



UNCUYO
UNIVERSIDAD
NACIONAL DE CUYO

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

TESIS DE DOCTORADO

**“Distribución y abundancia de plantas
exóticas a lo largo de
gradientes de elevación y de disturbio en
ecosistemas altoandinos de Mendoza”**

Doctorado en Ciencia y Tecnología

María Alisa Alvarez

Directora: Valeria Aschero

Co-directores: Agustina Barros, Diego P. Vázquez

Mendoza, Argentina. 2022.

Agradecimientos

Siempre disfruté y amé la montaña, pero luego de este trabajo pude ver y maravillarme aún más. Agradezco y dedico este trabajo a todas las personas que me acompañaron este proceso:

A los jurados que corrigieron esta tesis, Paula Tecco, Lohengring Cavieres y Julieta Aranibar por los valiosos comentarios que contribuyeron a mejorar esta tesis.

A mis directores, Valeria Aschero, Agustina Barros y Diego Vázquez por haberme acompañado con mucha dedicación y buena energía, por valorar mi trabajo, por todo lo que aprendí con ustedes, por tanta generosidad, por contenerme en los momentos difíciles y apoyarme para seguir.

A Stella da Silva, por su apoyo y comprensión en las primeras etapas del doctorado.

A Lorena Bonjour, por todas las horas en el campo y en el herbario, por tu profesionalismo impecable y todo lo que me enseñaste, por todas las risas y charlas, y sobre todo por tu gran amistad.

A Diego Zeverini y Juan Pablo Scarpa por ayudarme en la organización de las campañas de campo y por todo el tiempo compartido.

Al grupo de Interacciones Ecológicas del IADIZA, por todo el aprendizaje grupal durante nuestras reuniones, por ayudarme en la comprensión de mis resultados.

A Micaela Santos, María Pascual Tudanca, Eugenia Vázquez y Mary Diniz por esta linda amistad, por los mates y las charlas en la oficina que hicieron más bonita esta etapa.

A todas las personas que me apoyaron en el trabajo de campo, con mucho esfuerzo, dedicación y, sobre todo, linda energía: Lorena Bonjour, Agustina Barros, Diego Zeverini, Valeria Aschero, Juan Pablo Scarpa, Juan Cruz Ghilardi, Diego Vázquez, Ana Mazzolari, Gualberto Zalazar, Sol Montepeluso, Guillermina Elías, Hernán Gargantini, José Beamonte, Antonella D'Alessandro, Florencia Alvarez, Walter Tulle, Eduardo Alvarez, Liliana Ramos, Esteban Zalazar, Florencia Diaz Céspedes, Mariano Tagua, Graciela Mónaco, Hugo Debandi, Alejandra Medero.

A Hugo Debandi y Quentin Vandemoortele por ayudarme con los mapas de ubicación del sitio de estudio.

Al Refugio de la Universidad Nacional de Cuyo en Vallecitos, al Club Andinista de Mendoza, a Julia Barrientos, a los Guardaparques del Cordón del Plata, de Puente del Inca y de Aconcagua por brindarnos alojamiento durante el trabajo de campo.

A Daniel Moyano del puesto Las Lajas por recibirnos siempre con tanta calidez, por permitirnos acceder al sitio de estudio y transportar a caballo las clausuras hasta la vega.

A la Dirección de Recursos Naturales por darnos el permiso de llevar a cabo esta investigación en Áreas Protegidas de Mendoza y por habernos brindado apoyo logístico.

Al IADIZA y IANIGLA por brindarme la infraestructura y recursos necesarios para este trabajo.

Al CONICET, a la Universidad Nacional de Cuyo (SECTYP M022, SIIP M062), The Rufford Foundation, y Neotropical Grassland Conservancy, por proveer los recursos económicos que hicieron posible este trabajo.

A Daniela Ferré, Paula Rodríguez Palmieri, Sol Lisboa, Nicolás Marchini, Lorena Sales y Ana Fellingner, por el acompañamiento y contención durante esta etapa.

A mi Mamá, Pedro y hermanos, Laura, Florencia y Eduardo por acompañarme con amor en cada paso, por ser incondicionales, por el empuje hacia adelante siempre.

A mi país por la educación pública, gratuita de tan alta calidad, por haberme otorgado una beca doctoral a través de CONICET que hoy me permite llegar a este punto en mi formación académica. A la Universidad Nacional de Cuyo dónde hice mi carrera de grado y de doctorado.

Índice

Resumen.....	12
Abstract.....	14
Capítulo 1.....	16
Introducción general	16
Área de estudio	19
Capítulo 2.....	22
El senderismo y la ganadería favorecen a las plantas exóticas en los altos Andes	22
Resumen	22
Introducción.....	23
Metodología.....	25
Área de estudio	25
Muestreo	26
Análisis.....	27
Resultados	29
Discusión.....	34
Conclusiones.....	37
Material Suplementario – Capítulo 2	38
Capítulo 3.....	49
Senderos turísticos de montaña y su impacto sobre una planta facilitadora y la biodiversidad asociada	49
Resumen	49
Introducción.....	50
Metodología.....	53
Área de estudio	53
Muestreo	54
Análisis.....	55
Resultados	57
Discusión	61
Conclusiones.....	67
Material Suplementario – Capítulo 3	68
Capítulo 4.....	82

Ganadería, senderismo y el establecimiento de una planta exótica invasora en una vega altoandina.....	82
Resumen.....	82
Introducción.....	83
Metodología.....	85
Área de estudio.....	85
Especie focal: <i>Taraxacum officinale</i>	86
Diseño experimental y relevamientos.....	88
Análisis de datos.....	91
Resultados.....	92
Discusión.....	99
Conclusiones.....	102
Material suplementario – Capítulo 4.....	103
Capítulo 5.....	121
Síntesis y consideraciones finales.....	121
Capítulo 6.....	128
Bibliografía.....	128

Índice de figuras

Figura 1.1 Sitios de estudio: Parque Provincial Cordón del Plata (A, B, C) y Parque Provincial Aconcagua (D, E, F, G).....	21
Figura 2. 1. Ubicación de los senderos estudiados Los polígonos de diferentes colores indican cada una de las áreas protegidas. Las líneas de color indican los senderos y los puntos negros indican la ubicación de las transectas. Imagen Bing Maps (Crédito de la imagen: Hugo Debandi)	26
Figura 2. 2. Esquema de la metodología de muestreo.....	27
Figura 2. 3. Elevación mínima (círculo amarillo) y máxima (círculo rojo) de detección de las especies exóticas registradas en el estudio. Cuando sólo se muestra un círculo amarillo, la especie se detectó en una sola elevación.....	30
Figura 2. 4. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico basado en la cobertura de especies nativas relevadas en 360 parcelas distribuidas a lo largo de los 6 senderos. Las variables ambientales consideradas explicaron significativamente la ordenación. La flecha señala la dirección del cambio más rápido de la variable ambiental (dirección del gradiente).....	31
Figura 2. 5. Gráficos de efectos parciales de las variables predictoras de efecto fijo (escaladas a una media de cero y una desviación estándar de uno) para la presencia, la riqueza y la cobertura de exóticas. Los puntos representan las parcelas muestreadas, las áreas sombreadas alrededor de las líneas de regresión sus intervalos de confianza del 0,95%.....	33
Figura S2. 1. Distribución de la frecuencia de la riqueza de especies exóticas a nivel de parcela, que muestra que el 32% de las parcelas no contenían especies exóticas.....	38
Figura S2.2 Precipitación media anual en función de la elevación (período 1979-2013).....	39
Figura S2.3. Temperatura media anual en función de la altitud (período 1979-2013).....	40
Figura 3. 1. Ubicación del sitio de estudio. Traza del sendero Piedra Grande ubicado en el Parque Provincial Cordón del Plata y ubicación de los sitios de muestreo. Cada punto representa un par cojín-espacio abierto. Imagen Bing Maps (Crédito de la Imagen: Hugo Debandi).....	53
Figura 3.2. Relevamiento de campo A) Esquema del relevamiento sistemático de muestras pareadas en el gradiente de elevación; B) Detalle del muestreo cojín-espacio abierto, cerca y lejos del sendero; C) Anillos utilizados para el muestreo y sendero relevado.....	55
Figura 3. 3. Variación de las características de los cojines de <i>A. monantha</i> con la elevación y la distancia al sendero: a) Tamaño de los cojines, b) Superficie dañada de los cojines.....	58
Figura 3.4. Interacción entre <i>A monantha</i> y las especies nativas y exóticas. A) Riqueza y B) abundancia de nativas en función de la elevación, el tratamiento cojín-espacio abierto y la distancia al sendero: línea roja corresponde a cerca del sendero y línea azul lejos; C) riqueza y D) abundancia de exóticas en función de la elevación y el tratamiento cojín-espacio abierto; E) RII para la abundancia de nativas en función de la elevación y F) RII para la abundancia de especies exóticas en función de la elevación.....	60
Figura 3.5. Abundancia de especies exóticas en función de la abundancia de nativas en los cojines y en los espacios abiertos.....	61
Figura S3.1. Resultado del modelo lineal para las temperaturas diarias registradas en el suelo debajo de los cojines y en los espacios abiertos en función de la elevación a) Amplitud térmica, b) Temperatura media, c) Temperatura máxima y d) Temperatura mínima. Se consideraron los datos correspondientes al periodo octubre - marzo.....	68

Figura S3. 2. Distribución de frecuencias del tamaño de cojines.....	71
Figura S3.3. Riqueza de especies acumulada en los parches cojín y abierto.....	75
Figura S3.4. Diversidad de especies nativas en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).....	77
Figura S3.5. Frecuencia de aparición de las exóticas en las parcelas circulares relevadas.....	78
Figura. 4.1. Ubicación del área de estudio. Imagen Bing Maps (Crédito de la imagen: Quentin Vandemoortele).....	86
Figura. 4.2. Flor y fruto de <i>Taraxacum officinale</i>	88
Figura. 4.3. A) Límites de la vega estudiada y ubicación de los 20 bloques experimentales (cada uno compuesto por 5 parcelas). Imagen Bing Maps (Ccrédito de la imagen: Quentin Vandemoortele). B) Vistas representativas de los cinco tratamientos aplicados a las parcelas experimentales. C) Foto general de la vega con un bloque experimental incluyendo los 5 tratamientos.....	89
Figura. 4.4 Síntesis de la metodología de campo	91
Figura. 4.5. Efecto en la cobertura de la vegetación nativa: A) previo a la aplicación de los tratamientos, B) a las dos semanas, C) a los tres meses y D) al año de aplicación de los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de acuerdo a las pruebas post-hoc. La longitud de la caja muestra el rango intercuartílico de la muestra, la línea a través de la caja indica la mediana, los bigotes de la caja indican el valor máximo y mínimo de la variable respuesta, el punto indica la media.....	95
Figura. 4.6. Efecto en la riqueza de nativas: A) previo a la aplicación de los tratamientos, B) a las dos semanas, C) a los tres meses y D) al año de aplicación de los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de acuerdo a las pruebas post-hoc. La longitud de la caja muestra el rango intercuartílico de la muestra, la línea a través de la caja indica la mediana, los bigotes de la caja indican el valor máximo y mínimo de la variable respuesta, el punto indica la media.....	96
Figura. 4.7. Efecto en la altura de la vegetación: A) previo a la aplicación de los tratamientos, B) a las dos semanas, C) a los tres meses y D) al año de aplicación de los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de acuerdo a las pruebas post-hoc. La longitud de la caja muestra el rango intercuartílico de la muestra, la línea a través de la caja indica la mediana, los bigotes de la caja indican el valor máximo y mínimo de la variable respuesta, el punto indica la media.....	97
Figura 4.8. A) Figura 4.8. Emergencia y desempeño de <i>T. officinale</i> . A) Predicciones del modelo lineal generalizado mixto para la emergencia de <i>T. officinale</i> ; B) Predicciones del modelo lineal para el área foliar específica de <i>T. officinale</i> y C) Predicciones del modelo lineal para el Contenido de Materia seca de la hoja (%) para los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos de acuerdo a las pruebas post-hoc, las barras representan los intervalos de confianza, los puntos de colores representan los datos. Tratamientos: excl: exclusión total, herb: herbivoría, pisot: pisoteo humano más exclusión, pisot + herb: pisoteo humano más herbivoría, rem: remoción total de la vegetación.....	98
Figura S4.1. Representatividad de las familias de especies presentes en función de la suma de cobertura de las especies. En la categoría otras están incluidas las familias Iridaceae, Primulaceae, Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Gerianaceae, Plantaginaceae, Polygonaceae.....	103
Figura. 5.1. Ejemplo de elementos para la limpieza de botas y equipos (California Invasive Plant Council 2012; NAISMA 2022).....	126
Figura 5.2. Poster de divulgación elaborado en base a los relevamientos realizados en esta tesis, donde se presentan algunas especies nativas y exóticas de la zona del Parque Provincial Cordón del Plata. Este material fue distribuido en los refugios de la zona y en la seccional de Guardaparques. Disponible en https://www.mendoza.conicet.gov.ar/material-didactico-para-escuelas/	127

Índice de tablas

Tabla 2.1. Resultados del ajuste del modelo para evaluar el efecto de las variables ambientales en la ordenación del NMDS.....	32
Tabla S2.1. Principales propiedades de los senderos incluidos en mi estudio en los Andes áridos de Argentina. Las especies exóticas representaron el 9-29% de las plantas registradas en cada sendero. Nombre del área protegida a la que pertenece el sendero, rango de elevación (m s.n.m.), longitud del sendero (km) y ancho promedio del sendero (m), riqueza de especies de plantas nativas y exóticas, y proporción de especies de plantas exóticas sobre el total de especies de plantas (%), para cada sendero estudiado.....	38
Tabla S2.2. Número de especies exóticas estudiadas por familia botánica.....	40
Tabla S2.3. Lista de especies exóticas identificadas en los senderos, cobertura en relación con la cobertura total de la vegetación (%), número y porcentaje (frecuencia) de parcelas en las que aparecen y su forma de crecimiento.....	41
Tabla 2.4. Correlación entre riqueza nativa y exótica, por sendero, por Cordillera e incluyendo todos los senderos juntos (método Spearman).....	42
Tabla S2.5. Resumen del modelo lineal mixto generalizado de dos partes para la riqueza y ausencia de exóticas. El modelo con distribución de Poisson truncada corresponde a los valores de riqueza $y > 0$. El modelo con distribución binomial corresponde a la probabilidad de que se observe un valor $y = 0$	43
Tabla S2.6. Resumen del modelo lineal mixto generalizado de dos partes para la cobertura y la ausencia de exóticas. El modelo con distribución Beta corresponde a los valores de cobertura $y > 0$. El modelo con distribución binomial corresponde a la probabilidad de que se observe un valor $y = 0$	44
Tabla S2.7. Resumen del Modelo Lineal Mixto Generalizado para la densidad de heces de ganado en función de la distancia al borde del sendero (Parcela) y la distancia al inicio del sendero.....	44
Tabla S2.8. Valores AIC de los modelos Mixtos Lineales Generalizados de dos partes para la riqueza de especies de plantas exóticas.....	45
Tabla S2.9. Valores AIC de los modelos de efectos Mixtos Lineales Generalizados de dos partes para la cobertura de especies exóticas.....	47
Tabla S3.1. Resultado del modelo lineal para la amplitud térmica diaria en función de la elevación y el tratamiento: cojín – espacio abierto.	69
Tabla S3.2. Resultado del modelo lineal para la temperatura media diaria en función de la elevación y el tratamiento: cojín – espacio abierto.	69
Tabla S3.3. Resultado del modelo lineal para la temperatura máxima diaria en función de la elevación y el tratamiento: cojín – espacio abierto.	70
Tabla S3.4. Resultado del modelo lineal para la temperatura mínima diaria en función de la elevación y el tratamiento: cojín – espacio abierto.	70
Tabla S3.5. Resultado del modelo lineal generalizado para el tamaño de los cojines de <i>A. monantha</i> en función de la elevación y la distancia al sendero.	71
Tabla S3.6. Resultado del modelo lineal generalizado para la superficie dañada de los cojines de <i>A. monantha</i>	72

Tabla S3.7. Especies registradas en el relevamiento: abundancia en los parches cojín y en los parches abierto, familia, hábito de crecimiento y origen.	73
Tabla S3.8. Resultado del modelo lineal generalizado para la riqueza de especies nativas en función de la elevación, la distancia al sendero, y el tratamiento (cojín-espacio abierto).....	75
Tabla S3.9. Resultado del modelo lineal generalizado para la abundancia de especies nativas en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).....	76
Tabla S3.10. Resultado del modelo lineal generalizado para la diversidad nativa en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).....	76
Tabla S3.11. Resultado del modelo lineal para el Índice de Interacción Relativa en base a la abundancia de especies nativas en función de la elevación y la distancia al sendero	77
Tabla S3.12. Resultado del modelo lineal generalizado para la riqueza de especies exóticas en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).....	78
Tabla S3.13. Resultado del modelo lineal generalizado para abundancia de especies exóticas en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto),	79
Tabla S3.14. Resultado del modelo lineal para el Índice de Interacción Relativa estimado en base a la abundancia de especies exóticas en función de la elevación y la distancia al sendero	79
Tabla S3.15. Resultado del modelo lineal generalizado para la riqueza de especies exóticas en función del tratamiento (cojín-espacio abierto) y de la abundancia de nativas.	80
Tabla S3.16. Resultado del modelo lineal generalizado para la riqueza de especies exóticas en función del tratamiento (cojín-espacio abierto) y de la riqueza de nativas.	80
Tabla S3.17. Resultado del modelo lineal generalizado para la abundancia de especies exóticas en función del tratamiento (cojín-espacio abierto) y de la abundancia de nativas.	81
Tabla S3.18. Resultado del modelo lineal generalizado para la abundancia de especies exóticas en función del tratamiento (cojín-espacio abierto) y de la riqueza de nativas.	81
Tabla S4.1. Especies exóticas detectadas en los diferentes tratamientos y momentos de medición: 0: inicial pre-tratamientos, 1: dos semanas, 2: tres meses, 3: un año.	103
Tabla S4.2 Resultado del modelo lineal mixto generalizado para la variable riqueza de especies exóticas al inicio, tres meses y un año de iniciado el experimento en función del tratamiento.....	104
Tabla S4.3. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la riqueza de especies exóticas previo a la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	105
Tabla S4.4. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la riqueza de especies exóticas a los tres meses de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	105
Tabla S4.5. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la riqueza de especies exóticas al año de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	106
Tabla S4.6. Especies nativas y exóticas detectadas y sus abundancias (suma de cobertura) considerando todas las mediciones.....	107
Tabla S4.7. Resultado del modelo lineal mixto generalizado para la variable cobertura de especies nativas al inicio, dos semanas, tres meses y un año de iniciado el experimento en función del tratamiento.....	108

