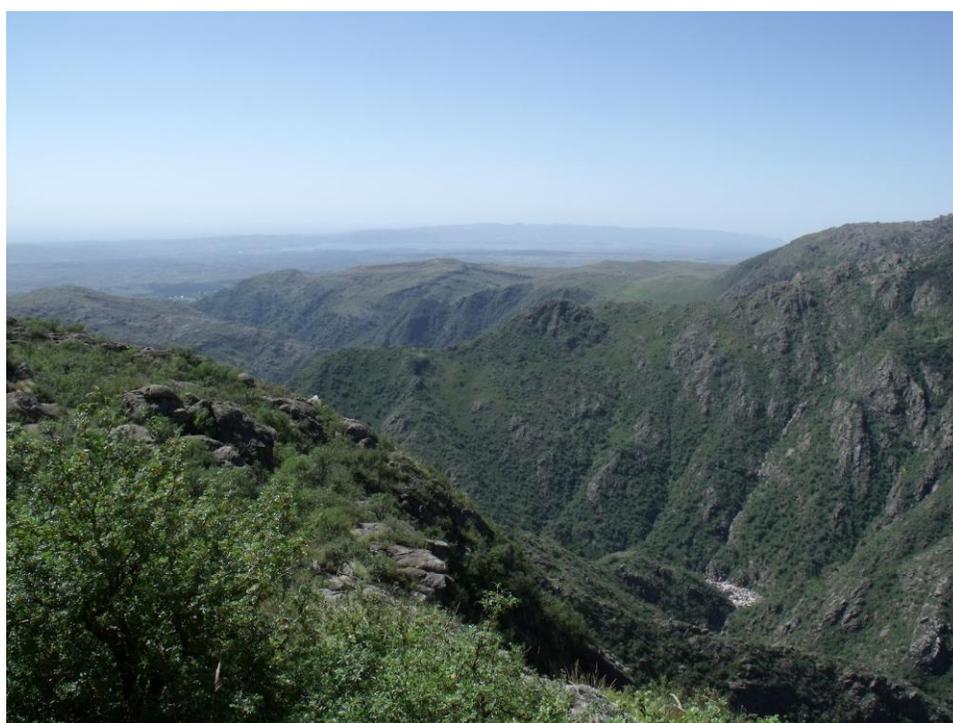




**“Efecto del nodricismo sobre el establecimiento de dos
leñosas nativas y una invasora codominantes en las
Sierras Grandes de Córdoba”**



María Paz Tapella
Directora: Dra. Paula Marcora
Codirectora: Dra. Paula Tecco



Tesina para optar por el título de Bióloga

**“Efecto del nodricismo sobre el establecimiento de dos leñosas nativas
y una invasora codominantes en las Sierras Grandes de Córdoba”**

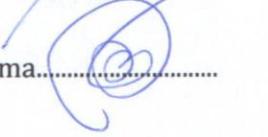
Tesinista: María Paz Tapella

Firma.....

Directora: Dra. Paula Marcora

Firma.....

Codirectora: Dra. Paula Tecco

Firma.....

Universidad Nacional de Córdoba

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Carrera de Ciencias Biológicas

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC)

-2018-

**“Efecto del nodricismo sobre el establecimiento de dos
leñosas nativas y una invasora codominantes en las
Sierras Grandes de Córdoba”**

Tribunal examinador:

Nombre y apellido: GUILLERMO FUNES

Firma:

Nombre y apellido: PAULA TECCO

Firma:

Nombre y apellido: LUCAS ENRICO

Firma:

Calificación: 10 (DIEZ)

Fecha: 19/12/2018

A las mujeres que cambian la historia,

Índice

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN.....	2
OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
Área de estudio	6
Las especies de estudio.....	7
Diseño experimental.....	8
Análisis de datos.....	12
RESULTADOS.....	14
Reclutamiento de renovales	14
Abundancia de renovales.....	14
Abundancia de renovales por clases de tamaño	16
Tamaño promedio de renovales	18
Condiciones de microhábitat.....	21
Cantidad y calidad de luz.....	21
Temperatura	21
Humedad del suelo	23
Profundidad del suelo	24
Cobertura del suelo	25
DISCUSION	26

CONSIDERACIONES FINALES	33
BIBLIOGRAFÍA	35
AGRADECIMIENTOS	42

RESUMEN

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas a la biodiversidad mundial. Los sistemas montañosos han sido menos afectados por invasiones que otros sistemas debido a que a mayor altitud las condiciones climáticas son más extremas, la presión de propágulos es menor y existe una menor ocurrencia de disturbios. Sin embargo, estudios recientes describen un rápido incremento de especies invasoras en zonas montañosas debido a la alteración de dichos factores limitantes y la ocurrencia de nuevas interacciones bióticas. En particular, el nodricismo es una interacción entre plantas que al reducir las restricciones climáticas en ambientes estresantes podría favorecer la expansión de plantas exóticas en las montañas. A su vez, las especies exóticas podrían modificar las condiciones microambientales afectando la regeneración de las especies nativas.

El objetivo de este trabajo fue estudiar el efecto de nodricismo de dos leñosas nativas (*Maytenus boaria* y *Polylepis australis*) y una leñosa invasora (*Cotoneaster franchetii*) sobre la regeneración de renovales de las tres especies en las Sierras Grandes de Córdoba. Para ello se registró el número de renovales de las especies leñosas, la abundancia por clases de tamaño y el tamaño promedio de los mismos bajo las copas de *Maytenus*, *Polylepis* y *Cotoneaster* y en sitios de pastizal sin cobertura arbórea ni arbustiva, en un bosquecillo de altura en la cual las tres especies codominan. Se midieron además las condiciones microambientales abióticas y bióticas en los cuatro tratamientos mencionados anteriormente.

El reclutamiento de renovales de *Polylepis* fue muy bajo en las condiciones estudiadas lo cual impidió evaluar estadísticamente la existencia o no de diferencias entre tratamientos. Se encontraron diferencias en la abundancia total y por clases de tamaño de renovales de *Cotoneaster* y de *Maytenus*. El establecimiento de los renovales de ambas especies fue mayor bajo las copas de *Polylepis*. *Cotoneaster* reclutó significativamente menos en los sitios abiertos y bajo copas de *Maytenus*, en tanto los renovales de *Maytenus* se establecieron en todas las condiciones estudiadas, aunque con una tendencia a reclutar menos bajo las copas conespecíficas. Las principales diferencias de microhábitat entre las nodrizas se registraron en términos de porcentaje de radiación fotosintéticamente activa, apertura de la canopia y temperatura del aire al nivel del suelo. La alta abundancia de renovales bajo *Polylepis* podría relacionarse con un nodricismo diferencial dado por condiciones intermedias de luz y temperaturas más altas en el invierno. Este nodricismo podría facilitar la expansión de la invasión de *Cotoneaster* en las Sierras Grandes de Córdoba. Los patrones observados están en consonancia con evidencia global que sugiere que en las interacciones entre exóticas y nativas que coexisten, es más frecuente el beneficio obtenido por las exóticas que por las nativas involucradas en la interacción.

Palabras claves: invasiones de plantas, amortiguamiento climático, facilitación, expansión altitudinal, *Cotoneaster franchetii*, *Maytenus boaria*, *Polylepis australis*.

INTRODUCCIÓN

En los últimos siglos el hombre ha introducido cientos de especies de árboles y arbustos en nuevas áreas fuera de sus rangos naturales de distribución. Muchas de estas especies se han naturalizado y convertido en invasoras en los nuevos sitios a los que arribaron (Richardson & Rejmánek, 2011; Richardson et al., 2011). Una especie invasora es un organismo que, fuera de su área nativa, consigue establecerse, dispersarse y se vuelve un problema para la salud humana, la economía y/o el ambiente (McNeely, 2001). La importancia de estudiar las invasiones biológicas radica en que representan una de las mayores amenazas a la biodiversidad mundial y tienen diversos impactos sobre procesos y servicios ecosistémicos donde invaden (Vitousek et al., 1997; Pejchar & Mooney, 2009). Las plantas leñosas han sido reconocidas recientemente como especies invasoras de gran importancia ya que algunas se encuentran entre los organismos invasores más extendidos y perjudiciales (Richardson & Rejmánek, 2011; Vilà et al., 2011).

Los sistemas montañosos han sido menos afectados por invasiones que otros sistemas debido a que a mayor altitud las condiciones climáticas son más extremas, la presión de propágulos es menor por la baja densidad poblacional (MEA, 2005) y existe una menor ocurrencia de disturbios (Milbau, 2009; Lembrechts et al., 2015). Sin embargo, estudios recientes describen un rápido incremento de especies invasoras en zonas montañosas (Pauchard et al., 2009; Alexander et al. 2011; 2016), debido a la alteración de dichos factores limitantes y la ocurrencia de nuevas interacciones bióticas (Lembrechts et al., 2015; Kuebbing & Nuñez, 2015).

Las especies invasoras pueden establecer interacciones de facilitación entre ellas o con especies nativas (Simberloff & Von Holle, 1999; Richardson et al., 2000; Stachowicz, 2001; Lenz & Facelli, 2003; Kuebbing & Nuñez, 2015). En particular, el nodricismo es una interacción entre plantas en la cual una de ellas protege a la otra de las restricciones climáticas en ambientes estresantes, o de sufrir niveles elevados de herbivoría (Aerts et al., 2007; Cavieres et al., 2008; Svriz et al., 2013). La planta nodriza puede mitigar el estrés climático reduciendo la radiación solar excesiva, la amplitud térmica diaria, conservando la humedad del suelo o incrementando los nutrientes en el mismo (Tecco et al., 2007; Aerts et al., 2007; Vitousek & Walker, 1989). La planta nodriza puede también favorecer la regeneración de leñosas al reducir la competencia con pastos y herbáceas, reducir el ramoneo al dificultar el acceso del ganado (Holmgren et al., 1997; Stachowicz, 2001; García & Ramón

Obeso, 2003) y actuar como trampa de semillas (García-Fayos & Verdú, 1998). Por otro lado, una especie nodriza podría ejercer efectos negativos (i.e. de interferencia) sobre el proceso de establecimiento y desarrollo de renovales de la especie hospedada (ej., al reducir la cantidad y calidad de la luz bajo su dosel; Svriz et al., 2013). Es decir, el nodricismo puede involucrar tanto efectos positivos como negativos sobre la planta hospedada, teniendo un balance neto positivo que compensa los costos de coexistencia (i.e. mayor supervivencia a expensas de un menor crecimiento). Finalmente, estos efectos ejercidos por una planta nodriza pueden variar según la identidad de las especies involucradas en la interacción y según la cobertura y/o arquitectura de la planta hospedera (ej., arbustiva o arbórea; Gómez-Aparicio et al., 2005).

Se ha observado que existe una asimetría en cuanto a las interacciones que se generan entre especies exóticas y nativas que coexisten en un ambiente invadido, en la cual es más frecuente el beneficio obtenido por las exóticas que por las nativas involucradas en la interacción (Kuebbing & Nuñez, 2016). En el contexto de interacciones de nodricismo entre especies leñosas, tanto la especie nativa como la exótica podrían participar alternativamente como planta huésped u hospedera. En línea con ello, se ha visto que leñosas exóticas pueden funcionar como nodrizas en los lugares donde invaden afectando la regeneración de leñosas nativas tanto de forma positiva como negativa (Tecco et al., 2006; Williams et al., 2006; Yang et al., 2009; Svriz et al. 2013). En consecuencia, el patrón espacial de establecimiento de leñosas nativas y exóticas puede ser afectado por la interacción de nodricismo entre dichas especies, específicamente por las modificaciones en las condiciones del microhábitat generado por cada especie y su efecto sobre el proceso de regeneración de las mismas. Por lo expuesto anteriormente es importante entender las interacciones entre las leñosas nativas y exóticas, y en particular su rol en las invasiones en sistemas de montaña en donde las condiciones climáticas son más extremas y el nodricismo podría facilitar la expansión altitudinal de las mismas (Tecco et al., 2016).

En las Sierras Grandes de Córdoba se ha observado que la mayoría de las especies invasoras se concentran en las partes bajas y que su probabilidad de ocurrencia disminuye con la altitud, probablemente debido a una disminución de la presión de propágulos hacia las partes más altas (Giorgis et al., 2011a, 2016). El arbusto asiático *Cotoneaster franchetii* Bois (Rosaceae) es una de las especies exóticas que alcanza mayores altitudes y de las más abundantes en las partes altas de las Sierras Grandes (Giorgis et al., 2011a, b; Paiaro et al., 2011; Ferrero, 2018). En los bosques de altura de las Sierras Grandes, *C. franchetii* coexiste

con las dos leñosas nativas dominantes, *Polylepis australis* y *Maytenus boaria*, las cuales podrían estar ejerciendo un efecto de nodricismo sobre la especie invasora favoreciendo su persistencia y expansión en el sistema. Al mismo tiempo, los individuos adultos de *C. franchetii* podrían afectar el establecimiento de renovales de las leñosas nativas al generar condiciones microclimáticas nuevas para el sistema, es decir un nivel de nodricismo diferente al proporcionado por las plantas nativas. Esta coexistencia de dos leñosas nativas con una exótica plantea un escenario natural ideal en el cual es factible evaluar las posibles interacciones entre las mismas, particularmente importante en el avance e impacto de la invasión (Kuebbing & Nuñez, 2016).

Como se mencionó previamente, el potencial de amortiguar la severidad climática bajo las copas está relacionado con la arquitectura de la planta hospedadora. En términos generales, los árboles están formados por un solo tronco principal del que salen muchas ramas secundarias distanciadas del suelo, con una clara dominancia apical; mientras que los arbustos son multifustales (Richardson & Rejmánek, 2011). La leñosa exótica *C. franchetii* es un arbusto (Richardson & Rejmánek, 2011), mientras que la nativa *M. boaria* es un árbol mediano de copa globosa y compacta; y la nativa *P. australis* puede crecer tanto en forma arbustiva como arbórea, presentando una copa tortuosa y redondeada (Demaio et al., 2002). Se desconoce si estas diferencias de arquitectura entre las leñosas nativas dominantes y la invasora *C. franchetii* generan distinto amortiguamiento climático y por lo tanto tienen efectos desiguales en la regeneración de estas tres especies leñosas en los bosques de altura de las Sierras Grandes donde coexisten. Las relaciones de nodricismo podrían ocurrir tanto desde las nativas hacia la exótica o viceversa, con implicancias opuestas desde el punto de vista de la conservación.

En resumen, se desconoce si la invasión de *C. franchetii* en los bosques de altura de las Sierras Grandes de Córdoba tiene un efecto positivo, negativo o nulo sobre el establecimiento de *M. boaria* y *P. australis*. Asimismo, se desconoce si las leñosas nativas ejercen un efecto de nodricismo sobre los renovales de la invasora.

OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Objetivo general

Examinar el efecto de nodricismo de dos leñosas nativas (*Maytenus boaria* y *Polylepis australis*) y una leñosa invasora (*Cotoneaster franchetii*) sobre la regeneración de renovales de las tres especies en las Sierras Grandes de Córdoba.

Objetivos específicos

1. Evaluar la abundancia, estructura de tamaños y tamaño medio de renovales (altura, diámetro a la base, y biomasa aérea) de *C. franchetii*, *M. boaria* y *P. australis* bajo las copas de nodrizas heteroespecíficas y en los claros herbáceos (sin cobertura leñosa) en un bosque codominado por las especies de estudio.
2. Comparar las condiciones abióticas (luz, temperatura, profundidad y humedad del suelo) y bióticas (cobertura vegetal) de los microhábitats generados bajo las copas de las tres especies leñosas (*C. franchetii*, *M. boaria* y *P. australis*) y en los claros herbáceos (sin cobertura leñosa) en un bosque codominado por las especies de estudio.

Hipótesis

1. Una arquitectura arbustiva ramificada cerca de la superficie del suelo, al proteger de la desecación por el sol, el viento y disminuir la amplitud térmica genera un amortiguamiento climático que favorece el establecimiento de los renovales bajo sus copas. Este amortiguamiento disminuye en arquitecturas arbóreas donde la copa se encuentra más lejos de la superficie del suelo dejando más expuestos los renovales.

Predicciones

- 1.1. La abundancia de los renovales de las tres especies será mayor bajo copas de *C. franchetii* e irá disminuyendo progresivamente hacia arquitecturas más abiertas como *P. australis* y *M. boaria*, siendo menor en los claros sin cobertura leñosa.
- 1.2. La mayor abundancia de renovales bajo las copas de *C. franchetii* se observará para todas las clases de tamaño (plántulas y renovales de más de una temporada de edad),

mientras que hacia arquitecturas más abiertas disminuirá la abundancia de renovales de más de una estación de crecimiento (es decir de clases de tamaño más grandes.

- 1.3. La cantidad y calidad de luz será mayor en sitios sin cobertura leñosa e irá disminuyendo progresivamente bajo cobertura de *M. boaria*, *P. australis* y *C. franchetii*, siendo menor en éste último.
- 1.4. La amplitud térmica diaria será mayor en sitios sin cobertura leñosa e irá disminuyendo progresivamente bajo cobertura de *M. boaria*, *P. australis* y *C. franchetii*, siendo menor en éste último.
- 1.5. La humedad del suelo será menor en sitios sin cobertura leñosa e irá aumentando progresivamente bajo cobertura de *M. boaria*, *P. australis* y *C. franchetii*, siendo mayor en éste último.

Para poner a prueba estas predicciones se seleccionó una porción de bosque de altura invadido por *C. franchetii* donde la abundancia de las tres leñosas es similar, y por lo tanto se asume que codominan. Asimismo, debido a la gran abundancia de plantas semilleras y de frutos producidos por cada una (Obs. Pers), se asume que la presión de propágulos de las tres especies no es limitante en el área de estudio. La evaluación de la estructura de tamaños de los renovales establecidos en cada situación permitiría inferir el efecto de las condiciones de microhábitat de las nodrizas al analizar la transición de renovales entre las distintas clases de tamaño. Sin embargo, no se puede descartar que existan posibles diferencias en la lluvia de semillas dadas por el efecto percha de las nodrizas estudiadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Quebrada del Condorito (31° 34' S, 64° 50' O), en las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. Estas sierras pertenecen a la provincia fitogeográfica Chaqueña (Cabrera, 1976), aunque debido al gran número de endemismos que se encuentran en la porción superior dicho piso altitudinal ha sido propuesto como una unidad biogeográfica separada (Cabido et al., 1998). El clima es templado frío de montaña, con gran amplitud térmica. La temperatura media anual ronda los 8,7°C (temperaturas medias de

12,1°C en enero y 4,9°C en julio), siendo comunes las heladas desde mayo a septiembre (Colladon, 2004). Las lluvias llegan a los 900 mm anuales (Colladon, 2010), concentrados en la estación cálida (octubre a abril). La vegetación se presenta como un mosaico heterogéneo de pastizales de altura y bosques codominados por *P. australis* y *M. boaria* (Cingolani et al., 2004; Cingolani et al., 2008). En particular, el sitio de estudio es un área de 500 m² en los alrededores del sendero de bajada al Río de los Condoritos (1657 ± 3 m.s.n.m.), en un bosquecillo codominado por las leñosas nativas *Maytenus boaria* y *Polylepis australis* y la leñosa exótica *Cotoneaster franchetii*.

Las especies de estudio

Cotoneaster franchetii Bois. (Rosaceae, Maloideae) es un arbusto nativo de Asia que ha sido introducido con fines ornamentales en Sudamérica y otros continentes (Richardson & Rejmánek, 2011; Lett et al., 2015). Esta especie es considerada invasora en América del Norte, Europa, Nueva Zelanda, Australia, Sudáfrica y Sudamérica (Richardson & Rejmánek, 2011). *C. franchetii* es un arbusto perenne que alcanza entre 0,5 y 3 metros de altura, posee hojas ovaladas y pequeñas flores blancas multiestaminadas (Zheng-yi et al., 2003). Sus frutos carnosos, redondeados y de color naranja rojizo son dispersados por aves (Zheng-yi et al., 2003). En el área de estudio (PN “Quebrada del Condorito”) *C. franchetii* es dispersada por aves nativas como el zorzal (*Turdus chiguanco*) (Díaz Vélez et al., 2018). La época de fructificación de *C. franchetii* comienza a finales del verano y se extiende durante el otoño y el invierno (en Córdoba: mayo-agosto; Tecco et al., 2006; Dellafiore & Rosa, 2015). En su rango nativo de distribución (del suroeste de China y norte de Tailandia) crece en laderas soleadas de montañas rocosas entre los 1600 y los 2900 m s. n. m. (Zheng-yi et al., 2003).

Maytenus boaria Molina (Celastraceae) árbol nativo de Sudamérica que se distribuye en las regiones templadas de Chile, Perú, Brasil y Argentina, incluyendo las montañas del centro de Argentina (Córdoba) (Donoso & Wendler, 1985). Es un árbol perenne de copa globosa y compacta que alcanza entre 5 y 8 m de altura (Demaio et al., 2002; Cabello & Camelio, 1985). Sus hojas son simples y lanceoladas con bordes aserrados y el extremo agudo. Sus flores son pequeñas y verdosas, mientras que sus frutos son pequeños, rojizos y carnosos y son dispersados por aves nativas como el zorzal (*Turdus chiguanco*) (Demaio et al., 2002;

Cabello & Camelio, 1985). La época de floración de *M. boaria* se extiende entre octubre y diciembre, y la de fructificación entre enero y mayo (Demaio et al., 2002; obs. pers.).

Polylepis australis Bitter (Rosaceae) es un árbol perenne endémico de las montañas del centro y noroeste de Argentina (Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2006). Su copa es tortuosa y redondeada, y puede alcanzar entre 3 y 8 m de altura (Demaio et al., 2002). Sus hojas son compuestas, ovadas y con bordes aserrados, y se disponen sobre braquiblastos. Sus flores pequeñas y verdosas se disponen en inflorescencias racemosas que penden. Posee fruto seco alado que se dispersa por viento. En Córdoba (Argentina) su floración ocurre entre septiembre y noviembre, y la época de fructificación se extiende entre diciembre y enero (Demaio et al., 2002).

Diseño experimental

Se estudió la regeneración de las tres especies leñosas y las condiciones de microhábitat bajo las copas del arbusto invasor *Cotoneaster franchetii*, de las especies arbóreas nativas codominantes *Maytenus boaria* y *Polylepis australis*, y en los claros herbáceos (sin cobertura arbórea ni arbustiva). Se consideraron estas situaciones como cuatro tratamientos (de aquí en más llamados: *Cotoneaster*, *Maytenus*, *Polylepis* y Abiertos, respectivamente), para los cuales se seleccionaron como réplicas 12 individuos de cada una de las especies leñosas y 12 parcelas de 4 m² en los claros herbáceos sin cobertura arbórea ni arbustiva (sitios abiertos) (48 réplicas en total; Fig. 1). Se procuró que los 36 individuos seleccionados como plantas nodrizas tuvieran copas comparables en tamaño (los individuos de *Polylepis* seleccionados tuvieron arquitectura arbórea) y que las 48 réplicas (36 individuos + 12 sitios abiertos) estuvieran a distancias similares de individuos de las tres especies leñosas para minimizar sesgos en las respuestas por diferencias de tamaño de las copas y/o presión de propágulos. El tamaño promedio de copa de las tres especies fue de $7,37 \pm 0,69$ (calculado a partir del promedio de dos diámetros perpendiculares de cada copa; fórmula: $\text{área} = \pi \times r^2$). La distancia promedio de las réplicas a individuos de las tres especies leñosas fue de $2,14 \pm 0,19$ m.

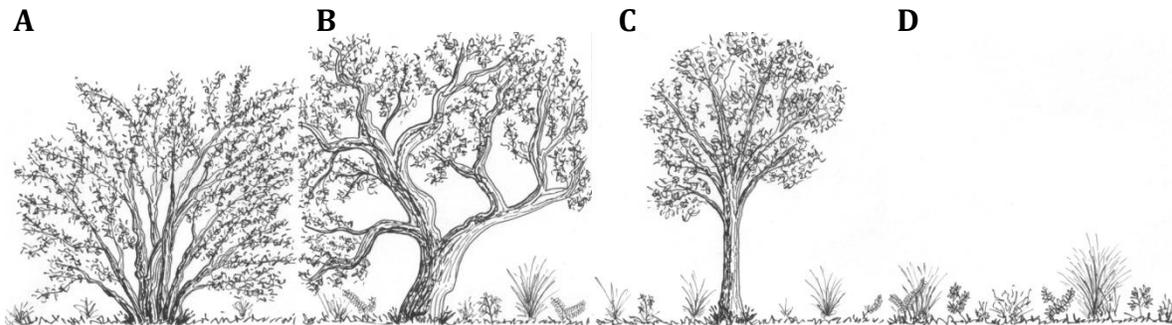


Fig. 1. Diseño experimental: aspecto de las cuatro situaciones (tratamientos) consideradas (de izquierda a derecha): bajo copas de *Cotoneaster franchetii* (A), *Polylepis australis* (B) y *Maytenus boaria* (C), y sitios abiertos (parcelas en los claros herbáceos sin cobertura arbórea ni arbustiva) (D). Se tuvieron 12 réplicas para cada caso. (Ilustración por Guadalupe Gazal).