Tabla S4.8. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la cobertura de nativas previo a la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	109
Tabla S4.9. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la cobertura de nativas a las dos semanas de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	109
Tabla S4.10. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la cobertura de nativas a los tres meses de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	110
Tabla S4.11. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la cobertura de nativas a un año de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	110
Tabla S4.12. Resultado del modelo lineal mixto generalizado para la variable riqueza de especies nativas al inicio, dos semanas, tres meses y un año de iniciado el experimento en función del tratamiento.....	111
Tabla S4.13. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la riqueza de nativas previo a la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	112
Tabla S4.14. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la riqueza de nativas a las dos semanas de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	112
Tabla S4.15. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la riqueza de nativas a los tres meses de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	113
Tabla S4.16. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la riqueza de nativas al año de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	113
Tabla S4.17. Resultado del modelo lineal mixto generalizado para la variable altura de la vegetación al inicio, dos semanas, tres meses y un año de iniciado el experimento en función del tratamiento.....	114
Tabla S4.18. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la altura de la vegetación previo a la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	115
Tabla S4.19. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la altura de la vegetación a las dos semanas de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	115
Tabla S4.20. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la altura de la vegetación a los tres meses de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	116
Tabla S4.21. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la altura de la vegetación al año de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.....	116
Tabla S4.22. Resultado del modelo lineal generalizado mixto para la variable emergencia de <i>T. officinale</i> en función del tratamiento.....	117
Tabla S4.23. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la emergencia de <i>T. officinale</i> en los diferentes tratamientos en base al test de Tukey.....	117
Tabla S4.24. Resultado del modelo lineal general para la variable Área Foliar Especifica de <i>T. officinale</i> en función del tratamiento.....	118
Tabla S4.25. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del modelo lineal general para la variable Área Foliar Especifica de <i>T. officinale</i> en función del tratamiento en base al test de Tukey.....	118
Tabla S4.26. Resultado del modelo lineal para la variable contenido de materia seca de la hoja (%) de <i>T. officinale</i> en función del tratamiento.....	119

Tabla S4.27. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del modelo lineal general para la variable contenido de materia seca de la hoja de *T. officinale* en función del tratamiento en base al test de Tukey.....119

Tabla S4.28. Resultados del análisis de suelo de 12 muestras colectadas en la vega a una profundidad de 5 cm. Los análisis fueron realizados en el Laboratorio de Fitoquímica del CCT Mendoza- CONICET.....120

Resumen

La biodiversidad de los ecosistemas de montaña y los servicios ecosistémicos que brindan, están amenazados por las invasiones biológicas. En particular, las plantas exóticas, están ampliamente distribuidas en las regiones montañosas y están alcanzando mayores elevaciones como consecuencia del cambio global. Sin embargo, debido a la menor presencia humana en las montañas y a las condiciones ambientales más extremas, las invasiones en estos ambientes son relativamente más recientes lo que representa oportunidades de acción para enfrentar esta problemática. El primer paso para la gestión de las plantas exóticas debe ser comprender las causas de la invasión. En este sentido es que en mi tesis doctoral busqué evaluar el efecto de dos posibles impulsores de invasiones de plantas en montañas que han sido poco estudiados en estos ambientes: los senderos de uso turístico y la presencia de ganado en dos áreas protegidas de los Andes áridos de Mendoza. Inicialmente identifiqué patrones de abundancia y distribución de exóticas en función de la distancia a senderos y de la abundancia de ganado en el hábitat mediante un estudio observacional. Como segundo paso, para profundizar en la comprensión de los patrones observados y evaluar un posible mecanismo que podría promover el éxito de las plantas exóticas, analicé si estas son facilitadas por una especie arbustiva en cojín predominante a lo largo de un gradiente de elevación y si el sendero afecta dicha interacción. Por último, analicé con un enfoque experimental el efecto de diferentes tipos de disturbio (remoción de la vegetación, presencia de ganado y pisoteo humano) sobre el establecimiento y el desempeño de la especie exótica más común en el ecosistema Altoandino, y que invade ambientes de humedales de gran relevancia como las vegas: el diente de león (*Taraxacum officinale*). Encontré que las exóticas están ampliamente distribuidas y que algunas especies alcanzan los límites altitudinales de la vegetación nativa. Además, las perturbaciones asociadas a los senderos de montaña y el ganado actúan como impulsores en las invasiones de plantas exóticas en la región. Los senderos también afectan negativamente la vegetación nativa, incluido el arbusto nativo *Azorella monantha*, una especie clave ya que aumenta la diversidad de especies nativas. Sin embargo, los senderos no interfieren en el efecto de *A. monantha* en la abundancia de nativas y exóticas. La interacción entre las exóticas y este arbusto, tendió a ser negativa hacia mayores elevaciones, indicando que la abundancia de las exóticas no está determinada por esta interacción en las elevaciones más altas. Por último, encontré que tanto el pisoteo humano como la presencia de ganado impactaron negativamente sobre la vegetación nativa del humedal altoandino estudiado, reduciendo la altura y cobertura de la vegetación. Además, la emergencia de *T. officinale* fue mayor bajo pisoteo humano junto con exclusión de ganado. Sin embargo, observé que *T. officinale* pudo emerger tanto en sitios donde se excluyó el disturbio como en sitios disturbados por el pisoteo humano y por el ganado. Mis resultados muestran que la vega es vulnerable a la invasión de especies exóticas de gran capacidad competitiva como *T. officinale*, y que el pisoteo humano junto con la exclusión del ganado favorece la invasión. Mi tesis contribuye a comprender los procesos de invasión de plantas a lo largo de gradientes ambientales en las

montañas y demuestran que los senderos y el ganado son factores que impactan negativamente sobre las comunidades nativas y favorecen las invasiones. Toda la información generada en este estudio tiene el potencial de ser utilizada en la planificación de medidas de acción para prevenir y mitigar las invasiones de plantas exóticas en estos ambientes frágiles y de gran valor de conservación.

Abstract

The biodiversity of mountains and their ecosystem services are threatened by biological invasions. Non-native plants, in particular, are widely distributed in mountain regions and are reaching higher elevations as a consequence of global change. However, due to the lower human presence in mountains and more extreme environmental conditions, invasions in these environments are relatively more recent and therefore provide opportunities for actions to address this problem. The first step in managing non-native plants must be to understand the causes of the invasion. In this sense, in my doctoral thesis I sought to evaluate the effect of two possible drivers of plant invasions in mountains that have been little studied in these environments: tourist trails and the presence of livestock in two protected areas of the arid Andes of Mendoza. Initially, I identified patterns of abundance and distribution of non-native plants as a function of distance to trails and livestock abundance in the habitat through an observational study. As a second step and to further understand the observed patterns and assess a possible mechanism that might promote non-native plant success, I analyzed whether non-natives are facilitated by a predominant shrub cushion species along an elevation gradient and whether the trail affects that interaction. Finally, I analyzed with an experimental approach the effect of different types of disturbance (vegetation removal, presence of livestock and human trampling) on the establishment and performance of the most common non-native species in the High Andean ecosystem which invades ecosystems of high conservation significance such as alpine meadows: dandelion (*Taraxacum officinale*). I found that non-native plants are widely distributed and that some species reach the elevational limits of native vegetation. In addition, disturbances associated with mountain trails and livestock act as drivers for non-native plant invasions in the region. Trails also negatively affect native vegetation, including the native shrub *Azorella monantha*, a keystone species as it increases native species diversity. However, the trails do not affect the interaction between this shrub and other species. The interaction between non-native and this shrub tended to be negative towards higher elevations, indicating that the abundance of non-natives is not determined by this interaction at higher elevations. Finally, I found that both human trampling and the presence of livestock negatively impacted the native vegetation of the alpine meadow studied, reducing vegetation height and cover. In addition, *T. officinale* emergence was higher under human trampling along with livestock exclusion treatment. However, I observed that *T. officinale* was able to emerge both in sites where disturbance was excluded as well as in sites subjected to human trampling and livestock disturbance. My results show that the alpine meadows are vulnerable to invasion by non-native species with high competitive ability such as *T. officinale*, and that human trampling together with livestock exclusion favors invasion. My thesis contributes to the understanding of plant invasion processes along environmental gradients in mountain ecosystems and demonstrates that trails and livestock are factors that negatively impact native communities and favor invasions. All the information gained in this study

has the potential to be used for action planning measures to prevent and mitigate non-native plant invasions in these fragile and high conservation value environments.

Capítulo 1

Introducción general

Las invasiones biológicas, uno de los componentes del cambio global, están aumentando en los ambientes de montaña y amenazan la biodiversidad de estos frágiles ecosistemas (Vitousek 1994; Pauchard *et al.* 2009; Grover *et al.* 2015). Como consecuencia de las condiciones climáticas extremas, las cortas temporadas de crecimiento y la accesibilidad limitada, las montañas han sido tradicionalmente consideradas menos invasibles en comparación con las regiones llanas y de menor elevación (Pauchard *et al.* 2016). Las especies introducidas en las zonas bajas son filtradas progresivamente por las condiciones climáticas cada vez más duras a lo largo de los gradientes de elevación (Alexander *et al.* 2011a). Además, el uso humano ha sido históricamente menos intensivo a mayores elevaciones lo que ha reducido el transporte de propágulos y la alteración de las condiciones bióticas y abióticas que facilitan el establecimiento de las exóticas (Pauchard *et al.* 2009; Pollnac *et al.* 2012; Lembrechts *et al.* 2017). Tales limitaciones para el establecimiento y el crecimiento de las especies exóticas quedan reflejadas en los patrones encontrados en la mayoría de las regiones montañosas que indican un descenso en la riqueza de estas especies con la elevación (Pauchard & Alaback 2004; Becker *et al.* 2005; McDougall *et al.* 2011; Seipel *et al.* 2012). Sin embargo, esto está cambiando como consecuencia del cambio global, ya que el aumento de las temperaturas asociadas al cambio climático y el aumento de la presencia humana en las montañas está ocurriendo a un ritmo acelerado y con ello aumenta el riesgo de invasión de plantas exóticas (Pauchard *et al.* 2009; Rangwala & Miller 2012; Pepin *et al.* 2015). El hecho de que las exóticas amplían su distribución hacia mayores elevaciones es preocupante, ya que puede implicar grandes impactos sobre las comunidades y sobre los servicios ecosistémicos que brindan las montañas (Pollnac & Rew 2014; Carboni *et al.* 2018).

La ganadería, el turismo y la recreación están entre las actividades que más han aumentado en las montañas y que implican impactos en estos ambientes (Buckley 2006; Pauchard *et al.* 2009; Barros *et al.* 2013). Estas actividades dañan la vegetación residente, disminuyendo la cobertura y la diversidad, siendo especialmente problemático en estos ambientes ya que las plantas nativas suelen ser de lento crecimiento y de ciclos de vida largos, y por ende, la resiliencia de la vegetación al disturbio es baja (Pauchard *et al.* 2009).

Por otro lado, el disturbio de la vegetación nativa puede favorecer el establecimiento de plantas exóticas al liberar recursos adicionales y reducir la competencia, y por ende, la resistencia biótica de las comunidades a la invasión (Davis *et al.* 2000; Levine 2000). Además, generalmente las actividades antrópicas involucran aporte de nutrientes y una alta presión de propágulos causada por el transporte humano y de animales lo que promueve aún más las invasiones (Pauchard *et al.* 2009). Sumado a esto, tanto el pastoreo como las actividades turísticas se concentran principalmente durante el breve período estival cuando ocurren la mayoría de los procesos biológicos aumentando la vulnerabilidad de estos ambientes a las invasiones biológicas (Geneletti & Dawa 2009; Barros *et al.* 2014a).

La construcción y el uso de caminos vehiculares y senderos para permitir la accesibilidad a estos ambientes ha favorecido la introducción y establecimiento de plantas exóticas (Alexander *et al.* 2009; Seipel *et al.* 2012; Pauchard *et al.* 2016; Liedtke *et al.* 2020), estando la mayoría concentradas en las inmediaciones de estas infraestructuras (Pickering & Mount 2010; Seipel *et al.* 2012; Barros & Pickering 2014; Liedtke *et al.* 2020; Fuentes-Lillo *et al.* 2021). Se conoce que los caminos vehiculares son corredores principales para la propagación de especies en las montañas ya que combinan una alta presión de propágulos como consecuencia de la circulación de vehículos que pueden transportar semillas en la carrocería, junto con perturbaciones recurrentes asociadas al mantenimiento y construcción de los caminos (Pauchard & Alaback 2004; Fernández-Murillo *et al.* 2015; Lembrechts *et al.* 2017; Sandoya *et al.* 2017; McDougall *et al.* 2018). Estas perturbaciones alteran las características biogeoquímicas del suelo, el microclima y la cobertura vegetal nativa (Pauchard & Alaback 2004; Lembrechts *et al.* 2014, 2016; Fuentes-Lillo *et al.* 2021). Al igual que los caminos, el uso de los senderos también facilita la invasión de plantas exóticas en las montañas (Barros & Pickering 2014; Barros *et al.* 2020; Liedtke *et al.* 2020) ya que el pisoteo humano reduce la cobertura, la diversidad y la altura de la vegetación nativa, y pueden alterar las interacciones entre las especies (Lucas-Borja *et al.* 2011; Barros *et al.* 2013, 2020; Ballantyne & Pickering 2015a; Chardon *et al.* 2018, 2019). A su vez, las personas y los animales que usan estos senderos actúan como vectores de dispersión de las exóticas (Ansong & Pickering 2013; Barros & Pickering 2014). Además de transportar semillas, el ganado doméstico degrada la vegetación a través del pastoreo y el pisoteo a la vez que aumenta el aporte de nutrientes a través de las heces (Loydi & Zalba 2009; Ansong & Pickering 2013; Barros & Pickering 2014).

La mayoría de los estudios que evalúan el rol del disturbio antrópico en la invasión de plantas exóticas se han enfocado en caminos vehiculares (ej: Pauchard and Alaback 2004; Fernández-Murillo *et al.* 2015; Lembrechts *et al.* 2017; Sandoya *et al.* 2017; McDougall *et al.* 2018), con menor cantidad de estudios que evalúen el rol de los senderos (Barros & Pickering 2014; Barros *et al.* 2020; Liedtke *et al.* 2020). Del mismo modo, el efecto del ganado como impulsor de las invasiones de plantas exóticas en las montañas ha sido poco estudiado, a pesar del uso ganadero histórico de estos ambientes y en particular en la región de los Andes

(Pérez 1992; Astudillo *et al.* 2018; Domic *et al.* 2018; Liedtke *et al.* 2020; Joslin 2021). Estudios recientes han encontrado que en los Andes áridos de Mendoza y en los Andes del centro-sur de Chile, los senderos han favorecido la introducción de plantas exóticas (Barros & Pickering 2014; Barros *et al.* 2020; Liedtke *et al.* 2020),, y además sugieren que la presencia de estas especies se correlaciona positivamente con la presencia de ganado doméstico (Liedtke *et al.* 2020).

Aunque estos antecedentes indican que tanto los caminantes como el ganado favorecen a las plantas exóticas en las montañas (Barros & Pickering 2014; Barros *et al.* 2020; Liedtke *et al.* 2020), su efecto en gradientes de elevación sigue aún inconcluso. Además, la distribución de las exóticas a lo largo de senderos de montaña puede ser diferente según el tipo de comunidad residente, pudiendo haber diferencias entre comunidades dominadas por bosques con aquellas dominadas por pastizales y arbustales como en los Andes áridos. Por ejemplo, se ha encontrado que los bosques dificultan las invasiones en las montañas (Pauchard & Alaback 2004; Speziale & Ezcurra 2011; Averett *et al.* 2016; Liedtke *et al.* 2020). Por otro lado, en comunidades altoandinas dominadas por arbustos se han identificado interacciones de facilitación que han contribuido al mejor desempeño de las exóticas y han permitido a algunas especies alcanzar mayores elevaciones (Badano *et al.* 2007; Cavieres *et al.* 2008; Llambí *et al.* 2018; Cavieres 2021), pero desconocemos cómo el disturbio asociado a los senderos puede afectar dichas interacciones. Dado que los senderos se extienden a grandes elevaciones y a entornos más prístinos y las plantas exóticas están ampliando su área de distribución (Pauchard *et al.* 2009; Pyšek *et al.* 2011), necesitamos entender estos procesos para la gestión y la conservación de los entornos de montaña.

En los Andes áridos de Mendoza, como en otras áreas de los Andes, la actividad turística-recreativa y la herbivoría por parte del ganado doméstico son uno de los principales factores de disturbio que ocurren incluso en áreas naturales protegidas de gran valor de conservación desde el punto de vista de la biodiversidad (Barros *et al.* 2013). En estos ambientes existe una extensa red de senderos a través de las cuales se alcanzan cumbres muy populares, como por ejemplo el Cerro Aconcagua y el Cerro Plata. Estos senderos son informales, no están delimitados y están rodeados de vegetación compuesta por pastizales, herbáceas y arbustos bajos, lo que favorece el tránsito disperso de las personas y animales (Barros *et al.* 2013). Además, en la zona hay actividad ganadera, principalmente de vacas, caballos y mulas, siendo estas últimas utilizadas para el transporte de equipos de montaña hacia los campamentos de mayor altura durante la época estival, generando impactos sobre la vegetación nativa (Barros *et al.* 2014b; Barros & Pickering 2015).

En mi tesis doctoral busqué evaluar el efecto de senderos y la presencia de ganado en la propagación de las plantas exóticas en áreas protegidas de los Andes áridos de Mendoza (Fig. 1.1), bajo la hipótesis general de que favorecen la propagación de estas especies. Para evaluar esta idea general primero identifiqué patrones de abundancia y distribución de exóticas en función de la distancia a senderos y de la abundancia de ganado

en el hábitat mediante un estudio observacional. Como segundo paso, para profundizar en la comprensión de los patrones observados y evaluar un posible mecanismo que podría promover el éxito de las plantas exóticas, analicé si estas son facilitadas por una especie arbustiva en cojín predominante a lo largo de un gradiente de elevación y si el sendero afecta dicha interacción. Por último, evalué con un enfoque experimental el efecto de diferentes tipos de disturbio (remoción de la vegetación, presencia de ganado y pisoteo humano) sobre el establecimiento y el desempeño de la especie exótica más común en el ecosistema Altoandino, y que invade ambientes de gran relevancia como las vegas: el diente de león (*Taraxacum officinale*).