En cada réplica se distribuyeron al azar tres cuadratas de hierro de 40 x 40 cm sobre el suelo (bajo la copa en el caso de las nodrizas, y dentro de los claros herbáceos en los sitios abiertos) dentro de las cuales se realizaron las mediciones de reclutamiento de las tres especies leñosas y de las condiciones de microhábitat. El muestreo de los renovales se realizó durante marzo de 2017. Como medida de abundancia, se registró el número de renovales de las especies leñosas en dichas cuadratas (incluyendo todos los individuos de hasta 100 cm de altura). El tamaño medio de los renovales de *Cotoneaster*, *Maytenus* y *Polylepis* se midió en términos de diámetro a altura de la base (DAB), altura y biomasa aérea. Para obtener esta última variable se cosechó la porción aérea de cada uno de los renovales y se secaron en una estufa de circulación forzada por más de 72 horas. Luego en una balanza de precisión (0,0001 g) se midió el peso seco de cada uno de los renovales cosechados. El DAB (mm) se midió con un calibre digital y la altura (cm) con una cinta métrica. Además de comparar estas tres variables de tamaño entre tratamientos (ver análisis), la altura de los renovales se utilizó posteriormente para describir la estructura de tamaños de los renovales de cada especie en cada tratamiento. Las clases de tamaño definidas para clasificar los renovales fueron: 1 (renovales de hasta 5 cm de altura), 2 (5,1 a 10 cm), 3 (10,1 a 15 cm), 4 (15,1 a 20 cm) y 5 (20,1 a 100 cm). De acuerdo a datos experimentales de adición de semillas y transplante de plántulas en la región se ha observado que al final de la primera estación de crecimiento las plántulas de *Cotoneaster* y *Maytenus* llegan a medir 8,4 cm y 11,7 cm respectivamente (Marcora et al. datos sin publicar). Esto sugiere que las dos primeras clases de tamaño establecidas en esta tesis corresponderían a plántulas y/o renovales de la temporada

muestreada, mientras que las siguientes clases de tamaño (3, 4 y 5) podrían interpretarse como renovales que ya pasaron al menos un invierno y están en su segunda temporada de crecimiento o más.

Para caracterizar la transición de arquitecturas más cerradas a más abiertas predicha entre las nodrizas estudiadas se calculó el porcentaje de apertura de la canopia para cada réplica. Para calcular el porcentaje de apertura de la canopia se tomaron dos fotos de la misma desde el nivel del suelo y fueron analizadas con el software Gap Light Analyzer (GLA). Como medida de la cantidad y calidad de la luz disponible para los renovales en cada tratamiento, se midió el porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (PAR) que alcanza el nivel del suelo. El PAR ($\mu\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) se midió con un sensor LICOR en cinco puntos de cada réplica (LICOR Environmental, Lincoln, NE, USA) (Stoutjesdijk & Barkman, 1992) y fue calculado como: $\text{PAR al nivel del suelo} \times 100 / \text{PAR por encima de la copa}$. Estas mediciones también se realizaron en los sitios abiertos, en los cuales la matriz herbácea también genera cobertura.

En la mitad de las réplicas se instalaron sensores (6 réplicas por tratamiento, 24 en total) para registrar la temperatura del aire a 10 cm sobre el suelo cada 2 horas (Thermochron iButton DS1921G). Para esto, se construyó una estructura de protección con un caño de pvc dentro del cual se colgó cada sensor en una bolsita de tela de voile, para que la medición fuera la de la temperatura del aire circundante. A su vez, para que la medición no estuviese afectada por la radiación solar directa sobre el sensor, el caño de pvc se protegió con una media sombra dispuesta a unos centímetros sobre el mismo (Fig. 2). De los registros tomados por los 24 sensores durante más de 500 días se seleccionó un año completo (octubre 2017 a octubre 2018) y se calcularon las temperaturas promedio, máxima y mínima por día. Con éstas se calcularon las temperaturas media anual, máxima y mínima promedio anual para el sitio de estudio. Además, se usaron las temperaturas máxima y mínima diarias del verano (21 diciembre a 21 marzo) y del invierno (21 junio a 21 septiembre) de dicho año para comparar la amplitud térmica diaria entre tratamientos.

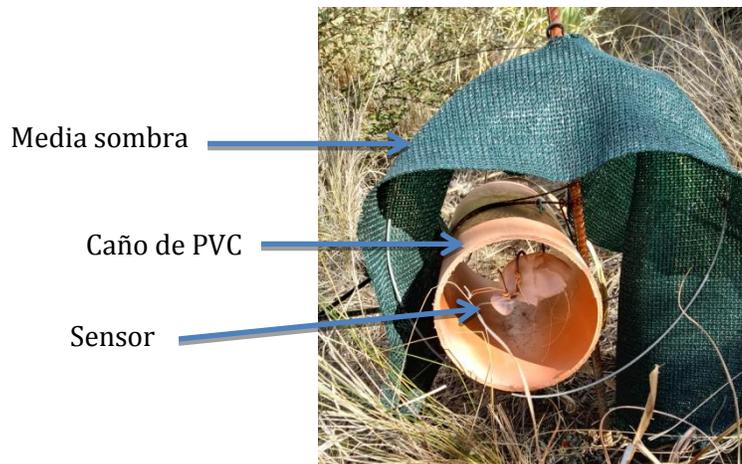


Fig. 2. Estructura de protección construida para los sensores de temperatura (Thermochron iButton DS1921G) instalados en la mitad de las réplicas (6 réplicas por tratamiento, 24 en total).

Para caracterizar las condiciones de humedad del suelo, se midió en cada una de las cuadratas de las réplicas consideradas, la humedad a 5 cm de profundidad (TDR 'Moisture Probe Meter') en dos momentos, uno dentro de la estación húmeda (febrero) y otro dentro de la estación seca (junio). La caracterización de la profundidad del suelo se realizó en las mismas cuadratas enterrando una varilla de hierro de 100 cm de largo mediante golpes hasta que dejara de enterrarse y midiendo con una cinta métrica la porción no enterrada de la varilla.

Finalmente se caracterizó la cobertura del suelo bajo las plantas nodrizas y en los sitios abiertos. Esta caracterización se realizó en términos de porcentajes de cobertura vegetal total, mantillo, suelo desnudo y roca; y desglosado en porcentajes de cobertura de formas de vida (helechos, pastos, hierbas, subarbustos). Los subarbustos tenidos en cuenta para la caracterización son arbustos enanos (ej., *Gaultheria poeppigii*) y no incluyeron a *Cotoneaster*. Las mediciones de estas variables se realizaron en las tres cuadratas utilizadas para registrar la abundancia de renovales en cada réplica.

Análisis de datos

Los análisis y gráficos se realizaron usando la versión de R 3.5.1 (R Core Team, 2018). Las diferencias en la abundancia de renovales entre los cuatro tratamientos (las tres especies nodrizas y los sitios abiertos) fueron analizadas usando Modelos Lineales Generales Mixtos (MLGM), (familia Poisson, función *glmer*, paquete *lme4*) incluyendo las cuadratas como factor aleatorio. Esto se evaluó tanto para los renovales de *Cotoneaster* como para los de *Maytenus*. Los renovales de *Polylepis* no fueron considerados en el análisis de datos ya que el reclutamiento de renovales de esta especie fue muy bajo (4 renovales en total, todos bajo copas conespecíficas). Además, tanto para los renovales de *Cotoneaster* como para los de *Maytenus* se repitieron dichos análisis sin tener en cuenta los renovales creciendo bajo la especie conespecífica, a los fines de evitar que el reclutamiento por semillas caídas bajo la propia copa pudiese enmascarar diferencias entre los demás tratamientos.

Las diferencias en el tamaño medio (altura, biomasa, y DAB) de los renovales de *Cotoneaster* y de *Maytenus* entre las distintas nodrizas fueron analizadas con análisis no paramétricos (Kruskal-Wallis, función *kruskal.test*) ya que no se cumplían los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (homocedasticidad). Debido a que solo se encontró una plántula de *Cotoneaster* en los sitios abiertos, se excluyó este tratamiento del análisis de tamaño medio de esa especie (la comparación se realizó para los renovales registrados bajo las copas de las tres especies nodrizas).

Para poner a prueba la hipótesis sobre condiciones microambientales diferenciales entre tratamientos se analizaron individualmente cada una de las variables abióticas. Las diferencias en PAR (radiación fotosintéticamente activa), apertura de la canopia y profundidad de suelo entre tratamientos fueron analizadas con análisis no paramétricos (Kruskal-Wallis, función *kruskal.test*), ya que no se cumplían los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (homocedasticidad). Para las tres variables anteriores se usó el promedio de las mediciones por réplica para el análisis.

Las diferencias en la amplitud térmica entre los tratamientos se analizaron con Modelos Lineales Generales Mixtos (MLGM) (función *lme*, paquete *nlme*) incluyendo las mediciones repetidas en el tiempo (fechas) como factor aleatorio dada la estructura de autocorrelación temporal. Dado que no se cumplía el supuesto de homogeneidad de varianza entre tratamientos se agregó en el modelo la función *varIdent* (paquete *nlme*) que es una

función de estructura de varianza constante que permite que haya diferentes varianzas para cada uno de los niveles del factor de clasificación (tratamientos). El análisis se repitió para cada una de las dos estaciones consideradas (verano e invierno).

Las diferencias en la humedad del suelo entre los tratamientos se analizaron con Modelos Lineales Generales Mixtos (MLGM) (función *lmer*, paquete *lme4*) incluyendo las cuadratas como factor aleatorio. Los datos fueron transformados usando \log_{10} para que cumplan con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (homocedasticidad). El análisis se repitió para cada una de las dos fechas consideradas (febrero y junio).

Por último, se evaluó la diferencia en la cobertura del suelo de los microhábitats entre tratamientos mediante un análisis de ordenación NMDS (Non -metrical multidimensional scaling) usando distancias de Bray-Curtis (función *metaMDS*, paquete *vegan*). Además, se usó la función *envfit* para evaluar cuál variable (porcentajes de cobertura vegetal total y por forma de vida, mantillo, suelo desnudo y roca) fue la más importante en explicar las diferencias entre los sitios.

En todos los análisis se comprobaron gráficamente los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Las diferencias a posteriori se evaluaron usando pruebas simultáneas para hipótesis lineales generales (función *glht*, paquete *multcomp*). En el caso de las variables analizadas mediante análisis no paramétricos (Kruskal-Wallis, función *kruskal.test*) las diferencias a posteriori fueron evaluadas usando test de comparaciones múltiples para Kruskal-Wallis (función *dunn.test*, paquete *dunn.test*). Las diferencias fueron consideradas significativas con un $p < 0,05$.

RESULTADOS

Reclutamiento de renovales

Abundancia de renovales

Se registraron un total de 553 renovales de las tres especies leñosas estudiadas en los cuatro tratamientos. De estos, 383 (69%) fueron renovales de *Cotoneaster*, 166 (30%) de *Maytenus* y 4 (<1%) de *Polylepis*. Los renovales de *Maytenus* se encontraron en todos los tratamientos, y los renovales de *Cotoneaster* estuvieron presentes bajo las tres especies nodrizas mientras que en los sitios abiertos se encontró sólo un renoval. Por último, se encontraron sólo 4 renovales de *Polylepis* (todos bajo copas conespecíficas) por lo cual los renovales de esta especie no fueron consideradas en el análisis de datos.

La abundancia de renovales de *Cotoneaster* fue significativamente diferente entre los distintos tratamientos, siendo mayor bajo los individuos adultos de *Cotoneaster*, intermedia bajo *Polylepis* y menor bajo *Maytenus* y en los sitios abiertos (Fig. 3, Tabla 1). El patrón de diferencias entre las nodrizas nativas y el sitio abierto se mantuvo cuando se excluyeron del análisis los renovales presentes bajo la nodriza conespecífica (Tabla 1).

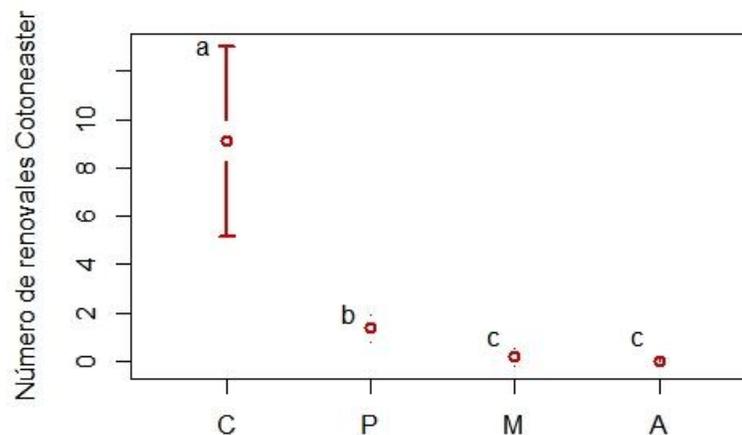


Fig. 3: Abundancia de renovales de *Cotoneaster* bajo las copas de *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P), *Maytenus* (M), y en los sitios abiertos (A). La abundancia es expresada como el número promedio de renovales por cuadrata (40 x 40 cm²) por tratamiento. Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos.

La abundancia de renovales de *Maytenus* fue significativamente diferente entre tratamientos, siendo mayor bajo copas de *Polylepis* que bajo copas conespecíficas. El resto de los tratamientos no difirieron significativamente entre sí (Fig. 4, Tabla 1). Al excluir del análisis la nodriza conespecífica se mantuvo el patrón ya que no se encontraron diferencias en la abundancia de renovales de *Maytenus* bajo copas de *Polylepis*, *Cotoneaster* y en los sitios abiertos (Tabla 1).

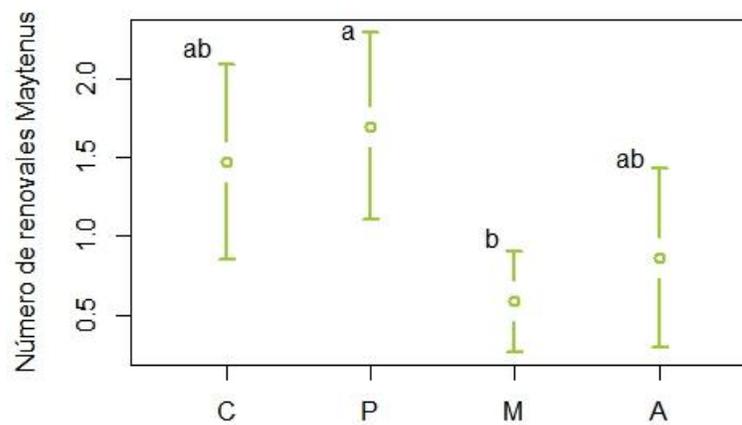


Fig. 4: Abundancia de renovales de *Maytenus* bajo las copas de *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P), *Maytenus* (M), y en los sitios abiertos (A). La abundancia es expresada como el número promedio de renovales por cuadrata (40 x 40 cm²) por tratamiento. Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos.

Tabla 1: Resumen estadísticos ANOVA (MLGM) para evaluar las diferencias en la abundancia de renovales de *Cotoneaster* y de renovales de *Maytenus* por cuadrata bajo copas de *Cotoneaster*, *Polylepis*, *Maytenus* y en sitios abiertos. Se indica también los estadísticos correspondientes a la comparación de cada variable excluyendo la nodriza conespecífica.

	Factor NODRIZA			
	Chi-cuadrado	gl	N	P
Abundancia <i>Cotoneaster</i>	41,455	3	144	<0,0001
Abundancia <i>Cotoneaster</i> sin nodriza conespecífica	15,431	2	108	0,0004
Abundancia <i>Maytenus</i>	10,486	3	144	0,0149
Abundancia <i>Maytenus</i> sin nodriza conespecífica	4,6145	2	108	0,0996

Abundancia de renovales por clases de tamaño

Se encontraron renovales de *Cotoneaster* de todas las clases de tamaño bajo copas conespecíficas y de *Polylepis* (Fig. 5a), habiendo mayor abundancia de las clases 1 y 2 (<10cm) en relación a clases de mayor altura (10 a 100 cm). Bajo copas de *Maytenus* sólo se encontraron renovales de *Cotoneaster* pequeños (clase 2; 5,1 a 10 cm) y el único renoval de esta especie registrado en los sitios abiertos correspondió a la clase de tamaño más grande (clase 5; ≥ 20 cm).

En el caso de los renovales de *Maytenus* (Fig. 5b), se registraron todas las clases de tamaño en todos los tratamientos, con excepción de la nodriza conespecífica donde no se encontraron renovales de la clase más pequeña (clase 1; ≤ 5 cm). Además, bajo las tres condiciones nativas (*Polylepis*, *Maytenus* y sitios abiertos) se encontró una mayor abundancia de renovales de mayor tamaño (clase 5; ≥ 20 cm) en relación a las demás clases de tamaño. Contrariamente, bajo copas de *Cotoneaster* la abundancia de renovales de *Maytenus* fue menor en las clases 3 y 4 (10,1 a 20 cm) en relación a las demás clases de tamaño.

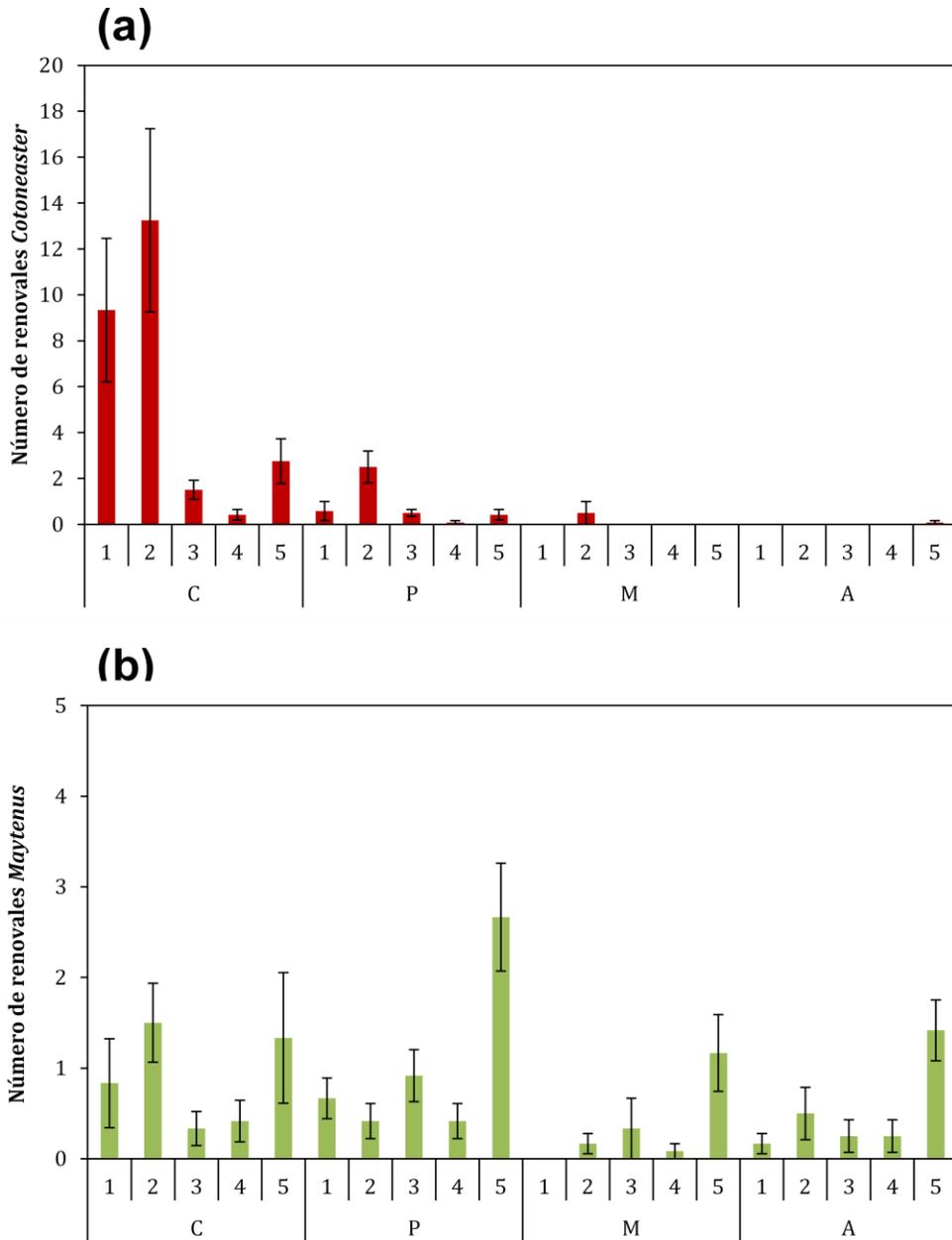


Fig. 5: Abundancia media de renovales de *Cotoneaster* (a) y *Maytenus* (b) según clase de tamaño bajo las copas de *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P), *Maytenus* (M), y en los sitios abiertos (A). Las clases de tamaños definidas para clasificar los renovales fueron: 1 (hasta 5 cm de altura), 2 (5,1 a 10 cm), 3 (10,1 a 15 cm), 4 (15,1 a 20 cm) y 5 (20,1 a 100 cm). La abundancia es expresada como el número promedio de renovales por clase de tamaño por réplica. Nótese que es diferente la escala utilizada para el gráfico de las dos especies de renovales.

Tamaño promedio de renovales

Sólo se encontró 1 plántula de *Cotoneaster* en los sitios abiertos por lo cual se excluyó dicho tratamiento de los análisis de tamaño promedio de esta especie (la comparación del tamaño promedio se realizó para los renovales registrados bajo las tres copas nodrizas).

Se encontraron diferencias significativas en la altura promedio de renovales de *Cotoneaster* entre las distintas nodrizas (Fig. 6a; Tabla 2). La altura de los renovales fue significativamente menor bajo las copas conespecíficas que bajo copas de *Polylepis*. Al excluir del análisis los renovales crecidos bajo la nodriza conespecífica se mantuvo la ausencia de diferencias en la altura promedio de los renovales de *Cotoneaster* bajo ambas nodrizas nativas (Tabla 2). El tamaño de los renovales de *Cotoneaster* en términos de biomasa y diámetro a la base (DAB) no difirió significativamente entre nodrizas (Fig. 6b y 6c; Tabla 2). Estos resultados se mantuvieron cuando se excluyeron de los análisis los renovales crecidos bajo la nodriza conespecífica (Tabla 2).

Si bien el tamaño promedio (en términos de altura, biomasa y DAB) de los renovales de *Cotoneaster* no difirió entre ambas nodrizas nativas, el tamaño de las cajas de los box-plot de todas las variables de tamaño medidas refleja el mayor rango de tamaños de renovales reclutados bajo *Polylepis* que bajo *Maytenus* (Fig. 6), en donde sólo reclutaron renovales pequeños.

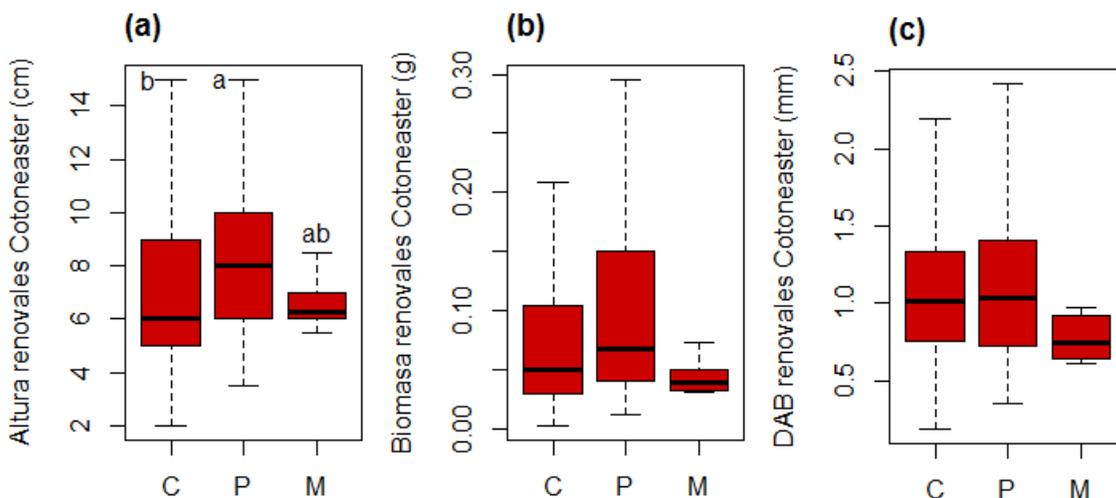


Fig. 6: Tamaño promedio de los renovales de *Cotoneaster* bajo las copas de *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P) y *Maytenus* (M). El tamaño promedio es expresado en términos de (a) altura promedio

(cm), (b) biomasa promedio (g), y (c) DAB promedio (mm) de los renovales. Diferentes letras indican diferencias significativas en la altura de los renovales de *Cotoneaster* ($P < 0,05$, Tabla 2) entre tratamientos.

Tabla 2: Resumen estadísticos análisis Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias en el tamaño promedio (medido en términos de biomasa, DAB y altura) de renovales de *Cotoneaster* bajo copas de *Cotoneaster*, *Polylepis* y *Maytenus*. Se indica también los estadísticos correspondientes a la comparación de cada variable excluyendo la nodriza conspecífica.