En particular, en este trabajo busqué responder a las siguientes preguntas: ¿qué especies exóticas están presentes, cómo influyen los senderos, el ganado y la elevación en su distribución? (Capítulo 2); ¿cómo afecta la cercanía a un sendero a un arbusto nativo abundante, la planta en cojín *Azorella monantha*, y a sus interacciones con las plantas exóticas? (Capítulo 3); ¿cómo afectan el pisoteo humano, la presencia de ganado y la remoción de la vegetación al establecimiento y al desempeño de la exótica más común en vegas altoandinas? y ¿cuál es la tolerancia de la vegetación ante estos tipos de disturbios? (Capítulo 4).

Los resultados de mi tesis contribuirán a la investigación en ecología de invasiones de plantas en las montañas, ya que busco comprender los patrones observados en base a los principales factores que influyen en la propagación de estas especies a lo largo de gradientes ambientales. Además, contribuiré a la investigación global llevada a cabo por la red Mountain Invasion Research Network (MIREN), ya que en parte de la tesis empleo un protocolo estandarizado propuesto por esta red. Esta tesis aporta a la investigación respecto a los impactos del turismo y el ganado en áreas protegidas de montaña y al desarrollo de medidas para la prevención de la propagación de plantas en estos ambientes de gran valor de conservación.

Área de estudio

Esta tesis se llevó a cabo en dos Áreas Protegidas de los Andes áridos de Mendoza: El Parque Provincial Cordón del Plata (1755 km², 69° 26' W, 32° 58' S) y el Parque Provincial Aconcagua (657 km², 69° 26' W, 32° 58' S). Estas áreas constituyen un destino turístico y recreativo muy popular a nivel internacional debido a los paisajes escénicos con cumbres de más de 5000 m, incluyendo el Cerro Plata (5968 m s.n.m.) y el Aconcagua (6962 m s.n.m.) (Barros *et al.* 2013). Por ejemplo, en la temporada 2018-2019 (noviembre a abril), unas 9000 personas visitaron el Parque Aconcagua y 6000 el Parque Cordón del Plata (Secretaría de Ambiente y Ordenamiento Territorial, 2020). En estas áreas también se desarrolla ganadería extensiva (principalmente mulas, caballos y vacas) para la subsistencia humana y el transporte de equipos de montaña.

Ambos Parques Provinciales fueron creados con el objetivo de conservar glaciares, ríos, ecosistemas andinos y sitios arqueológicos (Barros *et al.* 2013). El clima es frío y seco, con precipitaciones concentradas

principalmente en el invierno, entre mayo y agosto (Morello *et al.* 2012). La precipitación media anual en el Parque Cordón del Plata es de 398 mm (1979-2015), mientras que el Parque Aconcagua es más seco, con una precipitación anual de 100 mm (2003-2013) (Barros & Pickering 2014; Trombotto *et al.* 2020). Los suelos están en general poco desarrollados y presentan una importante heterogeneidad espacial en profundidad y composición granulométrica (Méndez, 2004; Méndez *et al.*, 2006). Existen diferentes fisonomías de la vegetación como consecuencia de la gran variedad microclimática asociada a la heterogeneidad topográfica (Méndez 2004; Morello *et al.* 2012). La vegetación está formada por comunidades de matorral (incluyendo *Adesmia pinifolia*, *Nassauvia axillaris* y *Berberis empetrifolia*), estepas arbustivas (*Adesmia subterranea* y *Azorella monantha*, entre otras) y estepas herbáceas (*Acaena pinnatifida* y *Phacelia secunda*, entre otras). Entre los 3800 y 4200 m s.n.m. la cobertura vegetal es escasa y dominada por hierbas perennes de crecimiento lento (por ejemplo, *Chaetanthera pulvinata*, *Nassauvia pinnigera* y *Nototriche transandina* en el Aconcagua, y *Colobanthus subulatus*, *Nassauvia cumingii*, y *Senecio crithmoides* en el Cordón del Plata). Las especies arbustivas están presentes a lo largo de todo el gradiente de elevación estudiado; sin embargo, hay un cambio de especies de arbustos erectos a arbustos en cojín con el aumento de la elevación. Por ejemplo, a elevaciones bajas dominan arbustos como *Adesmia pinifolia* y *Berberis empetrifolia* con alturas promedio de 1,5 m, mientras que a mayores elevaciones dominan especies de *A. subterranea* y *Azorella monantha* con alturas promedio de 5 cm (Kiesling *et al.* 2021). Con más de 500 especies de plantas nativas identificadas, el Parque Cordón del Plata tiene una mayor diversidad vegetal que el Aconcagua, donde se han registrado más de 120 especies de plantas vasculares (Méndez 2004, 2007; Méndez *et al.* 2006).



Figura 1.1 Sitios de estudio: Parque Provincial Cordón del Plata (A, B, C) y Parque Provincial Aconcagua (D, E, F, G).

Capítulo 2

El senderismo y la ganadería favorecen a las plantas exóticas en los altos Andes

Resumen

Los senderos de montaña utilizados por caminantes y ganado doméstico pueden dañar la vegetación nativa como así también favorecer la propagación de plantas exóticas. Evalué el efecto de los senderos y la abundancia del ganado sobre el éxito de las plantas exóticas en los Andes áridos centrales de Argentina. Relevé seis senderos, abarcando elevaciones entre 2400 m y 3570 m s.n.m. Registré la vegetación exótica y nativa mediante transectas distribuidas a lo largo del gradiente de elevación y abarcando distancias de hasta 22 m desde el sendero. Evalué cómo varía la ocurrencia, la riqueza y la cobertura de exóticas con la distancia al sendero, la intensidad de uso por el ganado, la composición de la comunidad de plantas nativas y la elevación. Encontré que los senderos favorecieron la ocurrencia de exóticas, pero no influyeron en la riqueza y cobertura, y que el ganado favoreció tanto la ocurrencia como la riqueza y la cobertura de exóticas. La riqueza y la cobertura de exóticas disminuyeron con la elevación y variaron en función de la composición de la comunidad nativa. Además, la riqueza de exóticas se correlacionó positivamente con la cobertura de arbustos nativos, sugiriendo posibles interacciones de facilitación. Mis resultados muestran que a pesar del fuerte filtrado ambiental que limita la abundancia de exóticas con la elevación, éstas ocurren hasta los límites superiores de crecimiento de la vegetación y que los senderos y el ganado favorecen su propagación.

*El presente capítulo ha sido publicado en la Revista Biological Invasions: doi.org/10.1007/s10530-022-02851-1

Introducción

Los ecosistemas de montaña albergan una gran biodiversidad con un elevado endemismo y pueden actuar como refugios de biodiversidad, ofrecen servicios ecosistémicos como el suministro de agua, el ocio y el turismo (Grêt-Regamey *et al.* 2012; Perrigo *et al.* 2020). La biodiversidad de las montañas y los servicios que proporcionan se ven amenazados por las invasiones biológicas, un componente del cambio global (Kowarik & von der Lippe 2007). Las plantas exóticas están ampliamente distribuidas en las regiones montañosas de todo el mundo, con casi 200 especies de plantas vasculares registradas en las regiones alpinas (Alexander *et al.* 2016). Estas especies pueden afectar las interacciones planta-polinizador y el éxito reproductivo de las especies nativas (Aizen *et al.* 2008; Muñoz & Cavieres 2008; Bruckman & Campbell 2016; Goodell & Parker 2017), la composición de la comunidad residente (Gaertner *et al.* 2011; Bravo-Monasterio *et al.* 2016; Haider *et al.* 2018), las interacciones tróficas (Valtonen *et al.* 2006; Pearson 2008), el ciclo hidrológico (Le Maitre *et al.* 2015), el ciclo de los nutrientes, la biología del suelo (Souza-Alonso *et al.* 2015; Fernandez *et al.* 2017; Le Roux *et al.* 2018) y los servicios ecosistémicos (Vilà *et al.* 2011a). Se prevé que estos impactos asociados a las plantas exóticas en estos ecosistemas aumenten debido al cambio global, por lo que es imprescindible entender los procesos que favorecen su propagación (Pauchard *et al.* 2009).

Muchas de las plantas exóticas que crecen en las zonas de montaña se encuentran en las inmediaciones de infraestructuras que concentran el tráfico humano, como los caminos vehiculares y los senderos turísticos (Pickering & Mount 2010; Seipel *et al.* 2012; Barros & Pickering 2014; Liedtke *et al.* 2020; Fuentes-Lillo *et al.* 2021). Los caminos pueden facilitar la introducción de especies exóticas en las montañas, ya que combinan una alta presión de propágulos con perturbaciones recurrentes (Pauchard & Alaback 2004; Fernández-Murillo *et al.* 2015; Lembrechts *et al.* 2017; Sandoya *et al.* 2017; McDougall *et al.* 2018). La combinación de estos dos factores, que potencian la invasibilidad de los ecosistemas, también puede darse en los senderos turísticos, ya que las perturbaciones derivadas de la construcción de senderos y el pisoteo por parte de las personas reducen la altura y la cobertura de la vegetación nativa, y degradan los suelos por erosión y compactación (Lucas-Borja *et al.* 2011; Barros *et al.* 2013, 2020; Ballantyne & Pickering 2015a; Barros & Pickering 2017; Pickering & Norman 2017). Las perturbaciones que implican el daño o la destrucción de la vegetación residente pueden favorecer el establecimiento de plantas exóticas al reducir la competencia y liberar recursos adicionales (Davis *et al.* 2000). Además, las personas pueden actuar como vectores de semillas a través de su ropa y equipo, transportando semillas desde las zonas de menor elevación, lo que aumenta la presión de los propágulos (Pickering & Mount 2010).

El ganado representa otro importante impulsor de las invasiones de plantas (Ansong & Pickering 2013), ya que favorece el establecimiento de plantas exóticas, incluso en zonas de gran elevación (Barros & Pickering 2014; Liedtke *et al.* 2020). En los Andes áridos de Argentina, por ejemplo, el ganado de caballos y mulas, se

utiliza comúnmente para transportar el equipo de los andinistas hacia las altas cumbres (Barros *et al.* 2013). Mediante el pisoteo y el pastoreo, el ganado también degrada el suelo y la vegetación, a la vez que dispersa semillas transportadas en su pelaje y en las heces, lo que aumenta la susceptibilidad del ecosistema a las invasiones (Loydi & Zalba 2009; Ansong & Pickering 2013; Barros *et al.* 2013).

Además del disturbio causado por los visitantes y el ganado, las condiciones climáticas y la composición de la comunidad residente también pueden afectar a las invasiones de plantas (Pauchard *et al.* 2009; Pollnac & Rew 2014). En las montañas, las condiciones climáticas varían fuertemente con la elevación en escalas espaciales reducidas; el aumento de la elevación suele asociarse a temperaturas más bajas, una cobertura de nieve más persistente y una mayor frecuencia de heladas y exposición a los rayos UVB (Körner 2007), todo lo cual puede limitar la propagación de la mayoría de las especies exóticas hacia las zonas más elevadas (Pauchard *et al.* 2009; Alexander *et al.* 2011b). La composición de la comunidad nativa residente también cambia con la elevación, por lo tanto, las interacciones entre las especies y el ensamblaje de la comunidad también puede variar, regulando aún más el éxito de la invasión (von Holle 2013; Pollnac & Rew 2014; Averett *et al.* 2016). La invasión de la comunidad puede variar con la diversidad de especies, siendo en general menos propensas a la invasión las comunidades más diversas (por ejemplo, Maron & Marler 2007; Byun *et al.* 2013; Pollnac & Rew 2014). Además, la susceptibilidad a la invasión también puede verse afectada por la especie dominante o la estructura de la vegetación; por ejemplo, se ha encontrado que los bosques dificultan las invasiones en las zonas montañosas (Pauchard & Alaback 2004; Averett *et al.* 2016; Liedtke *et al.* 2020), mientras que algunos arbustos pueden facilitar la invasión (Badano *et al.* 2007; Cavieres *et al.* 2008; Llambí *et al.* 2018; Cavieres 2021).

Aunque hay pruebas de que tanto las personas como el ganado favorecen a las plantas exóticas en las montañas (Barros & Pickering 2014; Barros *et al.* 2020; Liedtke *et al.* 2020), su efecto a lo largo de los gradientes de elevación sigue inconcluso. Dado que los senderos se extienden a grandes elevaciones y a entornos más prístinos y que hay estudios que demuestran que las plantas exóticas están ampliando su área de distribución (Pauchard *et al.* 2009; Pyšek *et al.* 2011), necesitamos entender estos procesos para poder contribuir en la gestión y conservación de los ecosistemas de montaña. En este capítulo evalué el efecto de los senderos de montaña y la abundancia de ganado en el éxito de las plantas exóticas a lo largo de gradientes de elevación. Mi hipótesis es que los senderos de montaña favorecen a las plantas exóticas, ya que concentran el flujo humano y son usados también por el ganado, por tanto, implican una mayor perturbación y presión de propágulos. En este sentido, predije un mayor éxito de las plantas exóticas (mayor presencia, riqueza y cobertura) cerca de los bordes de los senderos y de los inicios de los mismos, ya que estas distancias representan una aproximación a un gradiente de presión de propágulos y perturbación. También planteé la hipótesis de que el ganado puede afectar a las especies exóticas porque son dispersores de propágulos y

generadores de perturbaciones; esperaba que, a mayor intensidad de uso del ganado, el éxito de las especies exóticas aumentaría. Además, los factores bióticos, incluyendo la composición de la comunidad residente y la cobertura de arbustos nativos, también afectan al éxito de las especies exóticas. Predije, por lo tanto, que el éxito de estas especies variará en función de la composición de la comunidad residente. Además, esperaba que el éxito de las exóticas se vea afectado por la cobertura de arbustos nativos, favoreciendo el éxito de las plantas exóticas como resultado de las interacciones facilitadoras en entornos climáticamente estresantes. Por último, también planteé la hipótesis de que el éxito de las plantas exóticas se ve influido por la elevación y esperaba que, a medida que aumente la elevación, el éxito de las exóticas disminuya como consecuencia del aumento del estrés climático.

Metodología

Área de estudio

En este capítulo relevé seis senderos ubicados en la Cordillera Central de los Andes, en Mendoza, Argentina, abarcando un gradiente que se extiende entre los 2400 hasta los 3570 m s.n.m. (Fig. 2.1). Estos senderos se encuentran en áreas protegidas, y son las principales rutas de acceso para los visitantes. Tres de los senderos se ubican en el Parque Provincial Cordón del Plata: Lomas Blancas, Piedra Grande y Morro Negro; y tres en el Parque Provincial Aconcagua y sus alrededores: Quebrada de Vacas, Quebrada de Horcones y Quebrada de Vargas (Ver Material Suplementario, Tabla S2.1 para más detalles). Estos senderos son informales, es decir que no han sido diseñados profesionalmente, y son utilizados frecuentemente tanto por personas como por el ganado doméstico. En algunos sectores existen senderos secundarios que generan impactos más allá del sendero principal (Barros *et al.* 2013, 2020).

Las dos áreas protegidas donde se ubican los senderos relevados, se ubican en cordones montañosos diferentes, el Parque Provincial Cordón del Plata se encuentra en la Cordillera Frontal, mientras que el Parque Provincial Aconcagua en la Cordillera Principal. Estas dos regiones presentan diferencias en la geología y en el origen y estacionalidad de las precipitaciones. En la Cordillera Principal, las precipitaciones son casi exclusivamente provenientes del Océano Pacífico y ocurren en invierno, mientras que la Cordillera Frontal, recibe precipitaciones provenientes tanto del Océano Pacífico en invierno, como del Atlántico en verano (Hoke *et al.* 2013; Crespo *et al.* 2017). Estas diferencias determinan que en el Cordón del Plata haya mayor disponibilidad hídrica en verano cuando ocurren la mayoría de los procesos fisiológicos de las plantas, y, por lo tanto, esta diferencia entre ambos cordones es la principal causa de la composición diferente de las comunidades vegetales y la mayor diversidad de especies en el Cordón del Plata.

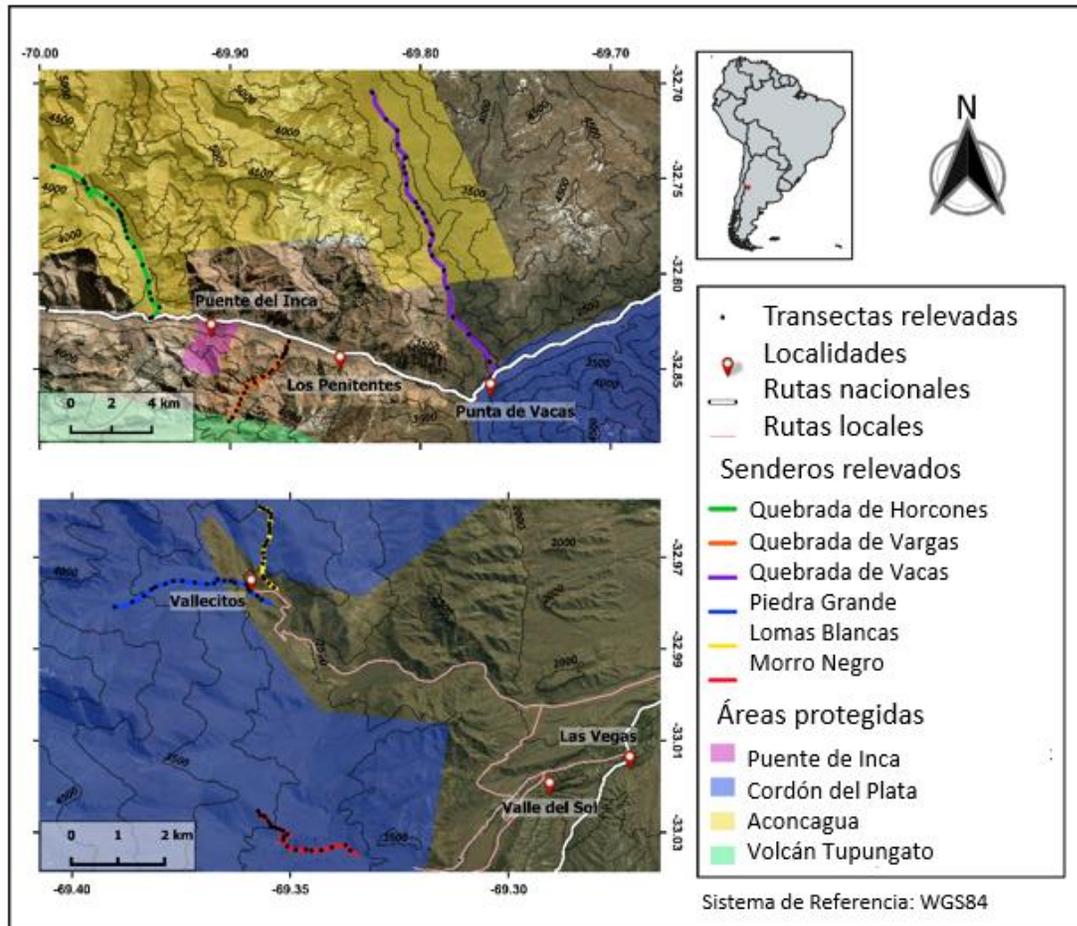


Figura 2. 1. Ubicación de los senderos estudiados. Los polígonos de diferentes colores indican cada una de las áreas protegidas. Las líneas de color indican los senderos y los puntos negros indican la ubicación de las transectas. Imagen Bing Maps (Crédito de la imagen: Hugo Debandi).

Muestreo

Realicé los relevamientos de campo en la temporada de verano (enero-marzo) de 2018 y 2019. Los lugares seleccionados son de uso intensivo para actividades de montañismo y tienen un amplio rango de elevaciones, con una diferencia media de elevación de 650 m s.n.m. entre el inicio y el final de cada sendero. Para el muestreo seguí el protocolo desarrollado por la Red de Investigación de Invasiones de Montaña (MIREN- Mountain Invasion Research Network) (Liedtke *et al.* 2020). Relevé veinte transectas a lo largo de cada sendero, localizados aproximadamente cada 35 m de elevación comenzando en el inicio del sendero, evitando áreas con senderos secundarios. Cada transecta está conformada por tres parcelas de 2 m x 10 m, una de las parcelas dispuesta en forma paralela al sendero y las otras dos perpendiculares a esta, conformando una transecta tipo T (Fig. 2.2). En total relevé 120 transectas (360 parcelas).

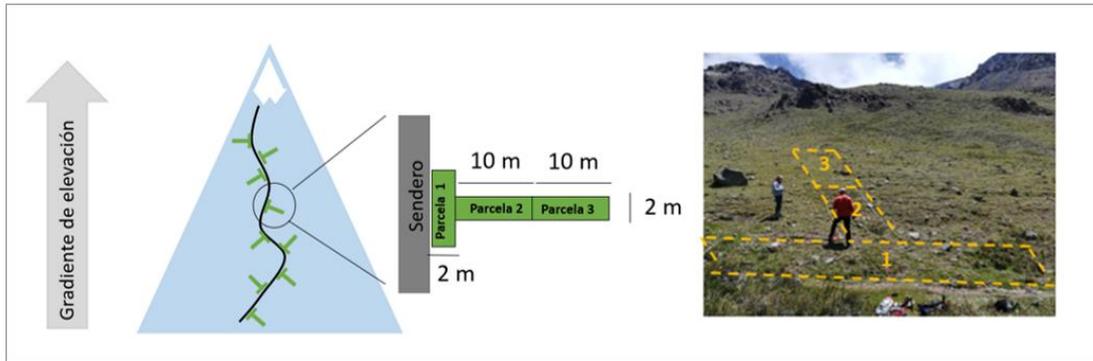


Figura 2. 2. Esquema de la metodología de muestreo.

En cada parcela identifiqué y estimé la cobertura de todas las especies de plantas vasculares, tanto nativas como exóticas. Estimé la cobertura visualmente como el área relativa de la especie cuando se proyecta sobre la superficie de la parcela (Wilson 2011). Recolecté los especímenes de plantas que no pude identificar en el campo y posteriormente los identifiqué mediante cotejo con especímenes de herbario y claves taxonómicas en el Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA, Centro Científico y Tecnológico CONICET Mendoza). Clasifiqué las especies según su origen y formas de vida utilizando la base de datos del Instituto de Botánica Darwinion (Instituto de Botánica Darwinion 2018). Para estimar la intensidad de uso por parte del ganado (vacas, caballos y mulas), estimé la densidad de heces en cada parcela mediante un recuento de los montones de heces; esta medida representa un método fiable y rápido para estimar el nivel de actividad de los mamíferos herbívoros en sus hábitats (Barnes 2001). Además, registré la traza del sendero, la elevación y la ubicación de las transectas con un dispositivo GPS y posteriormente los procesé con el software QGIS y R para determinar la distancia de cada transecta al inicio del sendero, siguiendo la traza del mismo.

Análisis

Realicé todos los análisis con la versión 3.6.1 de R (R Core Team 2019). Para evaluar el éxito de las plantas exóticas a lo largo de los gradientes de elevación abarcados por los senderos, consideré tres variables respuesta: la ocurrencia (presencia/ausencia de cualquier especie exótica), la riqueza (número de especies exóticas presentes) y la cobertura (la cobertura sumada de todas las especies exóticas por parcela). Apliqué modelos lineales mixtos generalizados de dos partes (en inglés: Hurdle models o Zero-altered models) utilizando la función `glmmTMB` (Brooks *et al.* 2017). Estos modelos constan de dos partes: una donde se modelan los datos de presencia-ausencia y otra donde se modelan los valores distintos de cero utilizando la función de probabilidad adecuada según la variable. Para los datos de presencia ausencia utilicé una

distribución de probabilidad binomial y función de enlace logarítmica, para la riqueza de especies una distribución Poisson truncado y función de enlace logarítmica, mientras que para la cobertura, utilicé una distribución Beta con función de enlace logit (Zuur et al. 2009; Damgaard & Irvine 2019). Este tipo de modelos se utilizan cuando hay sobreabundancia de ceros y por lo tanto son apropiados para el estudio de invasiones de especies exóticas, ya que usualmente suele haber muchas ausencias cuando se estudian los patrones de distribución (Damgaard & Irvine 2019). En mi estudio, el 32% de las parcelas carecían de especies exóticas (Material Suplementario, Fig. S2.1). Además, estos modelos me permitieron responder a dos preguntas en la misma estructura estadística: ¿qué variables explicativas determinan la ocurrencia de especies exóticas?, y en las parcelas en las que las exóticas estaban presentes, ¿qué determina su riqueza y cobertura? Eliminé las variables predictoras que no fueron significativas y comparé el ajuste de los dos modelos con una prueba de razón de verosimilitud (LRT).

Para evaluar el efecto de los senderos sobre el éxito de las plantas exóticas incluí seis variables explicativas en los modelos, 1) **la distancia de cada parcela al borde del sendero** (número de parcela dentro de la transecta T: parcela 1 - adyacente al borde del sendero, parcela 2 - parcela intermedia, parcela 3 - parcela más alejada del borde del sendero); 2) **la distancia al inicio del sendero**, considerando ambas distancias como medidas indirectas de un gradiente de perturbación y presión de propágulos; 3) **la densidad de heces** como medida de la intensidad de uso del ganado; 4) **la elevación** (m s.n.m.). Además, consideré dos variables relacionadas con la composición de la comunidad residente: 5) las coordenadas de cada parcela resultantes de un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (**NMDS1** y **NMDS2**), y 6) **la cobertura de arbustos** (suma de la cobertura de todos los arbustos por parcela). El análisis de escalamiento multidimensional no métrico lo realicé considerando la cobertura de las especies nativas utilizando la función *metaMDS* del paquete *vegan* en R (Oksanen et al. 2019) ($k=2$, $trymax=20$, $distance=$ Bray-Curtis). Evalué que las variables explicativas consideradas no estuviesen demasiado correlacionadas entre sí en base al coeficiente de correlación de Pearson, utilizando la función *ggpairs* del paquete *GGally* (Schloerke et al. 2021). Basándome en los criterios propuestos por Dormann et al. (2013), consideré que las variables estaban demasiado correlacionadas si tenían un coeficiente de Pearson superior a 0,71, lo que no ocurrió con ninguna de estas seis variables.

Como variables adicionales que pueden influir en el éxito de las exóticas, también consideré datos de precipitación (Material Suplementario, Fig. S2.2) y de temperatura mínima, máxima y media (Material Suplementario, Fig. S2.3) basados en el periodo 1979-2013 obtenidos de la base de datos climáticos globales CHELSA (Karger et al. 2016, 2017) y reducidos a una resolución de 1,2 arcosegundos, con un tamaño de mosaico de aproximadamente 90 m² en esta latitud, utilizando Regresiones Ponderadas Geográficamente basadas en la elevación, la pendiente, el norte, el este, la distancia al océano y la radiación solar potencial derivada del Modelo Digital de Elevación de alta resolución SRTM (NASA Shuttle Radar Topography Mission.

SRTM 2013) siguiendo el procedimiento descrito en (Lenoir *et al.* 2017; Lembrechts *et al.* 2019). Evalué la correlación con el resto de las variables predictoras y también relacioné estas variables con la ordenación obtenida en el análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) utilizando la función *envfit* del paquete *vegan*. Las temperaturas mínimas, máximas y medias estuvieron negativamente correlacionadas con la elevación (coeficientes de correlación: -0,79; -0,76; 0,82 respectivamente) y la precipitación estuvo positivamente correlacionada con el eje NMDS1 (coeficiente de correlación: 0,75), por lo que estas variables no fueron incluidas juntas en los modelos. Para decidir entre las variables correlacionadas comparé el ajuste de los modelos utilizando una u otra variable en base al criterio de Información de Akaike (AIC). En este sentido, incluir la elevación en lugar de la temperatura en los modelos resultó en un AIC más bajo indicando mejor ajuste, además desde un criterio ecológico, el gradiente de elevación puede representar otras covariables no medidas que pueden influir en el establecimiento y la propagación de las plantas exóticas (por ejemplo, la presión atmosférica, la presión de vapor, la radiación solar (Körner 2007). Del mismo modo, incluir los ejes NMDS1 y NMDS2 en los modelos en lugar de la precipitación, mejoró el AIC y además, estos valores contienen información adicional ya que representan la composición de la comunidad y responden al gradiente climático entre los que cambia (Material Suplementario, Tabla S2.8 y S2.9).

Escalé las variables predictoras métricas (distancia desde el inicio del sendero, densidad de heces, elevación, NMDS1, NMDS2, cobertura de arbustos, temperatura y precipitación) a una media de cero y una desviación estándar de uno para que los coeficientes de regresión fueran directamente comparables. Incluí la identidad del sendero como un factor aleatorio en los modelos. Para trazar los efectos parciales de las variables predictoras de efecto fijo utilicé el paquete *Effect* (Fox & Weisberg 2018).

Para evaluar si la distancia al borde del sendero y al inicio del mismo representa un gradiente de perturbación por parte del ganado, evalué si la densidad de heces variaba en función de estas distancias. Para ello, ajusté un GLMM con la función *glmmTMB* utilizando una distribución de Poisson con una función de enlace logarítmica. Como factor aleatorio consideré la identidad de cada sendero.

Por último, evalué la correlación entre las variables riqueza nativa y riqueza exótica general (incluyendo todos los senderos), distinguiendo por sendero, y por cordillera (Principal y Frontal), mediante un test de correlación con el método Spearman.

Resultados

Registré 41 especies de plantas exóticas y 183 nativas, mientras que dieciséis taxones no pudieron ser identificados a nivel de especie. Las familias más abundantes entre las exóticas fueron Brassicaceae, Asteraceae, Fabaceae y Poaceae (Material suplementario, Tabla S2.2, S2.3), mientras que las especies

exóticas más abundantes fueron *Taraxacum officinale*, *Cerastium arvense*, *Trifolium repens*, *Convolvulus arvensis*, y *Rumex acetosella*, todas ellas herbáceas. Sólo dos especies exóticas fueron arbustos, *Rosa rubiginosa* y *Tamarix ramosissima*. Considerando todas las especies nativas y exóticas estudiadas, *T. officinale*, *C. arvense* y *T. repens* se encontraron entre las diez especies más abundantes en términos de cobertura. La mayoría de las especies exóticas se registraron en diferentes elevaciones a lo largo del gradiente, y sólo el 32% se observó en una sola elevación específica (Fig. 2.3). *Cerastium arvense* y *T. officinale* estuvieron presentes a lo largo de todo el gradiente de elevación (Fig. 2.3). Siete especies exóticas no habían sido registradas previamente en mi área de estudio (Material suplementario, Tabla S2.3) (Méndez 2009; Barros *et al.* 2014a; Aschero *et al.* 2017). Las especies nativas más abundantes fueron *Poa holciformis*, *Bromus catharticus*, *Nassauvia axillaris*, *Poa ligularis* y *Berberis empetrifolia*. Tanto la riqueza nativa (parcela 1: promedio: 13, ds: 7; parcela 3: promedio: 13, ds: 7) como la cobertura (parcela 1: promedio 47%, ds: 20; parcela 3: promedio 48%, ds: 18) fueron similares a lo largo de los bordes del sendero y las parcelas interiores.

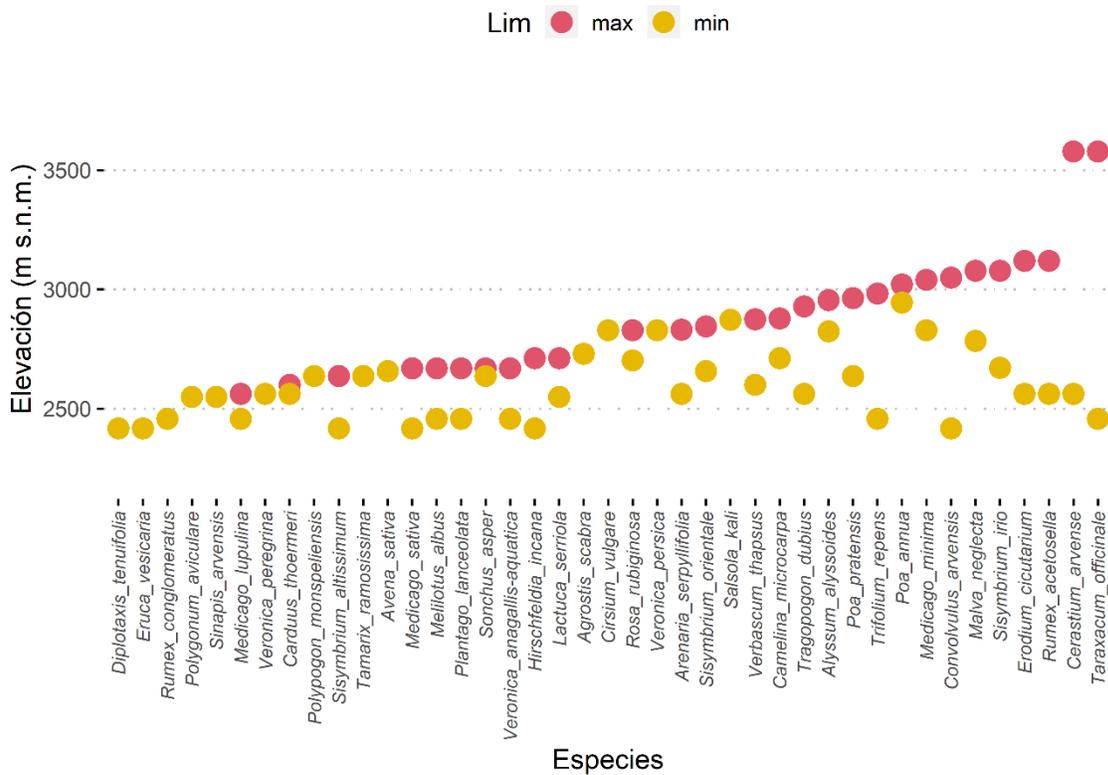


Figura 2. 3. Elevación mínima (círculo amarillo) y máxima (círculo rojo) de detección de las especies exóticas registradas en el estudio. Cuando sólo se muestra un círculo amarillo, la especie se detectó en una sola elevación.

En el análisis de escalamiento multidimensional no métrico observé un ordenamiento de las parcelas relevadas basado en la similitud en la composición de especies nativas, separando los sitios del Cordón del Plata de los del Aconcagua. En el Cordón del Plata las parcelas estuvieron bien agrupadas por sendero, mientras que en Aconcagua los tres senderos estuvieron más entremezclados (Fig. 2.4). El primer eje del NMDS estuvo asociado positivamente con la precipitación, pero negativamente con la temperatura y, a la inversa, el eje del NMDS2 estuvo asociado negativamente con la precipitación y positivamente con la temperatura (Tabla 2.1). Además, encontré que el patrón general, así como el observado en la Cordillera Principal y en la Cordillera Frontal, indica que hay una correlación positiva entre la riqueza de exóticas y las de las nativas por plot, sugiriendo que mientras mayor es la riqueza de nativas hay mayor riqueza de exóticas por parcela (Tabla S2.4)

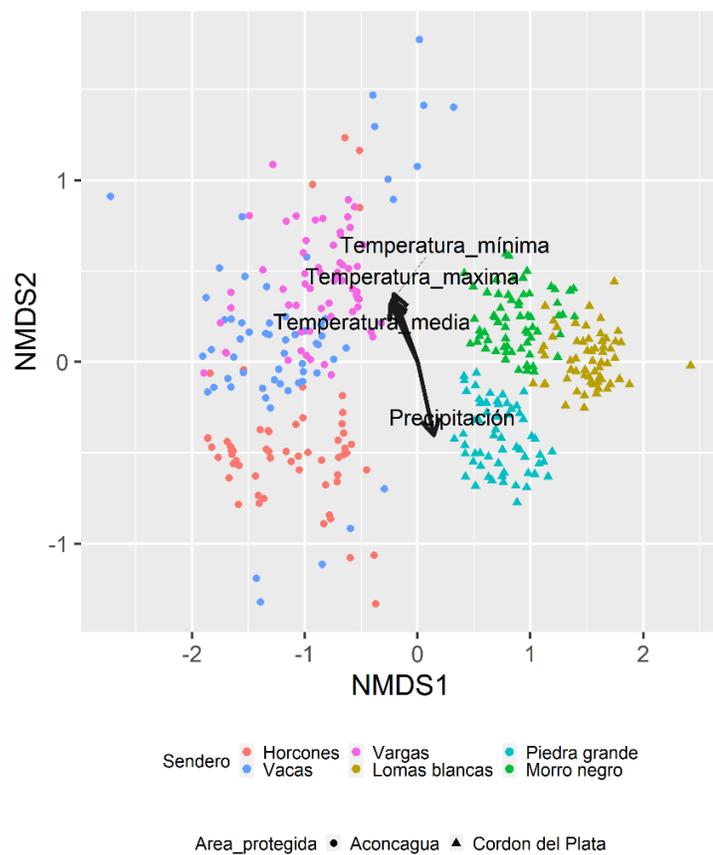


Figura 2. 4. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico basado en la cobertura de especies nativas relevadas en 360 parcelas distribuidas a lo largo de los 6 senderos. Las variables ambientales consideradas explicaron significativamente la ordenación. La flecha señala la dirección del cambio más rápido de la variable ambiental (dirección del gradiente).

Tabla 2.1. Resultados del ajuste del modelo para evaluar el efecto de las variables ambientales en la ordenación del NMDS.