<i>Cotoneaster</i>	Factor NODRIZA			
	Chi-cuadrado	gl	N	P
Altura	11,361	2	382	0,0034
Altura sin nodriza conespecífica	2,1753	1	55	0,1402
Biomasa	4,3979	2	382	0,1109
Biomasa sin nodriza conespecífica	3,1749	1	55	0,0748
DAB	4,0545	2	382	0,1317
DAB sin nodriza conespecífica	3,8321	1	55	0,0503

El tamaño promedio de renovales de *Maytenus* en términos de altura, biomasa y DAB difirió significativamente entre tratamientos, siendo, en todos los casos, menor bajo las copas de *Cotoneaster* que en las demás condiciones (Fig. 7, Tabla 3). Este patrón se mantuvo sin cambios cuando se excluyó de los análisis a los renovales registrados bajo la nodriza conespecífica (Tabla 3). Además, el tamaño de las cajas de los box-plot de todas las variables de tamaño medidas (Fig. 7) refleja que en todos los tratamientos se encontraron renovales pequeños y grandes, pero que bajo copas de *Cotoneaster* no se encontraron muchos renovales de tamaños grandes en comparación con los otros tratamientos, lo cual baja el promedio del tamaño de los renovales de *Maytenus*.

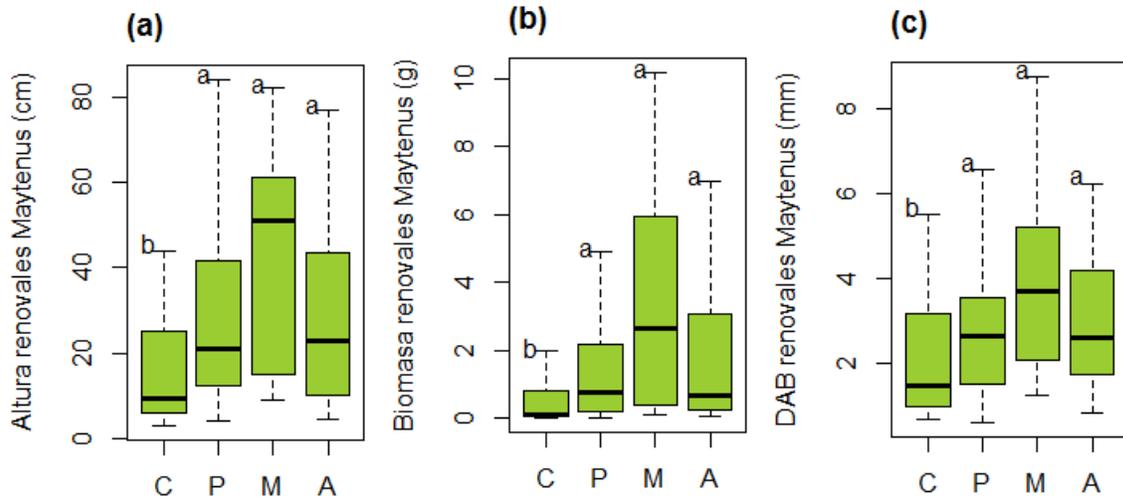


Fig. 7: Tamaño promedio de los renovales de *Maytenus* bajo las copas de *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P), *Maytenus* (M), y en los sitios abiertos (A). El tamaño promedio es expresado en términos de (a) altura promedio (cm), (b) biomasa (g) promedio, y (c) DAB promedio (mm) de los renovales. Diferentes letras indican diferencias significativas en la altura, biomasa y DAB de los renovales de *Maytenus* ($P < 0,05$, Tabla 3) entre tratamientos.

Tabla 3: Resumen estadísticos análisis Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias en el tamaño promedio (medido en términos de biomasa, DAB y altura) de renovales de *Maytenus* bajo copas de *Cotoneaster*, *Polylepis*, *Maytenus* y en sitios abiertos. Se indica también los estadísticos correspondientes a la comparación de cada variable excluyendo la nodriza conspecífica.

<i>Maytenus</i>	Factor NODRIZA			
	Chi-cuadrado	gl	N	P
Altura	20,939	3	166	0,0001
Altura sin nodriza conespecífica	11,596	2	145	0,0030
Biomasa	25,847	3	166	<0,0001
Biomasa sin nodriza conespecífica	17,042	2	145	0,0002
DAB	20,500	3	166	0,0001
DAB sin nodriza conespecífica	11,689	2	145	0,0028

Condiciones de microhábitat

Cantidad y calidad de luz

El porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (PAR) difirió significativamente entre tratamientos (Fig. 8a, Tabla 4). El PAR fue mayor en los sitios abiertos que bajo las tres nodrizas. Entre las plantas nodrizas, el PAR fue significativamente menor bajo *Cotoneaster* que bajo *Polylepis* e intermedio (ns) bajo *Maytenus*.

El porcentaje de apertura de la canopia difirió significativamente bajo los distintos tratamientos (Fig. 8b, Tabla 4). La apertura de la canopia fue mayor en los sitios abiertos que bajo las nodrizas. En cuanto a estas últimas, se observó una apertura significativamente menor bajo *Cotoneaster* que bajo ambas nodrizas nativas (*Maytenus* y *Polylepis*).

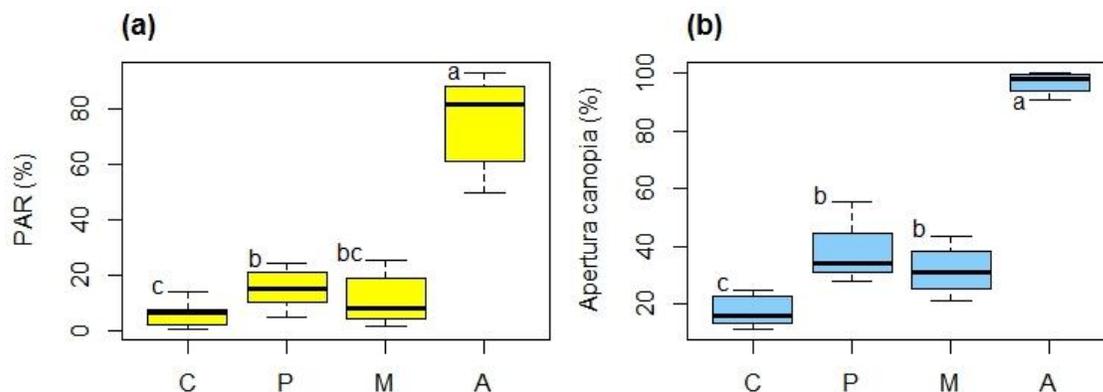


Fig. 8: (a) Porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (PAR) bajo las copas y (b) apertura de la canopia para *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P), *Maytenus* (M), y en los sitios abiertos (A), expresados respectivamente como promedio de PAR (%) y promedio de apertura de canopia (%) por tratamiento. Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$, Tabla 4) entre tratamientos.

Temperatura

La temperatura media anual en el sitio de estudio registrada a partir de los 24 sensores distribuidos fue de $11,35 \pm 0,07$ °C y no difirió significativamente entre los tratamientos ($P > 0,05$).

Se observó un patrón diferente de amplitud térmica diaria entre tratamientos según la estación del año considerada. En verano la amplitud térmica diaria difirió significativamente entre tratamientos, siendo mayor en los sitios abiertos en comparación con las tres copas nodrizas (Fig. 9a, Tabla 4). Esto se corresponde con una temperatura máxima diaria mayor y una temperatura mínima diaria menor en los sitios abiertos con respecto a las tres nodrizas (Tabla 4). En invierno la amplitud térmica diaria difirió significativamente entre los distintos tratamientos y puede describirse como un gradiente en el cual la amplitud es mayor bajo copas de *Polylepis*, menor bajo las copas de *Maytenus*, e intermedia (ns) bajo las copas de *Cotoneaster* y en los sitios abiertos (Fig. 9b, Tabla 4). Para el invierno la temperatura mínima diaria no difirió entre tratamientos (Tabla 4). Por lo contrario, en esta estación la temperatura máxima diaria siguió el mismo patrón que la amplitud térmica diaria, i.e. mayor bajo *Polylepis* que bajo *Maytenus* y con valores intermedios bajo *Cotoneaster* y en sitios abiertos (Fig. 10; Tabla 4).

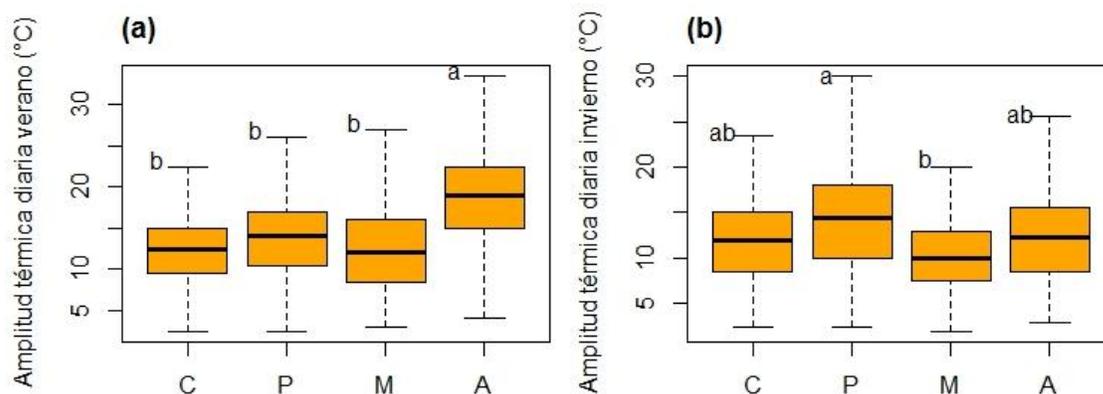


Fig. 9: Amplitud térmica diaria de la estación de verano (a; 21 diciembre a 21 marzo) y de la estación de invierno (b; 21 junio a 21 septiembre) bajo las copas de *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P), *Maytenus* (M), y en los sitios abiertos (A), expresado como promedio de amplitud térmica diaria (°C) por tratamiento. Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$, Tabla 4) entre tratamientos en la amplitud térmica diaria.

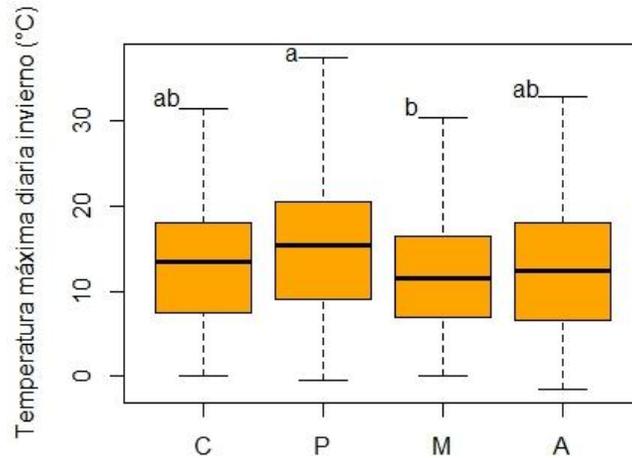


Fig. 10: Temperatura máxima diaria de la estación de invierno bajo las copas de *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P), *Maytenus* (M), y en los sitios abiertos (A), expresado como promedio de temperatura máxima diaria (°C) por tratamiento. Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$, Tabla 4) entre tratamientos en la temperatura máxima diaria.

Humedad del suelo

Se observó un patrón diferente de humedad del suelo entre tratamientos según la estación del año considerada. En la estación húmeda (febrero) la humedad del suelo no difirió significativamente entre tratamientos (Fig. 11a, Tabla 4). De manera contraria, en la estación seca (junio) la humedad del suelo fue significativamente mayor en los sitios abiertos que bajo la nodriza *Polylepis*, e intermedia, aunque no significativamente diferente bajo *Cotoneaster* y *Maytenus* (Fig. 11b, Tabla 4).

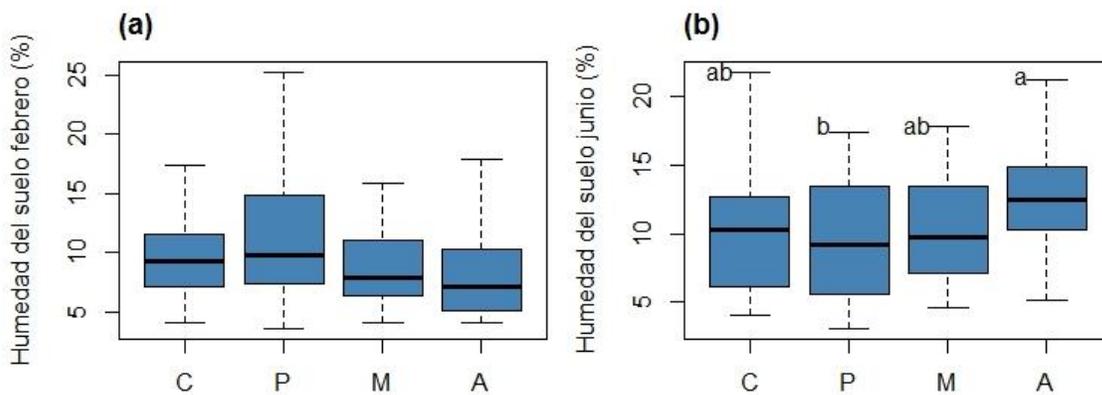


Fig. 11: Humedad del suelo de la estación húmeda (a; febrero) y de la estación seca (b; junio) bajo las copas de *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P), *Maytenus* (M), y en los sitios abiertos (A). La humedad es expresada como porcentaje de humedad promedio por cuadrata por tratamiento. Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$, Tabla 4) entre tratamientos en la humedad del suelo.