VECTORES	NMDS1	NMDS2	r ²	Pr(>r)
Precipitación	0.33214	-0.94323	0.1827	0.001***
Temperatura media	-0.59458	0.80404	0.1618	0.001***
Temperatura máxima	-0.49517	0.86879	0.1837	0.001***
Temperatura mínima	-0.55003	0.83514	0.1670	0.001***

Significancia: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.' 0.1 '.' 1. Permutación: libre. Número de permutaciones: 999

Encontré que la presencia de exóticas disminuyó significativamente con el aumento de la distancia al borde del sendero y la distancia al inicio del sendero (Fig. 2.5 a, b; Material suplementario, Tabla S2.5). Sin embargo, ambos factores relacionados con el sendero no influyeron significativamente en la riqueza y cobertura de exóticas. La densidad de heces del ganado, un indicador del uso del hábitat por parte de los herbívoros domésticos, favoreció la ocurrencia, la riqueza y la cobertura de las especies exóticas (Fig. 2.5 c, d, e; Material suplementario, Tabla S2.5, S2.6). La composición de la comunidad residente, representada por el eje NMDS1, tuvo un efecto significativo sobre la ocurrencia y la riqueza de las exóticas, mostrando un incremento con el aumento del valor del eje NMDS1. Los valores más altos del eje NMDS1 corresponden al Cordón del Plata, habiendo más ocurrencia y riqueza de exóticas por parcela en esta zona que en Aconcagua. El eje NMDS1 no tuvo ninguna influencia en la cobertura (Fig. 2.5 f, g; Material suplementario, Tabla S2.6). El eje NMDS2, que representa principalmente la variación de la composición de especies dentro del área protegida, no tuvo un efecto significativo en las variables de respuesta analizadas. La cobertura de arbustos favoreció la riqueza de exóticas, pero no tuvo un efecto significativo sobre la presencia y la cobertura (Fig. 2.5 h; Material suplementario, Tabla S2.5). Finalmente, la elevación se correlacionó negativamente con la riqueza y la cobertura, pero no influyó en la presencia de exóticas (Fig. 2.5 i, j; Material suplementario, Tabla S2.5 y S2.6).

La distancia al inicio del sendero tuvo el mayor efecto sobre la ocurrencia de especies exóticas, seguido del NMDS1, la densidad de heces y la distancia al sendero. La elevación y el NMDS1 tuvieron los mayores efectos sobre la riqueza de especies exóticas, mientras que la cobertura de arbustos y la densidad de heces tuvieron menor efecto (Material suplementario, Tabla S2.5). La elevación fue la variable con el efecto de mayor magnitud sobre la cobertura de exóticas (Material suplementario, Tabla S2.6).

La densidad de heces de herbívoros no varió en función de la distancia al borde del sendero ni al inicio del mismo (Tabla S2.7).

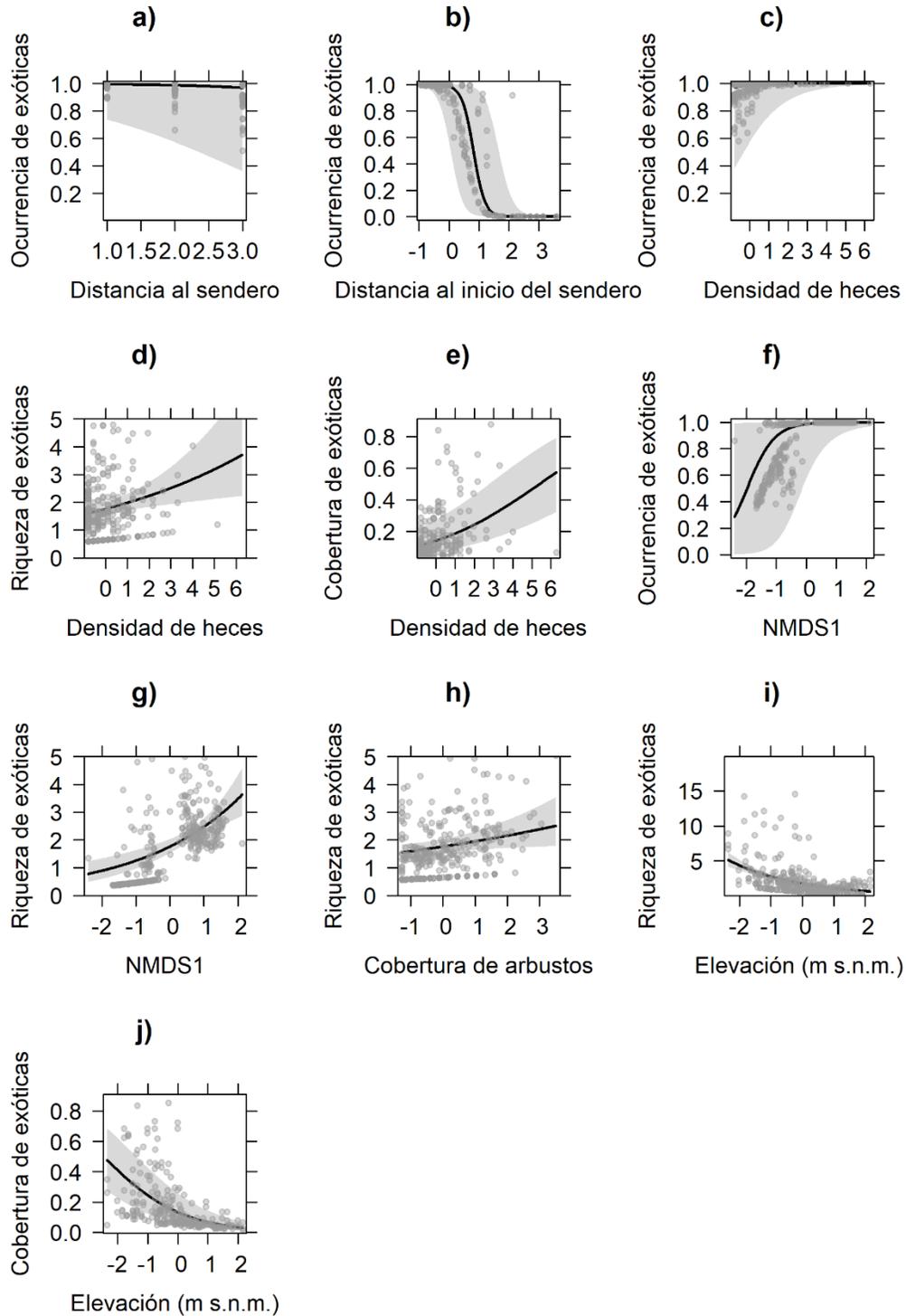


Figura 2. 5. Gráficos de efectos parciales de las variables predictoras de efecto fijo (escaladas a una media de cero y una desviación estándar de uno) para la presencia, la riqueza y la cobertura de exóticas. Los puntos representan las parcelas muestreadas, las áreas sombreadas alrededor de las líneas de regresión sus intervalos de confianza del 0,95%.

Discusión

A partir de esta investigación encontré que los senderos recreativos en los Andes áridos de Mendoza juegan un papel clave en la determinación de la ocurrencia de plantas exóticas. Este efecto puede deberse tanto al aumento de las perturbaciones como a la mayor presión de propágulos asociada a la concentración de flujo humano. El hecho de que la densidad de heces no se modifica significativamente con la distancia al sendero, sugiere que el efecto observado de la distancia al sendero puede estar más relacionado con la circulación de personas que con el efecto del ganado. Encontré una mayor ocurrencia de exóticas cerca del inicio de los senderos, los cuales se encuentran junto a caminos con gran tránsito vehicular. Esto puede deberse a que los bordes de los caminos representan importantes fuentes de propágulos de plantas exóticas en entornos de montaña (Pauchard & Alaback 2004; Lembrechts *et al.* 2017; Haider *et al.* 2018). También observé una mayor ocurrencia de exóticas en los bordes del sendero en comparación con las parcelas interiores. Este último resultado podría deberse a la liberación competitiva y/o a un aumento de la presión de los propágulos, dos factores comúnmente asociados a las perturbaciones asociadas a infraestructura de tránsito humano. Sin embargo, la cobertura media de plantas nativas y la riqueza de plantas nativas fueron similares entre las parcelas de los bordes de los senderos y las parcelas interiores, lo que sugiere que la liberación competitiva entre plantas nativas y exóticas no explica la distribución de estas últimas en mi área de estudio. En cambio, la presión de los propágulos resultante del tráfico de personas (Pickering & Mount 2010) puede ser más importante.

Aunque los senderos influyeron en la ocurrencia de especies exóticas, al contrario de lo que esperaba, no afectaron a la riqueza y la cobertura de las especies exóticas. Esta observación sugiere que cuando las especies exóticas están presentes, no muestran diferencias en la riqueza y cobertura a diferentes distancias del sendero. Este resultado podría explicarse en parte por las características de mi zona de estudio, que incluye una vegetación sin árboles dominada por arbustos bajos y escasos, pastos y hierbas que no impiden el uso disperso por parte de visitantes y animales (Leung 2012; Barros & Pickering 2017; Barros *et al.* 2020). El uso disperso, es decir, el tránsito de personas y animales domésticos en la zona más allá de la traza del sendero (D'Antonio & Monz 2016), podría extender la perturbación y la dispersión de semillas y establecimiento de exóticas más allá de los límites de los senderos, lo que podría explicar por qué no encontré disminuciones significativas en la riqueza y la cobertura de exóticas con el aumento de la distancia del sendero. Esta conclusión se ve apoyada, en parte, por la falta de correlación entre la distancia al sendero y la densidad de heces del ganado, lo que sugiere que el ganado no se limita a los senderos.

Estos resultados contrastan con los encontrados por Liedtke *et al.* (2020) en los bosques de los Andes del centro-sur de Chile, que informaron una mayor riqueza y cobertura de exóticas cerca del sendero. Este contraste podría deberse a las diferencias en los patrones de uso recreativo y de pastoreo de ganado en ambas

regiones, resultante de la cobertura vegetal diferente. Es esperable que los usuarios de los senderos permanezcan más cerca del sendero en los bosques, que en la vegetación baja de la estepa altoandina en mi región de estudio.

En relación al ganado doméstico, encontré que el mismo afectaba a la presencia, la riqueza y la cobertura de las plantas exóticas. Se conoce que el ganado puede favorecer las invasiones de plantas a través de diferentes mecanismos, transportando semillas a través de su pelaje y heces (Ansong & Pickering 2013), y generando microhábitats favorables para las exóticas, incluyendo mayor disponibilidad de nutrientes y humedad del suelo en los montículos de heces (Loydi & Zalba 2009; Quinn *et al.* 2010). De hecho, se ha demostrado que muchas de las especies exóticas abundantes en mi zona de estudio germinan en a partir de heces de caballo, incluyendo *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*, *Convolvulus arvensis*, *Poa annua*, y *P. pratensis* (Material suplementario, Tabla S2.3) (Ansong & Pickering 2013; Dacar *et al.* 2019). Por otra parte, las perturbaciones del pastoreo alteran los suelos y afectan a la composición y estructura de la comunidad vegetal, favoreciendo a las especies exóticas (Vavra *et al.* 2007; Törn *et al.* 2010; Ansong & Pickering 2013). Por lo tanto, las perturbaciones del ganado pueden dar lugar a una retroalimentación positiva entre las semillas que dispersan en el suelo, el aporte de nutrientes y las perturbaciones por pisoteo (Wells & Lauenroth 2007), todo lo cual favorece el establecimiento, la riqueza y la cobertura de las plantas exóticas. La cuantificación de la magnitud del efecto de las posibles funciones del ganado (ej. dispersión de propágulos, agente perturbador por el pisoteo y el pastoreo) sobre la ocurrencia, la riqueza y la abundancia, así como los posibles efectos sinérgicos con el pisoteo humano, podría proporcionar información valiosa para la gestión del hábitat, pero requiere un enfoque experimental específico.

Estudios previos sobre la resistencia biótica, muestran que el éxito de las exóticas varía según la composición de la vegetación nativa (por ejemplo, Milbau *et al.* 2013; Pollnac & Rew 2014; Alexander *et al.* 2016). Mis resultados indican que la ocurrencia y riqueza de exóticas aumentaron con valores más altos de NMDS1. Este eje representa cambios en la composición de las plantas nativas correlacionados con las precipitaciones y separa los sitios en dos grupos, Cordón del Plata y Parque Aconcagua. Las comunidades vegetales del Cordón del Plata, un área con mayor riqueza nativa (83 especies nativas en Aconcagua vs 140 en el Parque Cordón del Plata), tuvieron también mayor riqueza de especies exóticas por parcela que las de Aconcagua. Esto probablemente se deba a que la región de la Cordillera Frontal, además de las precipitaciones invernales provenientes del pacífico, posee un aporte adicional de precipitaciones estivales de origen Atlántico (Hoke *et al.* 2013; Crespo *et al.* 2017), proveyendo una fuente de humedad adicional en la temporada de crecimiento de las plantas. Además, tanto el patrón general como el observado en los senderos de la Cordillera Principal y en los de la Cordillera Frontal, indican que hay una correlación positiva entre la riqueza de exóticas y de nativas por parcela, sugiriendo que mientras mayor es la riqueza de nativas hay mayor riqueza de exóticas

por parcela. Este patrón coincide con estudios a gran escala espacial (Davies *et al.* 2005; Peng *et al.* 2019) en donde han observado que esta correlación positiva puede estar asociada a una mayor heterogeneidad espacial en los paisajes lo que permite sustentar más especies tanto nativas como exóticas (Davies *et al.* 2005), o a que la dureza ambiental reduce la importancia de la competencia como fuerza estructurante de la comunidad (Davies *et al.* 2005; Peng *et al.* 2019). Una limitación de mi estudio es que no puedo establecer una relación mecanicista causal entre la composición nativa y el éxito de las especies exóticas, dado que tanto las especies nativas como las exóticas pueden responder a las diferencias subyacentes en las condiciones climáticas -u otros parámetros- entre ambos parques. Se requieren de más estudios experimentales y observacionales a lo largo de los gradientes de estrés en la región para desentrañar los posibles mecanismos (por ejemplo, alelopatía, facilitación, competencia) por los que la composición nativa podría afectar al éxito de las exóticas en estas regiones.

Sin embargo, en base a mis datos observacionales, detecté una correlación positiva entre la cobertura de arbustos nativos y la riqueza de especies exóticas, sugiriendo una interacción facilitadora como se ha reportado en otros estudios en los Andes áridos y otros ambientes estresantes (Bruno *et al.* 2003; Cavieres *et al.* 2005; Badano *et al.* 2007; von Holle 2013; Lucero *et al.* 2019). Por ejemplo, se ha reportado que uno de los arbustos nativos más abundantes en nuestra región de estudio, *Azorella monantha*, facilita el establecimiento de especies exóticas en los Andes de Chile, ya que esta especie proporciona microhábitats adecuados (por ejemplo, variaciones de temperatura más suaves, mayor disponibilidad de nutrientes, mayor humedad del suelo) que favorecen el establecimiento de especies exóticas (Cavieres *et al.* 2005, 2007). Las interacciones positivas podrían resultar en una mayor vulnerabilidad a la invasión de plantas en los Andes áridos en comparación con las montañas con cobertura forestal la cual puede actuar como barrera potencial para el establecimiento de plantas exóticas, como se ha observado en otras regiones (Averett *et al.* 2016; McDougall *et al.* 2018; Liedtke *et al.* 2020).

Por último, mientras que la ocurrencia de exóticas se mantuvo sin cambios con la elevación, la riqueza y la cobertura de exóticas disminuyeron significativamente. Este resultado coincide en gran medida con los de otros estudios en los Andes y otras regiones montañosas del mundo (Barros *et al.* 2014a; Alexander *et al.* 2016; Averett *et al.* 2016; Yang *et al.* 2018; Liedtke *et al.* 2020). En mi región de estudio, la elevación constituye un fuerte filtro ambiental, asociado al descenso de la temperatura y al aumento de la radiación solar, los vientos y el permafrost en los suelos (Trombotto *et al.* 1997; Kömer 2007; Roig *et al.* 2007). El aumento gradual del estrés ambiental con la elevación puede reducir la cobertura y la riqueza de especies exóticas a gran altura. Sin embargo, dos especies, *Taraxacum officinale* y *Cerastium arvense*, aparecieron hasta la mayor elevación relevada. Se conoce que estas especies tienen una amplia tolerancia ecológica debido a su gran plasticidad fenotípica (Quiroga *et al.* 2002; Molina-Montenegro *et al.* 2012) y se encuentran entre las especies de plantas

exóticas más invasivas a nivel mundial en las montañas (Seipel *et al.* 2012). *Taraxacum officinale* muestra una morfología foliar y rasgos fisiológicos plásticos en respuesta a las variaciones en la disponibilidad de luz; por ejemplo, en entornos montañosos las hojas tienen ángulos más amplios que pueden proporcionar una mayor protección contra el aumento de la intensidad de la luz. Esta estrategia puede ayudar a mantener un alto rendimiento fisiológico en las montañas, facilitando su invasión en estos entornos (Molina-Montenegro *et al.* 2012). A su vez, *C. arvense* tiende a producir flores más grandes en entornos alpinos en comparación con las zonas de tierras bajas, probablemente porque las flores más grandes y atractivas compensan la menor actividad y abundancia de polinizadores a mayor altura (Quiroga *et al.* 2002). Futuros estudios deberían profundizar sobre las diferentes estrategias de adaptación de las especies que no están limitadas por los filtros ambientales que operan en mi zona de estudio.

Conclusiones

Encontré que las plantas exóticas en los Andes centrales áridos aparecen a lo largo de todo el gradiente de elevación hasta los límites superiores de la vegetación; por lo tanto, incluso las áreas de gran elevación con condiciones climáticas extremas experimentan invasiones de plantas. En mi estudio también encontré que las perturbaciones causadas por las personas que circulan por los senderos de montaña y el ganado desempeñan un papel fundamental en las invasiones de plantas exóticas en la región. Desentrañar la influencia de las personas y de los herbívoros domésticos en las invasiones de plantas contribuye no sólo a comprender el proceso de invasión, sino también a desarrollar acciones de gestión para minimizar la expansión de las plantas exóticas en entornos montañosos relativamente poco perturbados. Como posibles acciones de gestión, sugiero delimitar los senderos y campamentos formalmente y proporcionar información a los visitantes para reducir el impacto del pisoteo fuera de los senderos. Además, la gestión del ganado para limitar el uso del hábitat y el tránsito concentrado en los senderos existentes debería ser una estrategia clave, ya que el pisoteo y el pastoreo intensivos fuera de los senderos pueden aumentar la riqueza y la cobertura de plantas exóticas en estos entornos con alto valor de conservación.

En el escenario actual de cambio climático y aumento de la presión humana sobre las montañas, es imperativo implementar investigaciones colaborativas utilizando protocolos estandarizados como los de la Red de Investigación de Invasiones de Montaña (MIREN) (Liedtke *et al.* 2020; Haider *et al.* 2021) y la Iniciativa de Investigación de Observación Global en Ambientes Alpinos (GLORIA) para entender los procesos que gobiernan las invasiones de plantas y la redistribución de especies a escala local y global.

Material Suplementario – Capítulo 2

Tabla S2.1. Principales propiedades de los senderos incluidos en mi estudio en los Andes áridos de Argentina. Las especies exóticas representaron el 9-29% de las plantas registradas en cada sendero. Nombre del área protegida a la que pertenece el sendero, rango de elevación (m s.n.m.), longitud del sendero (km) y ancho promedio del sendero (m), riqueza de especies de plantas nativas y exóticas, y proporción de especies de plantas exóticas sobre el total de especies de plantas (%), para cada sendero estudiado.

Nombre del sendero	Área protegida	Elevación más baja	Elevación más alta	Long. del sendero	Ancho medio	Riqueza de nativas	Riqueza de exóticas	Proporción de exóticas
Qda. de Horcones	Aconcagua	2872	3517	12,7	7,6	36	6	13
Qda. de Vacas	Aconcagua	2417	3090	19,4	1,1	52	22	29
Qda. de Vargas	Aconcagua	2641	3263	6,2	0,64	38	7	15
Piedra Grande	Cordón del Plata	2828	3579	4,4	1,9	73	10	12
Morro Negro	Cordón del Plata	2561	3200	3,6	0,9	77	16	17
Lomas Blancas	Cordón del Plata	2824	3460	2,72	1,2	70	7	9

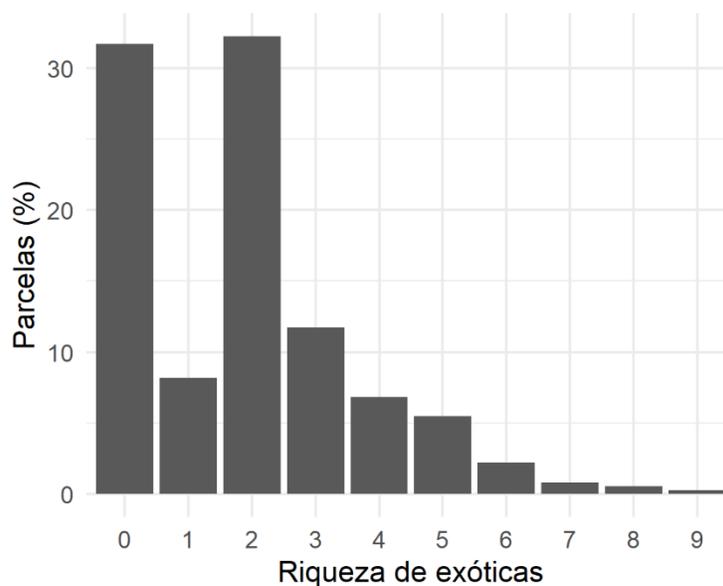


Figura S2. 1. Distribución de la frecuencia de la riqueza de especies exóticas a nivel de parcela, que muestra que el 32% de las parcelas no contenían especies exóticas.

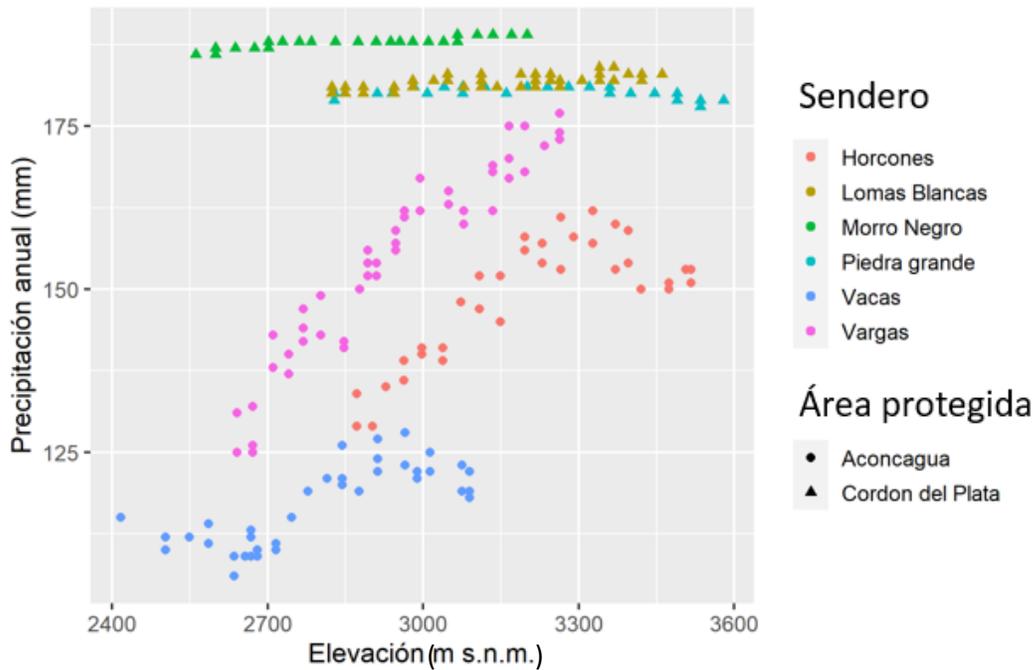


Figura S2.2 Precipitación media anual en función de la elevación (período 1979-2013) obtenida de la base de datos climáticos globales CHELSA <https://chelsa-climate.org/about/> y reducido a una resolución de 1,2 arcosegundos, con un tamaño de mosaico de aproximadamente 90 m². Los senderos ubicados en la Cordillera principal en el Parque Provincial Aconcagua (Vargas, Vacas y Horcones) mostraron una clara relación positiva entre la elevación y la precipitación, mientras que para los senderos en el lado oriental de la Cordillera Frontal, en el Parque Provincial Cordón del Plata la precipitación fue casi la misma a lo largo del gradiente de elevación (Lomas Blancas, Piedra Grande y Morro Negro). Los diferentes patrones de precipitación a lo largo del gradiente de elevación entre ambas áreas se explican probablemente por las diferentes contribuciones relativas de las fuentes de humedad del Atlántico y del Pacífico de este a oeste.

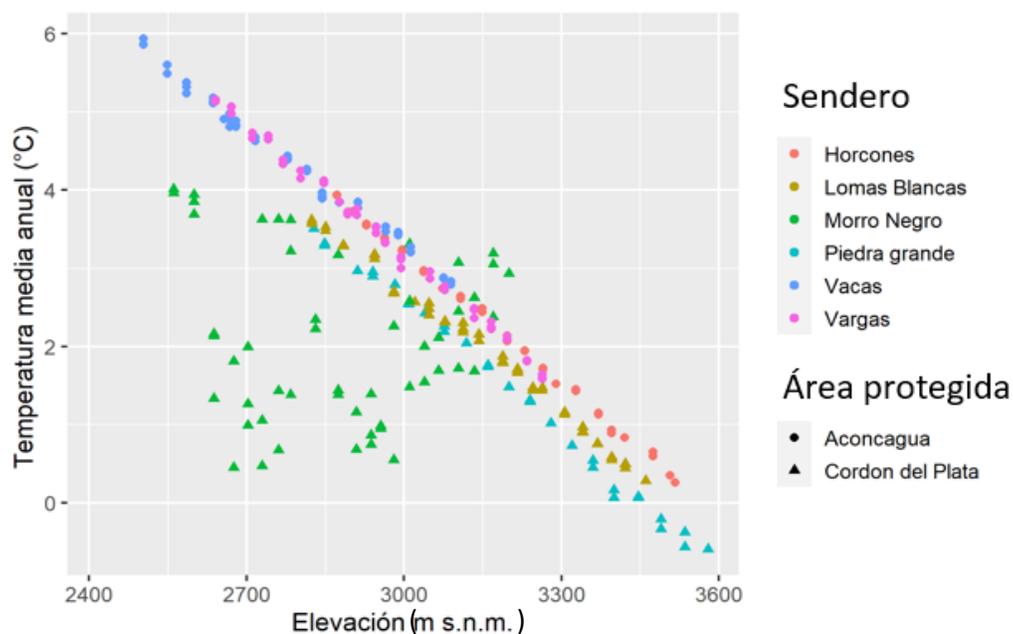


Figura S2.3. Temperatura media anual en función de la altitud (período 1979-2013) obtenida de la base de datos climáticos globales CHELSA <https://chelsa-climate.org/about/> y reducido a una resolución de 1,2 arcosegundos, con un tamaño de mosaico de aproximadamente 90 m².

Tabla S2.2. Número de especies exóticas estudiadas por familia botánica.

Familia	N° de especies
Brassicaceae	10
Asteraceae	6
Fabaceae	5
Poaceae	5
Plantaginaceae	3
Polygonaceae	3
Caryophyllaceae	2
Chenopodiaceae	1
Convolvulaceae	1
Geraniaceae	1
Malvaceae	1
Rosaceae	1
Scrophulariaceae	1
Tamaricaceae	1

Tabla S2.3. Lista de especies exóticas identificadas en los senderos, cobertura en relación con la cobertura total de la vegetación (%), número y porcentaje (frecuencia) de parcelas en las que aparecen y su forma de crecimiento.

Nombre de la especie	Cobertura relativa al total (%)	Nº de parcela	Frecuencia (%)	Forma de crecimiento
<i>Taraxacum officinale</i> (*) (+)	6,20	189	52,5	Hierba
<i>Cerastium arvense</i> (+)	3,95	183	50,8	Hierba
<i>Trifolium repens</i> (*) (+)	2,83	41	11,4	Hierba
<i>Convolvulus arvensis</i> (*) (+)	1,13	35	9,7	Hierba
<i>Rumex acetosella</i> (*) (+)	0,89	62	17,2	Hierba
<i>Poa annua</i> (*)	0,36	4	1,1	Hierba
<i>Poa pratensis</i> (*) (+)	0,22	8	2,2	Hierba
<i>Sisymbrium irio</i>	0,21	18	5,0	Hierba
<i>Plantago lanceolata</i> (*) (+)	0,18	7	1,9	Hierba
<i>Medicago sativa</i> (*)	0,12	5	1,4	Hierba
<i>Salsola kali</i>	0,12	3	0,8	Hierba
<i>Sisymbrium altissimum</i>	0,10	11	3,1	Hierba
<i>Arenaria serpyllifolia</i> (*) (+)	0,08	19	5,3	Hierba
<i>Malva neglecta</i>	0,07	9	2,5	Hierba
<i>Camelina microcarpa</i>	0,07	10	2,8	Hierba
<i>Alyssum alyssoides</i>	0,06	9	2,5	Hierba
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> (*)	0,06	3	0,8	Hierba
<i>Hirschfeldia incana</i> (*)	0,05	7	1,9	Hierba
<i>Lactuca serriola</i> (+)	0,04	10	2,8	Hierba
<i>Rosa rubiginosa</i> (*) (+)	0,04	2	0,6	Arbusto
<i>Erodium cicutarium</i> (*) (+)	0,03	9	2,5	Hierba
<i>Diptotaxis tenuifolia</i>	0,02	2	0,6	Hierba
<i>Eruca vesicaria</i>	0,02	2	0,6	Hierba
<i>Verbascum thapsus</i> (*) (+)	0,02	3	0,8	Hierba
<i>Sisymbrium orientale</i>	0,02	3	0,8	Hierba
<i>Carduus thoermeri</i>	0,01	4	1,1	Hierba
<i>Sonchus asper</i>	0,01	3	0,8	Hierba
<i>Tragopogon dubius</i> (+)	0,01	4	1,1	Hierba
<i>Melilotus albus</i> (*)	0,01	2	0,6	Hierba
<i>Sinapis arvensis</i>	0,01	3	0,8	Hierba
<i>Agrostis scabra</i>	0,01	1	0,3	Hierba
<i>Medicago lupulina</i> (*) (+)	0,01	2	0,6	Hierba
<i>Medicago minima</i> (*)	0,01	2	0,6	Hierba

<i>Avena sativa</i> (*)	0,01	1	0,3	Hierba
<i>Cirsium vulgare</i> (+)	0,01	1	0,3	Hierba
<i>Polygonum aviculare</i> (*) (+)	0,01	1	0,3	Hierba
<i>Polypogon monspeliensis</i>	0,01	1	0,3	Hierba
<i>Rumex conglomeratus</i> (*)	0,01	1	0,3	Hierba
<i>Tamarix ramosissima</i>	0,01	1	0,3	Arbusto
<i>Veronica peregrina</i> (*)	0,01	1	0,3	Hierba
<i>Veronica persica</i>	0,01	1	0,3	Hierba

(*) Especies con potencial para germinar a partir de heces de caballo (Ansong y Pickering 2013; Dacar et al. 2019). (+) Especies que se encuentran entre las 50 especies de plantas exóticas más frecuentes en las montañas de todo el mundo (Seipel et al. 2012). Se indican en negrita las especies que no han sido citadas en publicaciones científicas publicadas previamente para la zona de estudio (Méndez 2009; Barros y Pickering 2014).

Tabla 2.4. Correlación entre riqueza nativa y exótica, por sendero, por Cordillera e incluyendo todos los senderos juntos (método Spearman).

Sendero	rho	p-value
Lomas Blancas	0.4088075	0.001183
Piedra Grande	0.1957903	0.1338
Morro Negro	0.001459	0.3926167
Quebrada de Horcones	0.6810171	2.128e-09
Quebrada de Vacas	0.2510971	0.05297
Quebrada de Vargas	0.2326781	0.07361
Cordillera Principal	0.3720468	2.71e-07
Cordillera Frontal	0.3592734	5.895e-07
Todos los senderos	0.6924833	< 2.2e-16

Tabla S2.5. Resumen del modelo lineal mixto generalizado de dos partes para la **riqueza y ausencia de exóticas**. El modelo con distribución de Poisson truncada corresponde a los valores de riqueza $y > 0$. El modelo con distribución binomial corresponde a la probabilidad de que se observe un valor $y = 0$.

<i>Predictores</i>	Modelo con distribución Poisson			Modelo con distribución binomial		
	RIQUEZA DE EXÓTICAS			AUSENCIAS DE EXÓTICAS		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	0,57	0,42 – 0,71	<0,001	-6,05	-10,45 – -1,64	0,007
Elevación	-0,46	-0,56 – -0,35	<0,001	-	-	-
Distancia al inicio del sendero	-	-	-	5,29	3,37 – 7,21	<0,001
Parcela	-	-	-	0,88	0,15 – 1,61	0,018
Densidad de heces	0,12	0,04 – 0,20	0,004	-1,02	-1,66 – -0,38	0,002
Cobertura de arbustos	0,10	0,02 – 0,19	0,021	-	-	-
NMDS1	0,34	0,20 – 0,48	<0,001	-2,16	-3,88 – -0,45	0,014
Observaciones	360					
AIC	839,4					

Tabla S2.6. Resumen del modelo lineal mixto generalizado de dos partes para la **cobertura y la ausencia de exóticas**. El modelo con distribución Beta corresponde a los valores de cobertura $y > 0$. El modelo con distribución binomial corresponde a la probabilidad de que se observe un valor $y = 0$.

<i>Predictores</i>	Modelo con distribución Beta			Modelo con distribución binomial		
	COBERTURA DE EXÓTICAS			AUSENCIA DE EXÓTICAS		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	-1,89	-2,72 – -1,06	<0,001	-6,05	-10,45 – -1,64	0,007
Elevación	-0,76	-0,92 – -0,61	<0,001	-	-	-
Distancia al inicio del sendero	-	-	-	5,29	3,37 – 7,21	<0,001
Parcela	-	-	-	0,88	0,15 – 1,61	0,018
Densidad de heces	0,33	0,24 – 0,43	<0,001	-1,02	-1,66 – -0,38	0,002
Cobertura de arbustos	-	-	-	-	-	-
NMDS1	-	-	-	-2,16	-3,88 – -0,45	0,014
Observaciones	360					
AIC	-282,512					

Tabla S2.7. Resumen del Modelo Lineal Mixto Generalizado para la densidad de heces de ganado en función de la distancia al borde del sendero (Parcela) y la distancia al inicio del sendero.

Densidad de heces			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	1,10	0,67 – 1,54	<0,001
Distancia al inicio del sendero	-0,13	-0,32 – 0,05	0,158
Parcela	0,04	-0,09 – 0,18	0,537
Observaciones	360		

Tabla S2.8. Valores AIC de los modelos Mixtos Lineales Generalizados de dos partes para la riqueza de especies de plantas exóticas.

Variables predictoras de efectos fijos	AIC	Likelihood ratio test
Poisson: Elevación + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS1 + NMDS2 Binomial: Elevación + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS1 + NMDS2	842,1	0,74
Poisson: Elevación + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS1 Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + NMDS1	833,6	
Poisson: Temperatura media + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS1 + NMDS2 Binomial: Temperatura media + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS1 + NMDS2	855,9	0,51
Poisson: Temperatura media + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS2 Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + NMDS1	849,2	
Poisson: Temperatura mínima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS1 + NMDS2 Binomial: Temperatura mínima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS1 + NMDS2	856,3	0,49
Poisson: Temperatura mínima + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS2 Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + NMDS1	849,7	
Poisson: Temperatura máxima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS1 + NMDS2 Binomial: Temperatura máxima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS1 + NMDS2	856,6	0,47
Poisson: Temperatura máxima + Heces + Cobertura de arbustos + NMDS2 Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + NMDS1	850,2	
Poisson: Elevación + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación Binomial: Elevación + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación	845,8	0,53
Poisson: Elevación + Distancia al inicio del sendero + Heces + Precipitación Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces	840	
Poisson: Temperatura media + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación Binomial: Temperatura media + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación	866,8	0,25

Poisson: Temperatura media + Heces + Cobertura de arbustos	863,7	
Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces		
Poisson: Temperatura mínima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación	866,8	0,21
Binomial: Temperatura mínima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación		
Poisson: Temperatura mínima + Heces + Cobertura de arbustos	863,1	
Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces		
Poisson: Temperatura máxima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación	866,3	0,16
Binomial: Temperatura máxima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación		
Poisson: Temperatura máxima + Heces + Cobertura de arbustos	863,7	
Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces		

* El AIC de los mejores modelos se indica en negrita. Las variables altamente correlacionadas no se incluyeron juntas, los modelos con las diferentes combinaciones se indican en gris y en blanco el caso particular eliminando las variables que no fueron significativas.

Tabla S2.9. Valores AIC de los modelos de efectos Mixtos Lineales Generalizados de dos partes para la cobertura de especies exóticas.