Profundidad del suelo

La profundidad del suelo no difirió significativamente entre tratamientos (Fig. 12, Tabla 4). En términos generales puede observarse en el box-plot que las nodrizas *Cotoneaster* y *Polylepis* se encontraron en suelos menos profundos; y que por el contrario *Maytenus* se encontró en un rango mayor de profundidades.

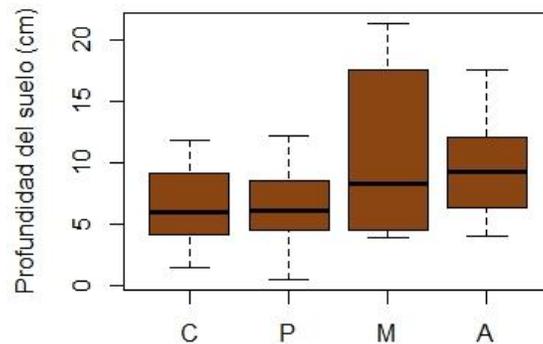


Fig. 12: Profundidad del suelo bajo las copas de *Cotoneaster* (C), *Polylepis* (P), *Maytenus* (M), y en los sitios abiertos (A), expresado como promedio de profundidad del suelo (cm) por tratamiento. No hubo diferencias significativas ($P > 0,05$, Tabla 4) entre tratamientos en la profundidad del suelo.

Tabla 4: Resumen estadístico de las comparaciones de variables microambientales entre tratamientos (bajo copas de *Cotoneaster*, *Polylepis*, *Maytenus* y en sitios abiertos). Según la variable analizada se indica el Chi-cuadrado del Kruskal-Wallis (radiación fotosintéticamente activa (PAR), apertura de la canopia y profundidad del suelo) o el F del Anova (amplitud térmica y humedad).

	Factor NODRIZA			
	Chi-cuadrado / F	gl	N	P
PAR (%)	31,8940	3	48	<0,0001
Apertura canopia (%)	38,6660	3	48	<0,0001
Amplitud térmica diaria verano (°C)	16,6688	3	24	<0,0001
Amplitud térmica diaria invierno (°C)	5,4313	3	24	0,0067
Máxima térmica diaria verano (°C)	10,2730	3	24	0,0003
Mínima térmica diaria verano (°C)	8,6770	3	24	0,0007
Máxima térmica diaria invierno (°C)	4,1641	3	24	0,0191
Mínima térmica diaria invierno (°C)	2,5047	3	24	0,0884
Humedad en estación húmeda (febrero)	5,5697	3	144	0,1345
Humedad en estación seca (junio)	8,0348	3	144	0,0453
Profundidad suelo	4,5975	3	48	0,2038

Cobertura del suelo

La cobertura del suelo en los microhábitats bajo las distintas especies nodriza y en los claros herbáceos se diferenciaron significativamente en función de las variables bióticas (cobertura de vegetación total, formas de vida y mantillo) y abióticas (suelo desnudo, roca) analizadas (***P=0,024***). De las variables medidas, las que más contribuyen a explicar la distribución de los sitios en la ordenación fueron la cobertura de subarbustos ($r^2=0,4992$, ***P=0,001***), helechos ($r^2=0,4937$, ***P=0,001***) y suelo desnudo ($r^2=0,4563$; ***P=0,001***). Los sitios abiertos tienden a tener una mayor cobertura de helechos y subarbustos que lo encontrado bajo las tres copas nodrizas; y bajo copas de *Cotoneaster* hay un mayor porcentaje de suelo desnudo que en las tres condiciones nativas (Fig. 13). Sin embargo, el porcentaje de variación explicada por las variables medidas fue muy bajo ($r^2=0,1321$), lo que resulta en una alta superposición de los polígonos definidos para cada tratamiento (Fig. 13).

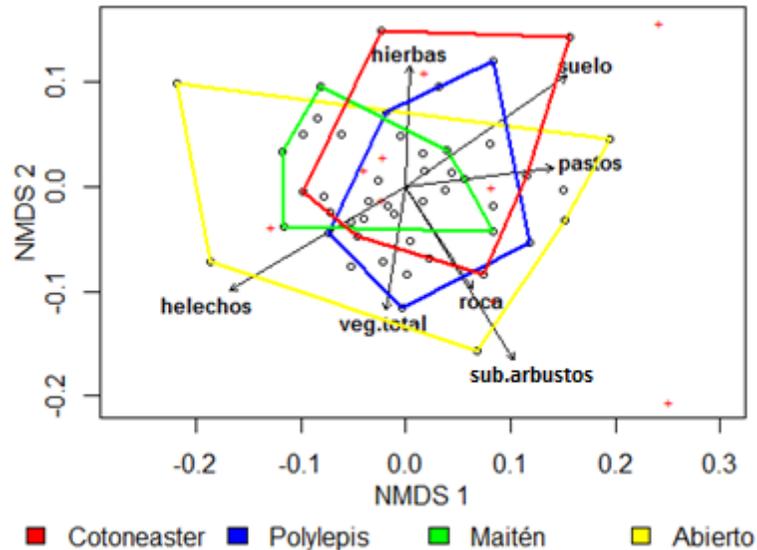


Fig. 13. Análisis de ordenación NMDS (Non-metrical multidimensional scaling) de la cobertura de suelo de los microhábitats bajo copas de *Cotoneaster*, *Polylepis* y *Maytenus* y en los *sitios abiertos*. Se grafican los polígonos resultantes para cada tratamiento para facilitar su interpretación. Los vectores representan las variables que explican la distribución de los sitios en la ordenación: % suelo desnudo ($r^2=0,4563$; $p=0,001$), % helechos ($r^2=0,4937$, $p=0,001$), % subarbustos ($r^2=0,4992$, $p=0,001$), % pastos ($r^2=0,2646$, $p=0,002$), % vegetación total ($r^2=0,1863$, $p=0,006$), % roca ($r^2=0,1765$, $p=0,016$) y % hierbas ($r^2=0,1777$, $p=0,017$). No se incluye la cobertura de las especies de estudio.

DISCUSION

En este trabajo se propuso estudiar el efecto del nodricismo de dos leñosas nativas (*Maytenus boaria* y *Polylepis australis*) y una leñosa invasora (*Cotoneaster franchetii*) sobre la regeneración de renovales de las tres especies en las Sierras Grandes de Córdoba (Argentina). Tal como se planteó en la introducción podría esperarse que en ambientes estresantes como las zonas altas de regiones montañosas, las interacciones entre planta huésped y hospedera sean positivas y favorezcan el establecimiento en relación a sitios abiertos sin árboles ni arbustos (Callaway et al., 2002). A su vez, las plantas invasoras podrían tener un efecto positivo, negativo o nulo sobre la regeneración de nativas, en relación al efecto nodricismo generado por plantas nativas, por ejemplo al crear condiciones diferentes a las existentes en el sistema nativo (Tecco et al., 2007; Svriz et al., 2013). En línea con lo postulado por Kuebbing & Nuñez (2016), en este trabajo se encontraron diferentes patrones de

establecimiento según la especie de renoval y de planta nodriza que sugieren cierta asimetría en las interacciones entre nativas y exóticas y que pueden analizarse a partir de los siguientes interrogantes:

¿Las leñosas nativas tienen un efecto positivo, negativo o nulo sobre el establecimiento de *Cotoneaster franchetii* en relación a sitios abiertos?

Los resultados encontrados en este trabajo indican que la leñosa nativa *Polylepis* **estaría favoreciendo la regeneración de *Cotoneaster***. La abundancia de renovales de *Cotoneaster* fue mayor bajo la nodriza conoespecífica y luego bajo las copas de *Polylepis*, que en las demás condiciones. Además, bajo copas de *Polylepis* están presentes renovales de *Cotoneaster* de todos los tamaños, situación que no se da bajo las copas de *Maytenus* ni en sitios abiertos.

En contraposición, las copas de *Maytenus* **tuvieron un efecto nulo sobre el reclutamiento de *Cotoneaster*** ya que la abundancia de renovales no difirió de lo observado en sitios abiertos. Además los renovales encontrados fueron únicamente de tamaño pequeño (clase 2). Considerando que esta clase de tamaño correspondería a plántulas germinadas en la temporada muestreada (ver Materiales y Métodos), la ausencia de renovales de las clases de tamaño más grandes sugiere que las plántulas de *Cotoneaster* no prosperarían bajo *Maytenus* tras no lograr sobrevivir al invierno siguiente a su primera temporada de crecimiento.

Dado el carácter observacional del estudio, no puede descartarse que las nodrizas reciban una mayor presión de semillas al actuar como perchas en relación a los sitios abiertos. Sin embargo, las características del sitio de estudio en relación a la abundancia y cercanía entre sí de plantas semilleras permite suponer que la presión de propágulos de las tres especies no es un factor limitante. La presencia de una de las especies ornitócoras (y ausencia de la otra) en los sitios abiertos sugiere que los patrones no responden a la falta de dispersión sino a condiciones diferenciales para el reclutamiento. Otro aspecto que permite suponer que los patrones de reclutamiento de *Cotoneaster* bajo *Polylepis* están asociados a condiciones diferenciales bajo la canopia (y no solo a una alta lluvia de semillas) es el bajo reclutamiento de la invasora bajo *Maytenus*, con quien comparte dispersor y ventana fenológica de fructificación, y que también se esperaba que funcione como percha.

Se infiere que *Polylepis* tendría un efecto positivo, y *Maytenus* tendría un efecto nulo sobre el establecimiento de la leñosa invasora en relación a sitios abiertos. En conjunto, estos resultados indican que en las Sierras Grandes el nodricismo podría ser una interacción que facilite el avance de la invasión de *Cotoneaster*, particularmente considerando que *Polylepis* es la leñosa más ampliamente distribuida en el rango altitudinal de las Sierras Grandes (Cingolani et al., 2004; Cingolani et al., 2008). La invasora podría beneficiarse del nodricismo en todo el gradiente altitudinal llegando así a las partes altas donde todavía no se la encuentra (Ferrero, 2018). Esta predicción se sustenta en los resultados de este trabajo y coincide con trabajos previos realizados en otras regiones en los cuales observan una mayor presencia y avance altitudinal de especies invasoras en zonas montañosas debido a la ocurrencia de nuevas interacciones bióticas (Alexander et al., 2016; Lembrechts et al., 2015).

¿La leñosa invasora *Cotoneaster* tiene un efecto positivo, negativo o nulo sobre el establecimiento de *Maytenus* en relación a la nodriza nativa *Polylepis*?

Los resultados de este trabajo indican que la invasora tendría un efecto nulo sobre el establecimiento de la leñosa nativa *Maytenus* en relación al efecto de nodricismo generado por la nativa *Polylepis*. Es decir, la mayor abundancia de renovales de *Maytenus* se encontró bajo copas de *Polylepis* y hubo una tendencia a disminuir en sitios abiertos aunque dicha diferencia no fue significativa. Asimismo, la abundancia de *Maytenus* bajo *Cotoneaster* no difirió de lo observado bajo *Polylepis*, por lo cual el efecto de la invasora sobre la regeneración de *Maytenus* sería nulo. Es decir, la invasora no crearía condiciones diferentes a las existentes en el sistema nativo que favorezcan la regeneración de *Maytenus*, al menos para el tamaño de individuos de *Cotoneaster* incluidos en este estudio y para la etapa de regeneración estudiada (hasta 100 cm de altura).

Sin embargo, aunque la abundancia no difirió sí habría diferencias en la estructura de tamaños de renovales de *Maytenus* entre nodrizas. Bajo la nodriza invasora, contrariamente a lo esperado, hubo una predominancia de plántulas pequeñas en relación a renovales de mayor tamaño. Un patrón similar se observó para el arbusto invasor *Rosa rubiginosa* (Rosaceae), que actúa como nodriza de *Maytenus boaria* en estadios tempranos del establecimiento, pero que luego compite con los renovales nativos de mayor tamaño produciendo un menor desarrollo de la nativa bajo esta nodriza (Svriz et al., 2013). De forma similar, bajo copas de *Cotoneaster*

la abundancia de plántulas pequeñas de *Maytenus* (clases 1 y 2; <10 cm) fue alta e incluso mayor que en los otros tratamientos, pero luego esta abundancia no se reflejó en un alto número de renovales de las categorías de tamaño mayores. De acuerdo a los datos previos del área de estudio (Marcora et al. datos no publicados), las mayor proporción de renovales pequeños de *Maytenus* encontrados bajo *Cotoneaster* (clases 1 y 2; <10 cm) corresponderían a plántulas que no completaron un año de crecimiento. Es decir, las categorías 1 y 2 podrían estar reflejando el efecto de la lluvia de semillas dada por la sincronía en el consumo (y dispersión) de ambas especies, mientras que la menor abundancia de renovales que hayan pasado más de una temporada de crecimiento (categorías 3 en adelante) reflejaría la ausencia de un nodricismo diferencial por parte de *Cotoneaster*.