Variables predictoras de efectos fijos	AIC	Likelihood ratio test
Beta: Elevación + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ NMDS1 + NMDS2 Binomial: Elevación + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ NMDS1 + NMDS2	-279,9	0,09
Beta: Elevación + Heces Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + NMDS1	-282,5	
Beta: Temperatura media + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ NMDS1 + NMDS2 Binomial: Temperatura media + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ NMDS1 + NMDS2	-233,2	0,71
Beta: Distancia al inicio del sendero + Heces + NMDS2 Binomial : Distancia al inicio del sendero+ Parcela + Heces + NMDS1	-228,6	
Beta: Temperatura mínima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ NMDS1 + NMDS2 Binomial: Temperatura mínima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ NMDS1 + NMDS2	-233,2	0,70
Beta: Distancia al inicio del sendero + Heces + NMDS2 Binomial: Distancia al inicio del sendero+ Parcela + Heces + NMDS1	-228,6	
Beta: Temperatura máxima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ NMDS1 + NMDS2 Binomial: Temperatura máxima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ NMDS1 + NMDS2	-233,2	0,70
Beta: Distancia al inicio del sendero + Heces + NMDS2 Binomial: Distancia al inicio del sendero+ Parcela + Heces + NMDS1	-228,6	
Beta: Elevación + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ Precipitación Binomial: Elevación + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ Precipitación	-272,2	0,72
Beta: Elevación + Heces + Precipitación Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces	-280,5	
Beta: Temperatura media + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación Binomial: Temperatura media + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ Precipitación	-226,9	0,70
Beta: Distancia al inicio del sendero + Heces	-220,3	

Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces

Beta: Temperatura mínima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos + Precipitación		
Binomial: Temperatura mínima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ Precipitación	-226,3	0,72
Beta: Distancia al inicio del sendero + Heces	-220,3	
Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces		
Beta: Temperatura máxima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ Precipitación		
Binomial: Temperatura máxima + Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces + Cobertura de arbustos+ Precipitación	-226,9	0,70
Beta: Distancia al inicio del sendero + Heces		
Binomial: Distancia al inicio del sendero + Parcela + Heces	-220,3	

* El AIC de los mejores modelos se indica en negrita. Las variables altamente correlacionadas no se incluyeron juntas, los modelos con las diferentes combinaciones se indican en gris y en blanco el caso particular eliminando las variables que no fueron significativas.

Capítulo 3

Senderos turísticos de montaña y su impacto sobre una planta facilitadora y la biodiversidad asociada

Resumen

La facilitación entre especies vegetales puede contribuir a sostener la diversidad y a favorecer los procesos de invasión de plantas exóticas en las montañas. La importancia de esta interacción puede variar a lo largo de los gradientes de estrés y puede verse afectada por el disturbio antrópico. En este capítulo busqué evaluar el efecto de la distancia a un sendero de montaña sobre la especie en cojín *Azorella monantha*, y sobre las interacciones entre estos cojines y otras plantas, nativas y exóticas, a lo largo del gradiente de elevación. En parcelas circulares pareadas de cojín-espacios abiertos, realicé un relevamiento sistemático a lo largo de un sendero entre los 2800 y los 3570 m s.n.m., midiendo cerca y lejos del sendero, en el Parque Provincial Cordón del Plata. Registré la riqueza y la abundancia de especies nativas y exóticas, el tamaño del cojín y el porcentaje de daño superficial, estimé la diversidad de nativas y la magnitud del efecto de los cojines sobre la abundancia de nativas y exóticas mediante el Índice de Interacción Relativa. Empleé modelos lineales generalizados para evaluar si estas variables cambian con la distancia al sendero, entre cojín-espacio abierto y con la elevación. Encontré que la cercanía al sendero impactó negativamente en el tamaño y aumentó el daño superficial de los cojines, además, cerca del sendero la riqueza, diversidad y abundancia de especies nativas fue menor tanto dentro del microhábitat creado por los cojines como fuera. Sin embargo, la magnitud de las interacciones entre *A. monantha* y el resto de la comunidad fue igual cerca y lejos del sendero. Encontré que los efectos positivos en las abundancias predominaron hasta elevaciones medias para las nativas y en elevaciones bajas para las exóticas, y que al aumentar la elevación dominaron los efectos negativos. La riqueza y la diversidad de nativas fueron menores en los cojines, aunque algunas especies nativas solo ocurrieron asociadas a cojines. Los cojines no influyeron sobre la riqueza de exóticas. Mis resultados contribuyen a

comprender los procesos que influyen en el mantenimiento de la diversidad de los ambientes de montaña a escalas locales.

Introducción

La facilitación entre plantas ocurre cuando una especie, llamada nodriza o facilitadora, genera mejores condiciones para el establecimiento y crecimiento de otras especies de plantas (Callaway 2007). Los efectos positivos pueden deberse a la disminución del estrés abiótico, la mejora de las relaciones planta-polinizador, el atrapamiento de semillas, la mayor disponibilidad de recursos en el suelo, la protección frente herbívoros o reducción de la competencia (Arroyo *et al.* 2003; Llambí *et al.* 2020; Cavieres 2021). En ambientes estresantes como los desiertos y los ecosistemas montañosos, la facilitación mantiene la diversidad y puede ser un mecanismo importante en los procesos de invasión por plantas exóticas (Cavieres *et al.* 2007, 2008, 2014; Bulleri *et al.* 2008; Butterfield *et al.* 2013; Lucero *et al.* 2019, 2020; Llambí *et al.* 2020; Cavieres 2021). Sin embargo, las interacciones entre especies pueden cambiar a lo largo de los gradientes de estrés y la facilitación puede romperse con altos niveles de estrés abiótico (Brooker & Callaghan 1998; Michalet *et al.* 2006).

En los ecosistemas de montaña, la elevación constituye un gradiente de severidad ambiental a lo largo del cual pueden variar las interacciones entre las especies (Bertness & Callaway 1994; Körner 2007). Las limitaciones ambientales asociadas a las temperaturas invernales extremas, las cortas temporadas de crecimiento, la alta radiación ultravioleta, la baja disponibilidad de nutrientes y baja presión de CO₂, se vuelven más extremas hacia elevaciones mayores (Körner 2007; Rundel & Millar 2016). En estos ambientes, de acuerdo a la hipótesis de gradiente estrés (Bertness & Callaway 1994), las interacciones de competencia dominarán en elevaciones bajas, donde las condiciones son menos estresantes físicamente, mientras que la facilitación dominará a mayores elevaciones debido al aumento del estrés abiótico (Callaway *et al.* 2002; Arroyo *et al.* 2003; Badano *et al.* 2007; Michalet *et al.* 2011; Cavieres *et al.* 2016; Paquette & Hargreaves 2021). La facilitación también puede disminuir en niveles muy altos de estrés tanto en elevaciones bajas o altas, ya sea asociados a gradientes de aridez (Maestre & Cortina 2004; Michalet *et al.* 2006; Kleinhesselink *et al.* 2014; Lucero *et al.* 2020) o de disminución de la temperatura (De Bello *et al.* 2011; Dvorský *et al.* 2013; Chardon *et al.* 2019). Esta disminución de la facilitación puede suceder debido a la competencia por recursos limitantes en condiciones muy extremas o a que, en otros casos, la mejora de las condiciones del microhábitat generado por las especies facilitadoras puede no ser suficiente en ambientes con condiciones climáticas extremadamente adversas (Holmgren & Scheffer 2010).

En los ambientes altoandinos muchas especies de plantas crecen en forma de cojín y tienen efectos positivos sobre la diversidad de las comunidades (por ejemplo, Nuñez *et al.* 1999; Arroyo *et al.* 2003; Cavieres *et al.* 2006, 2014; Cavieres & Badano 2009; Butterfield *et al.* 2013). Debido a la forma de crecimiento compacta

y la baja estatura, estas especies modifican ciertas características ambientales, como el contenido de humedad, de materia orgánica y de nutrientes, amortiguan los cambios extremos de temperatura respecto al entorno y brindan mayor protección frente al viento (Nuñez *et al.* 1999; Badano *et al.* 2007; Cavieres *et al.* 2007; Hupp *et al.* 2017; Llambí *et al.* 2020). Estas condiciones favorables facilitan el establecimiento, la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de varias especies de plantas, creando parches más diversos (Arroyo *et al.* 2003; Cavieres *et al.* 2016; Hupp *et al.* 2017), y pueden amortiguar los efectos negativos del cambio climático sobre otras especies (Anthelme *et al.* 2014). Por otro lado, viendo el “lado oscuro de la facilitación” (Lucero *et al.* 2019), las plantas en cojín pueden facilitar a las especies exóticas promoviendo su expansión, lo cual constituye una amenaza para la biodiversidad de los ecosistemas y los servicios que brindan (Vilà *et al.* 2011b; Simberloff *et al.* 2013; Cavieres 2021). En los Andes áridos de Chile, por ejemplo, se han reportado efectos positivos de algunas especies nodrizas en cojín sobre las especies exóticas *Taraxacum officinale* y *Cerastium arvense*, las cuales alcanzan mayores abundancias, supervivencia y reproducción (Cavieres *et al.* 2005, 2006, 2008; Badano *et al.* 2007, 2015). Estas plantas nodrizas han incluso permitido ampliar los rangos de distribución de algunas especies como *C. arvense*, que en ciertas elevaciones crece exclusivamente en los cojines de *Azorella monantha* (Badano *et al.* 2007). En los Andes de Venezuela, por ejemplo, los arbustos en cojín de la especie *Azorella julianii* aumentaron la densidad, el tamaño, el balance hídrico y la reproducción de *Rumex acetosella* (Hupp *et al.* 2017; Llambí *et al.* 2020).

Además del estrés debido a las condiciones climáticas, las perturbaciones humanas en los ecosistemas de montaña convierten a estos ambientes en entornos aún más estresantes para las plantas (Brooker & Callaghan 1998). Las actividades humanas tienen el potencial de modificar la composición de especies, la distribución y diversidad de plantas, el rango de distribución de las especies nativas y exóticas en gradientes de estrés abiótico (Lenoir *et al.* 2010; Turner 2010; Michalet *et al.* 2011; Lembrechts *et al.* 2017; Sandoya *et al.* 2017; Chardon *et al.* 2019). En los ecosistemas de montaña donde se desarrollan actividades turísticas y ganaderas, el tránsito a través de senderos y el pastoreo constituyen perturbaciones recurrentes (Barros *et al.* 2013; Ballantyne & Pickering 2015b). Dichas actividades pueden alterar las interacciones bióticas como la competencia al reducir la densidad de los competidores dominantes, y la facilitación al afectar la reproducción, la abundancia, el tamaño y la densidad de los facilitadores, aumentar la presencia de especies hospedadas dentro de los facilitadores, o si el daño es muy extremo, romper las interacciones facilitadoras (Michalet *et al.* 2011; Ballantyne & Pickering 2015b).

El uso y mantenimiento de los senderos degradan el suelo a través de la compactación y la erosión, reducen la cobertura, la diversidad y la altura de la vegetación nativa. También, la creación y tránsito en senderos utilizados por personas y animales de carga pueden alterar las interacciones entre especies (Lucas-Borja *et al.* 2011; Barros *et al.* 2013, 2020; Ballantyne & Pickering 2015b; Chardon *et al.* 2018, 2019) y los

procesos microbiológicos del suelo (Lucas-Borja *et al.* 2011), y pueden favorecer la ocurrencia de plantas exóticas como encontré en el Capítulo 2 de esta tesis y como también ha sido encontrado en otros estudios (Pickering & Mount 2010; Barros & Pickering 2014; Liedtke *et al.* 2020). Por lo tanto, los senderos constituyen factores de perturbación de intensidad relativamente alta en los ecosistemas de montaña (Barros & Pickering 2017; Chardon *et al.* 2018), cuyo efecto sobre las comunidades vegetales puede cambiar a lo largo de los gradientes de estrés abiótico (Chardon *et al.* 2019).

En los Andes áridos del centro de Argentina, una de las especies en cojín compacto más representativa y abundante es *Azorella monantha* (Apiaceae) (Méndez 2011), la cual facilita tanto especies nativas como exóticas, cumpliendo un rol modulador de las comunidades andinas (Arroyo *et al.* 2003; Cavieres *et al.* 2005, 2007). *A. monantha* es una especie endémica, perenne y de lento crecimiento (promedio de 1,52 cm/año) (Méndez 2011). En Argentina se distribuye desde San Juan hasta Tierra del Fuego (Instituto de Botánica Darwinion 2018), incluyendo sectores muy usados para la recreación y el turismo. En este capítulo busqué evaluar el efecto de un sendero de montaña usado por turistas y animales domésticos sobre el tamaño y la superficie dañada de *A. monantha*. Además, evalué las interacciones entre *A. monantha* y el resto de las especies nativas y exóticas a lo largo del gradiente de elevación abarcado por el sendero, y si el disturbio interfiere en dichas interacciones. Planteé las siguientes hipótesis y predicciones:

- 1) El tránsito en los senderos de montaña impacta sobre los cojines, modificando su tamaño y generando espacios en su superficie, siendo mayor el impacto a elevaciones bajas debido que el tránsito en los senderos suele disminuir con la elevación. Predije que los cojines serán más pequeños y tendrán más superficie dañada cerca del sendero y que la superficie dañada de los cojines será mayor a elevaciones bajas.
- 2) *A. monantha* facilita a especies nativas y exóticas debido a que mejora las condiciones para el crecimiento respecto al entorno. La facilitación aumenta cerca al sendero debido a que el daño generado permite el ingreso de propágulos de otras especies a los microhábitats generados por los cojines y también aumenta con la elevación debido al aumento del estrés abiótico.
Predije que la riqueza y la abundancia de nativas y de exóticas serán mayores dentro de los cojines respecto a los espacios abiertos y en los cojines cercanos al sendero respecto a los cojines alejados. Además, la riqueza y la abundancia disminuirán con la elevación, pero será más marcada en los espacios abiertos respecto a cojines. La magnitud del efecto positivo de *A. monantha* sobre la abundancia de nativas y exóticas aumentará cerca de los senderos y con la elevación.
- 3) Las interacciones entre nativas y exóticas que crecen dentro de cojines pueden ser diferentes respecto a las que ocurren en los espacios abiertos, ya que, al haber mejores condiciones de microhábitats en los cojines respecto a los espacios abiertos, en los cojines predominan las interacciones negativas. Por lo

tanto, predije que, dentro de los cojines, la riqueza y la abundancia de exóticas se verá afectada negativamente por la riqueza y la abundancia de nativas, pero esto no ocurriría en espacios abiertos.

Metodología

Área de estudio

Realicé este trabajo en el Parque Provincial Cordón del Plata, ubicado en los Andes Centrales, Mendoza, Argentina (Fig. 3.1). Relevé un sendero que constituye la ruta más transitada por el turismo ya que comienza en zona de refugios, atraviesa dos campamentos (Las Veguitas y Piedra Grande) y conduce a varios cerros de gran popularidad con cumbres entre los 4000 m s.n.m. y casi los 6000 m s.n.m. (Cerro Plata de 5968 m s.n.m.). Este sendero es informal, es decir que no ha sido diseñado profesionalmente y es utilizado tanto por caminantes como por el ganado doméstico.

En esta zona, entre los 2750 y 3600 m s.n.m., dominan las estepas arbustivas, representadas por cojines de *Azorella monantha* y *Adesmia subterránea* (Méndez 2004). Particularmente, *A. monantha* es la especie arbustiva que se mantiene a lo largo del todo el gradiente (obs. pers.) y posee tallos gruesos y estrechamente compactados que forma duros cojines planos o placas (caméfito reptante) y almohadillados (caméfito pulvinado) (Méndez 2011).

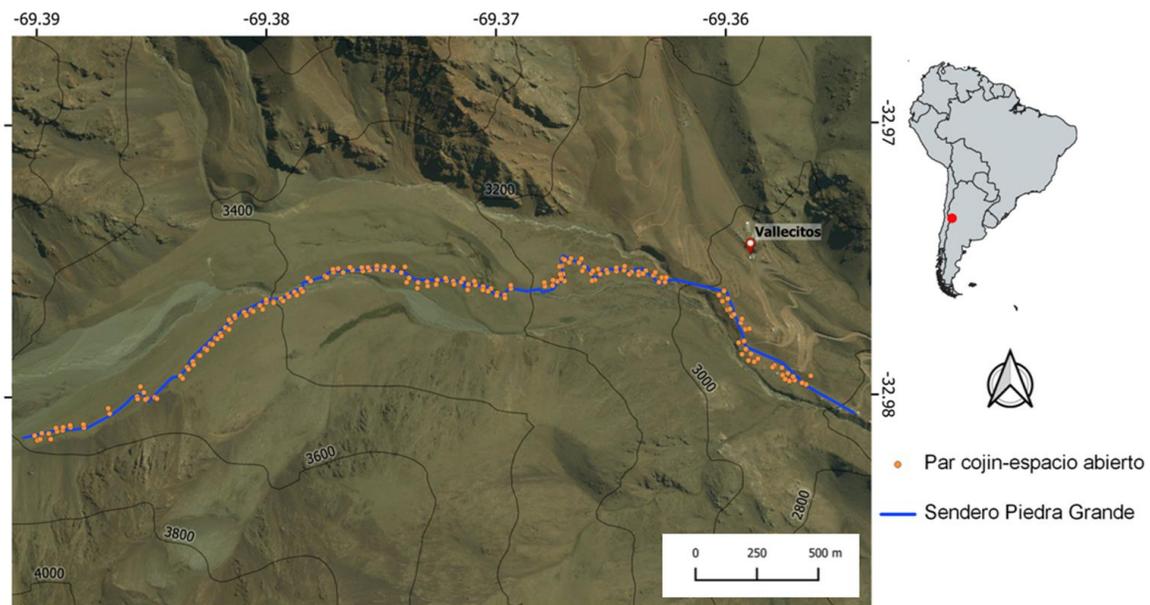


Figura 3. 1. Ubicación del sitio de estudio. Traza del sendero Piedra Grande ubicado en el Parque Provincial Cordón del Plata y ubicación de los sitios de muestreo. Cada punto representa un par cojín-espacio abierto. Imagen Bing Maps (Crédito de la Imágen: Hugo Debandi).