Resulta interesante destacar que la nativa *Maytenus* se ve beneficiada por el nodricismo de *Polylepis*. La abundancia de renovales de *Maytenus* fue incluso mayor bajo la nodriza nativa que bajo copas conespecíficas y se encontraron renovales de todas las clases de tamaño. Además, el número de renovales de mayor tamaño (clase 5, >20 cm) fue mayor que en el resto de los tratamientos, lo cual sugiere que *Polylepis* resulta ser la mejor nodriza para la regeneración de *Maytenus*. No obstante, de acuerdo a los patrones de estructura de tamaños de renovales de *Maytenus* entre tratamientos, y considerando los datos previos para el área de estudio (Marcora et al. datos no publicados), se infiere que *Maytenus* puede reclutar en todas las condiciones consideradas. Es decir, *Maytenus* no dependería exclusivamente del nodricismo para su regeneración, al menos en el sitio estudiado. La relación de dependencia de *Maytenus* con otras leñosas para la regeneración podría variar si se estudiase su reclutamiento en otros puntos de las Sierras Grandes. Según la rigurosidad climática, podría esperarse que sea más necesario el nodricismo hacia mayores altitudes (Callaway et al., 2002) o en sitios con presencia de ganado, que lo selecciona dado que es sumamente palatable (Marcora et al., 2013).

En cuanto a la **regeneración de *Polylepis***, en este trabajo se observó que el reclutamiento de esta especie fue sumamente bajo, encontrándose pocos renovales y exclusivamente bajo copas conespecíficas. Este bajo reclutamiento impidió evaluar el potencial nodricismo que podrían ofrecer las distintas condiciones estudiadas a *Polylepis*; para lo cual debería realizarse una aproximación experimental con adición de semillas. No obstante, a partir de este resultado observacional podría pensarse que la **condición de codominancia con *Maytenus* y *Cotoneaster* no estaría favoreciendo la regeneración de**

Polylepis. Enrico y colaboradores (2004) llevaron a cabo un estudio sobre la regeneración de *Polylepis australis* en distintas comunidades dominadas por esta especie en el Parque Nacional “Quebrada del Condorito”. En dicho estudio, observaron que la densidad de plántulas de *Polylepis* se relacionaba negativamente con los porcentajes de cobertura vegetal total y cobertura de musgos y helechos, y que de esta manera la regeneración de *Polylepis* era menor en áreas boscosas (Enrico et al., 2004). Esta última idea coincide con otros estudios que muestran que dentro de los boques la acumulación de mantillo y de cobertura vegetal (especialmente de helechos) disminuye la regeneración de *Polylepis*, a pesar de que pueda haber máxima presión de semillas (Cierjacks et al., 2007; Zimmermann et al., 2009). Teniendo en cuenta dichos estudios previos sobre la regeneración de *Polylepis* podría pensarse que el bajo número de renovales encontrados en este trabajo puede relacionarse a la cobertura vegetal en los sitios de muestreo ubicados dentro del bosque.

Los patrones de reclutamiento de renovales de *Cotoneaster* y de *Maytenus* encontrados en este trabajo refuerzan las conclusiones de trabajos previos sobre la asimetría en las interacciones entre exóticas y nativas que coexisten en un sistema. En los sistemas invadidos en los cuales se dan múltiples interacciones, es más frecuente el beneficio obtenido por las especies exóticas que por las nativas involucradas en la interacción (Kuebbing & Nuñez, 2016). En este bosque de altura de las Sierras Grandes de Córdoba, la leñosa exótica *Cotoneaster* obtiene un beneficio a partir del servicio de nodricismo que le ofrece una nativa (*Polylepis*) en tanto que en su estadio adulto no provee de dicho servicio a ninguna de las leñosas nativas (*Maytenus* y *Polylepis*). Estos resultados también coinciden con otros trabajos en donde vieron que a largo plazo las leñosas exóticas podrían afectar negativamente la regeneración de leñosas nativas para lo cual sería importante realizar estudios de competencia entre las especies que coexisten en este sistema (Williams et al., 2006; Svriz et al. 2013).

¿Los patrones de regeneración se relacionan con condiciones de microhábitat diferenciales provistas por las nodrizas?

Las diferencias en abundancia y tamaño medio de los renovales podrían deberse a diferencias en distintos aspectos del microhábitat provisto por las copas de *Cotoneaster*, *Polylepis* y *Maytenus* y los sitios abiertos. En este sentido, la relación existente entre la arquitectura de las diferentes especies nodriza evaluadas en este trabajo (ej., distinta apertura de la canopia) y los diferentes microhábitat generados coincide con resultados obtenidos en el trabajo de Gómez-Aparicio (2005). En el mismo se encontró que nodrizas con distintas arquitecturas de canopia tienen un efecto diferencial en la disponibilidad de luz y en otras variables relacionadas (ej. la temperatura del aire) bajo las canopias (Gómez-Aparicio, 2005).

En el presente trabajo, las principales diferencias en las condiciones del microhábitat que podrían explicar los patrones de reclutamiento de renovales se encontraron en el **porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (PAR), la apertura de la canopia y la temperatura del aire**. De acuerdo a lo predicho, los patrones de luz estuvieron relacionados con la arquitectura de las nodrizas, mostrando una tendencia a que la apertura y el PAR sean menores bajo copas de *Cotoneaster*, seguido por las copas nativas de *Maytenus* y *Polylepis*, y mayores en los sitios abiertos. En consecuencia, la arquitectura cerrada de *Cotoneaster* genera un microhábitat más sombreado que las condiciones nativas, lo cual podría reducir la transición de plántulas a clases de mayor tamaño tanto de *Cotoneaster* como de *Maytenus*. Los resultados de esta tesis coinciden con otros estudios experimentales (ej. Aerts 2007, Tecco et al., 2007), en los cuales se observó mayor supervivencia de renovales bajo copas arbustivas que en sitios sin cobertura leñosa pero un menor desarrollo de los renovales bajo las nodrizas de arquitectura más cerrada (microhábitat más sombreado). En este trabajo *Polylepis* resultó ser la condición que más benefició la regeneración de plántulas tanto de *Maytenus* como de *Cotoneaster*. Uno de los mecanismos que podría explicar esto es que bajo las nodrizas los renovales son protegidos del exceso de radiación de los sitios abiertos, en tanto de las tres nodrizas estudiadas *Polylepis* fue la de mayor apertura de la canopia y con mayor proporción de luz fotosintéticamente activa bajo la misma. Vale destacar que dado que las condiciones lumínicas bajo *Polylepis* no se diferenciaron significativamente de las provistas por *Maytenus*, otros aspectos analizados (ej. temperatura en invierno, ver abajo) y/o no considerados en esta tesis (ej. diferencias en las nutrientes del suelo, Stachowicz, 2001; Vitousek & Walker, 1989) podrían estar generando condiciones más favorables bajo *Polylepis* (ver abajo).

Los patrones encontrados para la **amplitud térmica** no respondieron a la predicción planteada (menor amplitud hacia copas más cerradas, ej. *Cotoneaster*). Para la estación de **invierno**, el patrón de amplitud térmica fue un gradiente en el cual la amplitud fue mayor bajo copas de *Polylepis* y menor bajo las copas de *Maytenus*. A diferencia de lo esperado (una menor amplitud térmica genera un mayor amortiguamiento que favorece el establecimiento de renovales), la menor amplitud térmica bajo copas de *Maytenus* no resulta beneficiosa para los renovales. Una posible explicación a esto, es que la menor amplitud térmica bajo *Maytenus* estuvo dada por una menor temperatura máxima promedio (e igual temperatura mínima promedio) en relación al resto de las condiciones. En contrapartida, las máximas diarias de temperatura en invierno fueron más altas bajo *Polylepis*, una condición que podría inferirse como beneficiosa para los renovales en la estación más desfavorable. Esto último, en combinación con la disponibilidad de luz pareciera ser la condición que diferencia los microambientes bajo *Maytenus* y *Polylepis*, resultando ser *Polylepis* mejor nodriza tanto para renovales de *Cotoneaster* como de *Maytenus*. Por otra parte, las diferencias en la amplitud térmica para la estación de **verano** no mostraron relación con los patrones observados de los renovales de *Cotoneaster* y *Maytenus*, con lo cual podría pensarse que la amplitud térmica en dicha estación no condicionaría la regeneración de estas especies.

De manera contraria a la esperada, las nodrizas con arquitecturas más cerradas no generaron un microhábitat con suelo más húmedo. Sólo se observaron diferencias entre las nodrizas y los sitios abiertos en la estación seca (junio), aunque el patrón fue contrario al esperado, siendo mayor la humedad en abiertos que bajo copas nodrizas. Las diferencias en la **humedad del suelo** entre tratamientos en la estación seca no se relacionan con los patrones de abundancia y tamaño de los renovales observados, posiblemente debido a que en este sistema son otros los factores que limitan la regeneración en mayor medida que la humedad. En un estudio previo se vio para *Polylepis australis* que el crecimiento anual en el sitio de estudio está determinado por las temperaturas y no por las precipitaciones, por lo cual podría pensarse que en este sistema las bajas temperaturas del invierno limitarían el crecimiento de los renovales (Lanza et al., 2018). De forma similar otros estudios han mostrado que el sombreado que producen las nodrizas puede resultar más limitante para el establecimiento de los renovales que la humedad (Aerts et al., 2007).

Otro de los mecanismos por los cuales una nodriza puede favorecer el establecimiento y desarrollo de renovales bajo su copa involucra la **reducción de la competencia con pastos**

y **herbáceas** (Holmgren et al., 1997; Stachowicz, 2001). Si bien este mecanismo no fue medido en este trabajo, teniendo en cuenta el análisis de ordenación de los sitios en función de la cobertura del suelo, no habría grandes diferencias en la cobertura vegetal como para esperar diferencias en la competencia según la nodriza. A su vez, en la comparación de la profundidad del suelo no se encontraron diferencias entre las tres especies nodrizas y los sitios abiertos, y se vio que todos los tratamientos tienen poco desarrollo de suelo (menor a 20 cm en todos los sitios). Por lo tanto, **los patrones de reclutamiento de renovales no parecieran estar explicados por diferencias entre tratamientos en la competencia ni en características de los sitios como la profundidad del suelo.**

Existen otros factores que pueden contribuir a explicar las relaciones de nodricismo y que no fueron medidos en esta tesis. Por un lado, el **incremento de nutrientes en el suelo** (Stachowicz, 2001; Vitousek & Walker, 1989), asociado a diferencias entre nodrizas en la calidad de la broza o en las condiciones de microhábitat generadas que modifican las tasas de descomposición. Estudios previos evidenciaron tanto incrementos como reducciones de dichas tasas en bosques dominados por especies invasoras (Tecco et al., datos sin publicar; Furey et al., 2014) con lo cual podría pensarse que un mayor contenido de nutrientes bajo copas de *Polylepis* contribuya a explicar la mayor capacidad de nodricismo de esta leñosa. Por otro lado, la **protección contra la herbivoría** asociada a la arquitectura de la nodriza y/o a la presencia de espinas podría contribuir al reclutamiento de renovales (García & Ramón Obeso, 2003; Stachowicz, 2001) pero no sería un mecanismo que explique los patrones encontrados en este trabajo debido a que el área de estudio cuenta con exclusión de ganado.

CONSIDERACIONES FINALES

La coexistencia de dos leñosas nativas con una leñosa exótica planteó un escenario natural ideal en el cual evaluar las relaciones de nodricismo entre las mismas, especialmente importantes en un sistema de montaña donde las condiciones climáticas son extremas. Los resultados obtenidos están en consonancia con trabajos previos que postulan que en las interacciones entre especies nativas y exóticas que se generan en ambientes invadidos, las segundas se benefician más que las primeras (Kuebbing & Nuñez, 2016), y que la existencia de dichas interacciones permite el avance de las invasiones en el gradiente altitudinal (Lembrechts et al., 2015; Kuebbing & Nuñez, 2015).

El nivel de nodricismo ofrecido por *Polylepis*, la principal leñosa en las partes altas de las sierras (Cingolani et al., 2004; Cingolani et al., 2008) tiene implicancias opuestas desde el punto de vista de la conservación. Por un lado provee de nodricismo para el reclutamiento de la nativa *Maytenus* mientras que por otro lado, tiene un efecto negativo desde el punto de vista de la posible expansión en el sistema de *Cotoneaster*. A su vez, en el presente trabajo el reclutamiento de la invasora en los sitios abiertos (claros herbáceos sin cobertura arbórea ni arbustiva) fue muy bajo. Estos resultados sugieren que en las Sierras Grandes de Córdoba los parches de bosques podrían constituir áreas de preferencia o vías de expansión de la invasión; una amenaza más para estos bosques que actualmente ya se encuentran muy reducidos en superficie debido a la presencia de ganado y al régimen de fuego asociado a dicha práctica ganadera (Cingolani et al., 2008; Giorgis et al., 2010). Además, en línea con trabajos previos, podría esperarse que en un futuro otras especies exóticas que se encuentran en las zonas más bajas de las sierras se expandan hacia mayores altitudes a través de interacciones positivas con *Cotoneaster* o con las nativas del sistema en estudio (Kuebbing y Nuñez, 2013, 2016; Tecco et al., 2006, 2007, 2016).

Teniendo en cuenta la importancia de entender el proceso de regeneración de *Cotoneaster* y sus implicancias en el avance de la invasión, sería importante continuar estudiando las relaciones de nodricismo, y posibles relaciones de competencia, entre esta especie y las leñosas nativas. Además, sería interesante incluir el gradiente altitudinal de las Sierras Grandes como un factor que podría incluir variabilidad en las relaciones de nodricismo y el efecto sobre las plántulas ya que en trabajos previos se postula que las relaciones de facilitación se incrementan con la altitud dado que las condiciones son más estresantes (Callaway et al., 2002). También resultaría importante hacer experimentos de adición de semillas ya que la transición desde semilla a plántula es un importante filtro en el avance de la invasión y se ve altamente influenciado por las condiciones de microhábitat (Mazia et al., 2001). Dicha aproximación experimental permitiría además descartar el efecto de la lluvia de semillas y seguir el desarrollo de los renovales en el tiempo. Por último, podría incluirse en futuros estudios otros mecanismos ligados al nodricismo que no fueron tenidos en cuenta en este trabajo como el incremento de nutrientes del suelo, la disminución de la competencia con pastos y herbáceas, o la protección contra la herbivoría.

BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R., Negussie, A., Maes, W., November, E., Hermy, M., & Muys, B. (2007). Restoration of Dry Afromontane Forest Using Pioneer Shrubs as Nurse-Plants for *Olea europaea* ssp. *cuspidata*. *Restoration Ecology*, 15(1), 129-138.
- Alexander, J. M., Lembrechts, J. J., Cavieres, L. A., Daehler, C., Haider, S., Kueffer, C., ... & Rew, L. J. (2016). Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alpine Botany*, 126(2), 89-103.
- Alexander, J. M., Kueffer, C., Daehler, C. C., Edwards, P. J., Pauchard, A., Seipel, T., ... & McDougall, K. (2011). Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 656-661.
- Cabido, M., Funes, G., Pucheta, E., Vendramini, F., & Díaz, S. (1998). A chronological analysis of the mountains from Central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco? Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. *Candollea*, 53, 321-331.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas, *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, Tomo II, Fasc I, Ed. Buenos Aires.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., ... & Armas, C. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(6891), 844.
- Cavieres L.A., Quiroz C.L. and Molina Montenegro M.A. 2008. Facilitation of the non-native *Taraxacum officinale* by native nurse cushion species in the high Andes of central Chile: are there differences between nurses? *Functional Ecology* 22: 148-156.
- Cierjacks, A., Iglesias, J. E., Wesche, K., & Hensen, I. (2007). Impact of sowing, canopy cover and litter on seedling dynamics of two *Polylepis* species at upper tree lines in central Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 23(3), 309-318.

- Cingolani, A. M., Renison, D., Tecco, P. A., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2008). Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *Journal of Biogeography*, 35(3), 538-551.
- Cingolani, A. M., Renison, D., Zak, M. R., & Cabido, M. R. (2004). Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote sensing of environment*, 92(1), 84-97.
- Colladon, L. 2004. Anuario de temperaturas medias 1994- 2003. Cuenca del Río San Antonio. Sistema del Río Suquía - Provincia de Provincia de Córdoba. ('Annual plovimetry 1992-2010 - San Antonio river. Suquía river system -Córdoba Province.'). Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INAA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA): Córdoba, Argentina.
- Colladon, L. 2010. Anuario pluviométrico 1992-2010. Cuenca del Río San Antonio. Sistema del Río Suquía - Provincia de Provincia de Córdoba. ('Annual plovimetry 1992-2010 - San Antonio river. Suquía river system - Córdoba Province.'). Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INAA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA): Córdoba, Argentina.
- Demaió P, Karlin U. O. y Medina M. 2002. Árboles nativos del Centro de Argentina. L.O.L.A (Literature of Latin América). Editorial: Colin Sharp. Buenos Aires. Argentina, 210 pp.
- Dellafiore, C. M., & Rosa, M. J. (2015). EFECTO DE LAS AVES SOBRE LA GERMINACIÓN DE COTONEASTER FRANCHETTI BOIS (ROSACEAE). *European Scientific Journal, ESJ*, 11(33).
- Díaz Vélez, M. C., Sérsic, A. N., Traveset, A., & 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*.
- Donoso, C., & Wendler, J. (1985). Antecedentes morfológicos y genecológicos de *Maytenus boaria*. *Bosque*, 6(2), 93-99.
- Enrico, L., Funes, G., & Cabido, M. (2004). Regeneration of *Polylepis australis* Bitt. in the mountains of central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 190(2-3), 301-309.

- 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. Doctorado en Ciencias Biológicas (FCEFNB – UNC).
- Furey, C., Tecco, P. A., Perez-Harguindeguy, N., Giorgis, M. A., & Grossi, M. (2014). The importance of native and exotic plant identity and dominance on decomposition patterns in mountain woodlands of central Argentina. *Acta Oecologica*, 54, 13-20.
- García, D., & Ramón Obeso, J. (2003). Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography*, 26(6), 739-750.
- García-Fayos, P., & Verdú, M. (1998). Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica*, 19(4), 357-366.
- Giorgis, M. A., Tecco, P. A., Cingolani, A. M., Renison, D., Marcora, P., & Paiaro, V. (2011a). Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions*, 13(6), 1423-1434.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Ariza Espinar, L., & Cabido, M. (2011b). Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, 36(1), 9-43.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Tecco, P. A., 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.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R., & Luis Quero, J. (2005). Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography*, 28(6), 757-768.
- Holmgren, M., Scheffer, M., & Huston, M. A. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1966-1975.
- Kessler, M., & Schmidt-Lebuhn, A. N. (2006). Taxonomical and distributional notes on *Polylepis* (Rosaceae). *Organisms diversity and evolution*, 6(1), 67-70.

- Kuebbing, S. E., Nuñez, M. A., & Simberloff, D. (2013). Current mismatch between research and conservation efforts: the need to study co-occurring invasive plant species. *Biological Conservation*, 160, 121-129.
- Kuebbing, S. E., & Nuñez, M. A. (2015). Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: patterns, processes, and management implications. *Global Change Biology*, 21(2), 926-934.
- Kuebbing, S. E., & Nuñez, M. A. (2016). Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. *Nature plants*, 2, 16134.
- Lanza, M. G., Chartier, M. P., & Marcora, P. I. (2018). Relación clima-crecimiento radial de *Polylepis australis* en un gradiente altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, 28, 278-290.
- Lembrechts, J. J., Milbau, A., & Nijs, I. (2015). Trade-off between competition and facilitation defines gap colonization in mountains. *AoB Plants*, 7.
- Lenz, T. I., & Facelli, J. M. (2003). Shade facilitates an invasive stem succulent in a chenopod shrubland in South Australia. *Austral Ecology*, 28(5), 480-490.
- Lett, I., Hensen, I., Hirsch, H., & Renison, D. (2015). No differences in genetic diversity of *Cotoneaster franchetii* (Rosaceae) shrubs between native and non-native ranges. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 50(3), 377-384.
- Marcora, P. I., Renison, D., País-Bosch, A. I., Cabido, M. R., & Tecco, P. A. (2013). The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 291, 300-307.
- Mazia C. N., Chaneton E. J., Ghersa C. M. & León R. J. C. (2001) Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia* 128, 594–602.
- McNeely, J. A. (Ed.). (2001). *Global strategy on invasive alien species*. IUCN.
- MEA (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island, Washington, DC.

- Milbau, A., Stout, J. C., Graae, B. J., & Nijs, I. (2009). A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions*, 11(4), 941-950.
- Paiaro, V., Cabido, M., & Pucheta, E. (2011). Altitudinal distribution of native and alien plant species in roadside communities from central Argentina. *Austral Ecology*, 36(2), 176-184.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C. C., Alexander, J., Edwards, P. J., ... & Jakobs, G. (2009). Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(9), 479-486.
- Pejchar, L., & Mooney, H. A. (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in ecology & evolution*, 24(9), 497-504.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Richardson, D. M., Bond, W. J., Dean, W. R. J., Higgins, S. I., Midgley, G. F., Milton, S. J., ... & Schulze, R. E. (2000). Invasive alien species and global change: a South African perspective. *Invasive species in a changing world*, 303-349.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., & Carlton, J. T. (2011). A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. *Fifty years of invasion ecology. The legacy of Charles Elton*, 409-420.
- Richardson, D. M., & Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species—a global review. *Diversity and Distributions*, 17(5), 788-809.
- Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?. *Biological invasions*, 1(1), 21-32.
- Stachowicz, J. J. (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities: positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. *AIBS Bulletin*, 51(3), 235-246.

- Stoutjesdijk, P. H., & Barkman, J. J. (2014). Microclimate, vegetation & fauna. Brill.
- Svriz, M., Damascos, M. A., Zimmermann, H., & Hensen, I. (2013). The exotic shrub *Rosa rubiginosa* as a nurse plant. Implications for the restoration of disturbed temperate forests in Patagonia, Argentina. *Forest ecology and management*, 289, 234-242.
- Tecco, P. A., Diaz, S., Gurvich, D. E., Perez-Harguindeguy, N., Cabido, M., & Bertone, G. A. (2007). Facilitation and interference underlying the association between the woody invaders *Pyracantha angustifolia* and *Ligustrum lucidum*. *Applied Vegetation Science*, 10(2), 211-218.
- 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 Ecol.* 31, 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.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., ... & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14(7), 702-708.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- Vitousek, P. M., & Walker, L. R. (1989). Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological monographs*, 59(3), 247-265.
- Williams, K., Westrick, J., Williams, B.J., 2006. Effects of blackberry (*Rubus discolor*) invasion on oak population dynamics in a California savanna. *For. Ecol. Manage.* 228, 187–196.
- Yang, L., Liu, N., Ren, H., Wang, J., 2009. Facilitation by two exotic *Acacia*: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *For. Ecol. Manage.* 257, 1786–1793.

Zheng-Yi, W., Raven, P., & Deyuan, H. (2003). Flora of China 9: 1-496.

Zimmermann, H., Renison, D., Leyer, I., & Hensen, I. (2009). Do we need livestock grazing to promote *Polylepis australis* tree recruitment in the Central Argentinean Mountains?. Ecological research, 24(5), 1075-1081.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Córdoba, pública y gratuita, por la oportunidad de formarme en mi vocación.

Al Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBiV - UNC - CONICET) por facilitar el lugar y equipamiento necesario para realizar este trabajo. A la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba (SECyT - UNC) y al Consejo Interuniversitario Nacional (CIN) por financiar este trabajo en el marco de una “Beca Estímulo a las Vocaciones Científicas”.

A quienes trabajan en la Administración de Parques Nacionales, y a los guardaparques y brigadistas del Parque Nacional “Quebrada del Condorito”, por su predisposición y ayuda en el campo.

A los miembros del tribunal evaluador, Guillermo Funes y Lucas Enrico, por sus comentarios y sugerencias que contribuyeron a mejorar este trabajo.

A mis directoras, Paula Marcora y Paula Tecco, por su infinita dedicación y entrega. Por la confianza que me transmitieron día a día. Por contagiarme su enorme pasión por la investigación.

A quienes integran el Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), por su generosa contribución en la realización de este trabajo, pero principalmente por la calidez con la que me hicieron parte. A Iván, por las tardes de análisis de datos y aprendizajes mutuos. A Olivia, Sofía y Beta por los mates y los momentos compartidos.

A quienes colaboraron en los muestreos: Luciana, Santiago, Tomás, Gisella, Guadalupe y Ariel, por su compromiso y por convertir largas jornadas de trabajo en un verdadero disfrute.

A quienes inspiraron y despertaron mi pasión por la ciencia, a quienes me permitieron aprender haciendo y a quienes tuvieron siempre listo un consejo para transitar este camino.

A los amigos de siempre y a los que encontré en este camino, por lo compartido.

A Luciana, Giuliana, Florencia y Guadalupe, mi familia cordobesa, por aguantarme el corazón. A sus familias, por adoptarme como una más.

A mi familia, por el amor y el aliento que acortó distancias.

A mi mamá, Adriana; mi papá, Daniel; y mi hermana, Paula, por ser sostén incondicional y por el amor infinito.

Gracias.