Muestreo

Realicé el relevamiento durante el mes de marzo de 2019 mediante un muestreo sistemático a lo largo del sendero, abarcando la distribución completa de *A. montantha* con respecto a la elevación, desde los 2800 m a los 3570 m s.n.m. donde la cobertura vegetal se vuelve muy escasa. Relevé una longitud total de 4,4 km de sendero. Cada 30 m ubiqué el cojín más cercano y tomé muestras pareadas cojín-espacio abierto, cerca del sendero (hasta 2 m desde el borde del sendero) y lejos (a partir de los 12 m desde el borde). Solo incluí cojines con un diámetro mayor a 40 cm. Utilizando un anillo para delimitar al azar una parcela circular de 40 cm de diámetro dentro de cada cojín, registré la riqueza de especies nativas y exóticas, la abundancia (conteo de individuos) y la cobertura de cada especie presente (Fig. 3.2). A su vez, utilizando un anillo de idéntico tamaño registré las mismas variables en un área abierta aledaña al cojín, también ubicado al azar entre los 10 y 50 cm del borde del cojín para que las condiciones determinadas por la microtopografía sean similares en cada par cojín - abierto. Luego, repetí las mismas mediciones en un par cojín-espacio abierto seleccionado al azar lejos (> 12m) del sendero. En cada cojín registré el largo y el ancho máximo de cada cojín para luego estimar su tamaño, y estimé visualmente el porcentaje de superficie dañada. Registré las coordenadas de cada punto de relevamiento utilizando un dispositivo GPS. En total relevé 190 cojines y 190 espacios abiertos. Recolecté los ejemplares de plantas que no pude identificar en el campo y posteriormente los identifiqué comparando con especímenes de herbario y claves taxonómicas en el Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA, Centro Científico y Tecnológico CONICET Mendoza). Clasifiqué las especies según su origen utilizando la base de datos del Instituto Botánico Darwinion (Instituto de Botánica Darwinion 2018).

Para conocer las diferencias en temperatura en los diferentes microhábitats coloqué sensores de temperatura en 10 cojines y 10 espacios abiertos enterrados a 3 cm de profundidad distribuidos a lo largo del gradiente de elevación. Estos sensores registraron la temperatura durante un año (noviembre 2019 a noviembre 2020) cada cuatro horas.

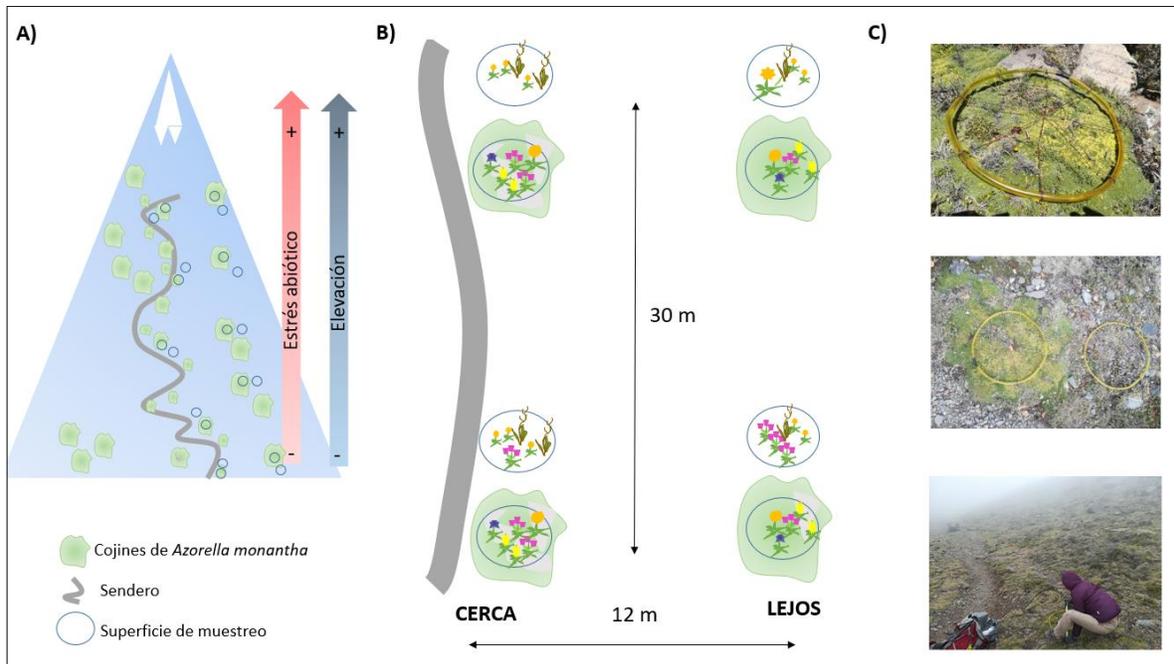


Figura 3.2. Relevamiento de campo A) Esquema del relevamiento sistemático de muestras pareadas en el gradiente de elevación; B) Detalle del muestreo cojín-espacio abierto, cerca y lejos del sendero; C) Anillos utilizados para el muestreo y sendero relevado.

Análisis

Realicé todos los análisis con la versión de R 4.1.1 (R Core Team 2019).

Estimé el tamaño de los cojines mediante la fórmula de la superficie de un elipse: $A = \pi ab$, donde a es el radio del ancho y b es el radio de la longitud (Badano *et al.* 2005). Para evaluar si el tamaño y la superficie dañada de los cojines de *A. monantha* varió en función de la elevación y la distancia al sendero utilicé modelos lineales generalizados. Para el tamaño de los cojines usé la función *glm* con una distribución de probabilidad Gamma y una función de enlace logarítmica y, para la superficie dañada usé la función *glmTMB* (Brooks 2017) con una distribución Beta con función de enlace logit. Evalúe el ajuste de los modelos con un efecto cuadrático de la elevación. Es importante destacar que para poner a prueba la hipótesis respecto a la variación del tamaño, consideré los cojines con diámetro mayor a 40 cm, por lo tanto, cojines con diámetro menor no han sido incluidos.

Como métricas de diversidad de especies nativas utilicé la riqueza (número de especies por anillo), la abundancia (cantidad de individuos nativos por anillo) y el índice Hill-Shannon de diversidad (Hill 1973). Debido a que tanto la riqueza como la diversidad Hill-Shannon son dependientes del tamaño de la muestra (Chao & Jost 2012), utilicé rarefacción por cobertura de la muestra (una medida de completitud de la muestra) para controlar esta dependencia al comparar entre cojines y espacios abiertos utilizando la función *estimateD* del

paquete *iNEXT* (Hsieh & Chao 2020). La cobertura de la muestra es la proporción del número total de individuos en una comunidad que pertenecen a las especies representadas en la muestra, es decir que nos informa que tan bien muestreada está la comunidad. Decidí usar este tipo de estandarización en vez de por un tamaño fijo definido por la muestra de menor tamaño porque permite comparar muestras de igual calidad e integridad, y realizar inferencias más sólidas y detalladas sobre las comunidades muestreadas (Chao & Jost 2012; Roswell *et al.* 2021). Además, construí las curvas de acumulación de especies para los cojines y para los espacios abiertos usando la función *accumcomp* del paquete *BiodiversityR* para evaluar en cuál de las condiciones hubo más acumulación de especies y si la curva alcanzó la asíntota (Oksanen *et al.* 2019). Luego utilicé modelos lineales para evaluar si la riqueza, la abundancia y la diversidad de nativas cambian con la elevación, con la distancia al sendero, comparando entre cojines y espacios abiertos. Consideré la interacción entre elevación y tratamiento (cojín / espacio abierto) con el fin de evaluar si la tasa de variación (pendiente) de la riqueza, la abundancia y la diversidad nativa con la elevación son diferentes entre los microhábitats generados por los cojines y los espacios abiertos. Para la diversidad de Hill-Shannon usé un modelo lineal, para la riqueza y la abundancia nativa usé modelos lineales generalizados con distribución binomial negativa con función de enlace logarítmica, usando la función *glm.nb* del paquete *MASS* (Ripley *et al.* 2021).

Para las especies exóticas calculé la riqueza y la abundancia por parcela y luego usé modelos lineales generalizados con distribución binomial negativa con función de enlace logarítmica para evaluar si varían en función de la elevación, la distancia al sendero, entre cojines y espacios abiertos fuera del cojín. También consideré la interacción entre elevación y tratamiento (cojín/espacio abierto).

Para evaluar la magnitud de los efectos sobre la densidad de especies nativas y exóticas, mediados por los arbustos de *A. monantha* calculé el Índice de Interacción Relativa (RII) (Armas *et al.* 2004) para cada par de réplicas (cojín-abierto) considerando los valores de abundancia de especies nativas y exóticas respectivamente. Este índice se calcula de la siguiente manera: $RII = (N_{\text{cojín}} - N_{\text{abierto}}) / (N_{\text{cojín}} + N_{\text{abierto}})$, donde N es abundancia de especies. El RII tiene una distribución normal y toma valores entre -1 y +1; los valores positivos indican asociaciones positivas (facilitación), es decir, que la abundancia fue mayor dentro de los cojines que fuera, mientras que valores negativos indican que fue mayor en los espacios abiertos (relaciones antagónicas) y el 0 indica que no hubo asociación (neutral). Utilicé modelos lineales para evaluar si hubo variación en la magnitud de la interacción a lo largo del gradiente de elevación y en función de la distancia a la senda.

Para poner a prueba la hipótesis sobre que las interacciones entre nativas y exóticas son distintas en relación al microhábitat, utilicé modelos lineales generalizados usando como variables respuesta la riqueza y la abundancia de exóticas y como variables explicativas la riqueza y abundancia de nativas en interacción con el

microhábitat (cojín – espacio abierto). Consideré una distribución binomial negativa y una función de enlace logarítmica, usando la función `glm.nb` del paquete MASS (Ripley *et al.* 2021).

Para evaluar los cambios en las temperaturas del suelo debajo de *A. monantha* y los espacios abiertos con la elevación, analicé los datos registrados con los sensores de temperatura mediante modelos lineales. Evalué las variables: amplitud térmica diaria y las temperaturas medias, máximas y mínimas diarias. Consideré los datos de octubre a marzo, ya que es el periodo de crecimiento de las plantas.

Escalé las variables predictoras cuantitativas continuas a media cero y desviación estándar uno para que los coeficientes de regresión sean directamente comparables. Para trazar los efectos parciales de las variables predictoras de efecto fijo utilicé el paquete *Effect* (Fox & Weisberg 2018) y para los gráficos de predicciones del modelo el paquete *ggeffects* (Lüdtke 2021). En todos los modelos evalué que las variables predictoras no estuviesen fuertemente correlacionadas entre sí en función del coeficiente de correlación de Pearson, usando la función *ggpairs* del paquete *GGally* (Schloerke *et al.* 2021). En base al criterio propuesto por Dormann *et al.* (2013), consideré que las variables estaban correlacionadas cuando el coeficiente de correlación toma valores mayores a 0,71.

Resultados

La temperatura media anual del suelo fue de 8,4 °C (ds= 6,1) en sitios abiertos y 7,2 °C (ds= 5,6) en cojines, la máxima promedio fue 19,6°C (ds= 10) en sitios abiertos y 17 °C (ds= 10) en cojines y, la mínima promedio fue de 1 °C (ds= 3,8) en espacios abiertos y 0,6 °C (ds= 4) en cojines. La amplitud térmica diaria fue mayor en los cojines que en los espacios abiertos en las zonas bajas, mientras que a partir de los 3000 m s.n.m. esta tendencia se invirtió, siendo mayor la amplitud en los espacios abiertos. Dentro de los cojines, a elevaciones medias, entre los 3200 y los 3400 m s.n.m., las amplitudes térmicas diarias fueron menores y aumentaron hacia ambos extremos del gradiente de elevación. Las temperaturas medias y mínimas diarias fueron menores en cojines y disminuyeron con la elevación, pero las máximas, fueron menores en cojines y disminuyeron con la elevación hasta los 3200 m s.n.m. en los espacios abiertos y hasta los 3400 m s.n.m. en los cojines y luego aumentaron (Tablas S3.1 a S3.4; Fig. S3.1).

Efecto de los senderos sobre los cojines de *A. monantha*

El tamaño promedio de los cojines de *A. monantha* fue 1,2 m² (ds= 1,58) y la mitad de los cojines relevados presentó un tamaño menor a 0,7 m². El tamaño mínimo registrado fue 0,16 m², y el máximo 3,9 m². Los cojines fueron más pequeños cerca de los senderos, con un tamaño promedio de 1 m² (ds= 1,1 m²), mientras que lejos del sendero el tamaño promedio fue de 1,4 m² (ds= 1,9 m²). La elevación tuvo un efecto cuadrático sobre el tamaño de los cojines, siendo más grandes a elevaciones medias (Fig. 3.3 A, Tabla S3.5).

El 96% de los cojines presentó daños en su superficie, con un promedio de 17% (ds = 14,6%) de superficie dañada. Los cojines cercanos a la senda presentaron mayor daño en su superficie (promedio= 19%, ds=17%), es decir que tuvieron mayor cantidad de espacios abiertos en su dosel respecto a los cojines ubicados lejos de los senderos (promedio= 13%, ds=11%). La superficie dañada disminuyó con la elevación, aunque esta tendencia no fue significativa (Fig.3.3 B, Tabla S3.6).

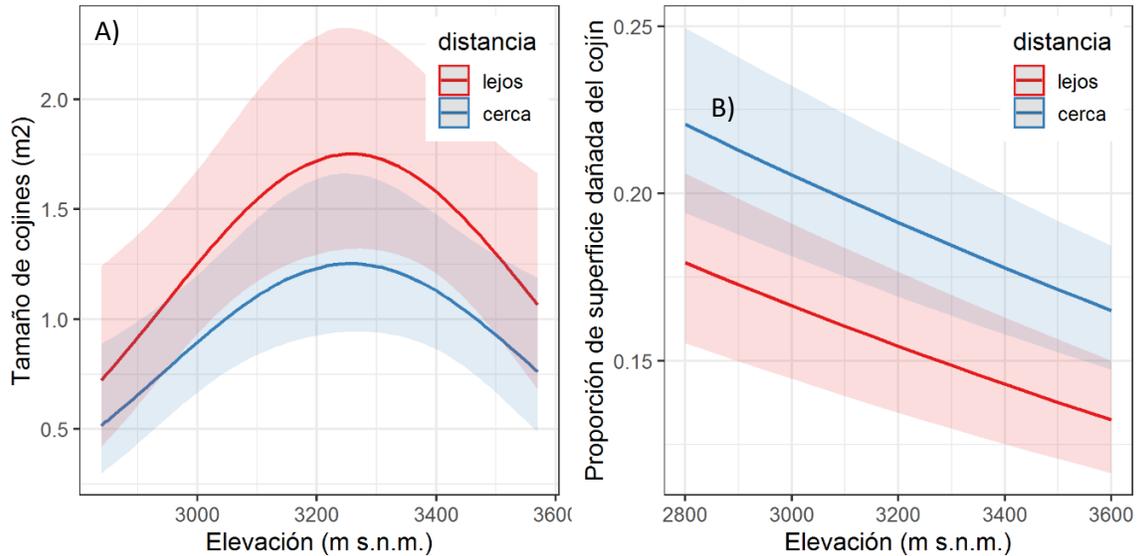


Figura 3. 3. Variación de las características de los cojines de *A. monantha* con la elevación y la distancia al sendero: A) Tamaño de los cojines, B) Superficie dañada de los cojines.

Interacción entre *A. monantha* y las especies nativas

Registré 51 especies nativas en total y no pude identificar ocho taxones a nivel de especie cuya presencia fue eventual, por lo que no las incluí en los análisis (Tabla S3.7). Registré 4 especies nativas que se añaden a la comunidad debido a la presencia de *A. monantha* ya que las encontré solo dentro de los cojines: *Erigeron leptopetalus*, *Gentianella magellanica*, *Leucheria sp.*, *Azorella prolifera*. Es decir que, considerando el total de especies nativas registradas (en parches cojín + espacios abiertos) la presencia de *A. monantha* aumentó en un 8% la riqueza nativa. A su vez, encontré 9 especies que no estuvieron asociadas a cojines. En la curva de riqueza acumulada de especies (Fig. S3.3) observé que en los espacios abiertos la acumulación de especies fue mayor respecto a los cojines. Los intervalos de confianza no se solapan en la asíntota de las curvas por lo que se asumen diferencias significativas (Gotelli and Colwell 2001).

El valor promedio de completitud de las muestras fue 0,94 y el mínimo valor al que fueron rarefaccionadas todas las muestras fue de 0,74. No consideré en los análisis doce muestras que presentaron valores de completitud menores a 0,5. La riqueza y diversidad de especies nativas fueron mayores en los espacios abiertos respecto a los cojines de *A. monantha* y lejos del sendero respecto a cerca. A su vez, fueron

máximas entre los 3000 y 3100 m s.n.m. y disminuyeron con la elevación tanto en cojines como en espacios abiertos (riqueza: Fig. 3.4 A, Tabla S3.8; diversidad: Fig. S3.4, Tabla S3.10). Respecto a la abundancia de nativas, no hubo diferencias significativas entre cojines y espacios abiertos, fue mayor lejos del sendero y disminuyó dentro de los cojines con la elevación, mientras que no varió significativamente en los espacios abiertos (Fig. 3.4 B, Tabla S3.9). Respecto a la magnitud de la interacción encontré que las medias predichas por el modelo para el Índice de Interacción Relativa (RII) variaron entre -0,2 y 0,2. Además, el RII no varió significativamente según la distancia al sendero, tomó valores máximos a elevaciones intermedias (3200 m s.n.m.) y disminuyó con la elevación tomando valores negativos a partir de los 3400 m s.n.m (Fig. 3.4 E, Tabla S3.11)

Interacción entre *A. monantha* y las especies exóticas

Registré 7 especies exóticas, de las cuales ninguna fue exclusiva de parches creados por cojines de *A. monantha* (Tabla S3.7). *C. arvense* estuvo presente en el 93% de los cojines relevados y en el 93% de los espacios abiertos, *T. officinale* en el 48% de los cojines y 68 % de los espacios abiertos, mientras que el resto de las exóticas estuvieron presentes en menos del 3% de las parcelas relevadas (Fig.S3.5). Todas las especies exóticas identificadas son herbáceas y solo dos especies exóticas no fueron detectadas dentro de los cojines de *A. monantha*: *Plantago major* y *Alyssum alyssoides*.

La riqueza de exóticas no varió entre cojines y espacios abiertos, y según la distancia al sendero, pero si disminuyó con la elevación (Fig. 3.4 C, Tabla S3.12). La abundancia de exóticas fue menor en los cojines, no varió según la distancia al sendero, disminuyó con la elevación dentro de los cojines mientras que no varió significativamente en los espacios abiertos (Fig. 3.4 D, Tabla S3.13). Los valores medios predichos por el modelo para el Índice de Interacción Relativa calculados para la abundancia de exóticas variaron entre -0,4 y 0,2. Además, este índice no varió según la distancia del sendero, en las zonas bajas tomó valores positivos y disminuyó con la elevación, tomando valores negativos. (Fig. 3.4 F, Tabla S3.14).

La riqueza de exóticas no estuvo correlacionada con la abundancia y riqueza de nativas en ninguno de los microhábitats (Tablas S3.15. y S3.16). En cambio, la abundancia de exóticas fue mayor en los cojines cuando la abundancia de nativas era mayor, pero no varió según la riqueza de nativas (Fig. 3.5 Tabla S3.17 y S3.18).

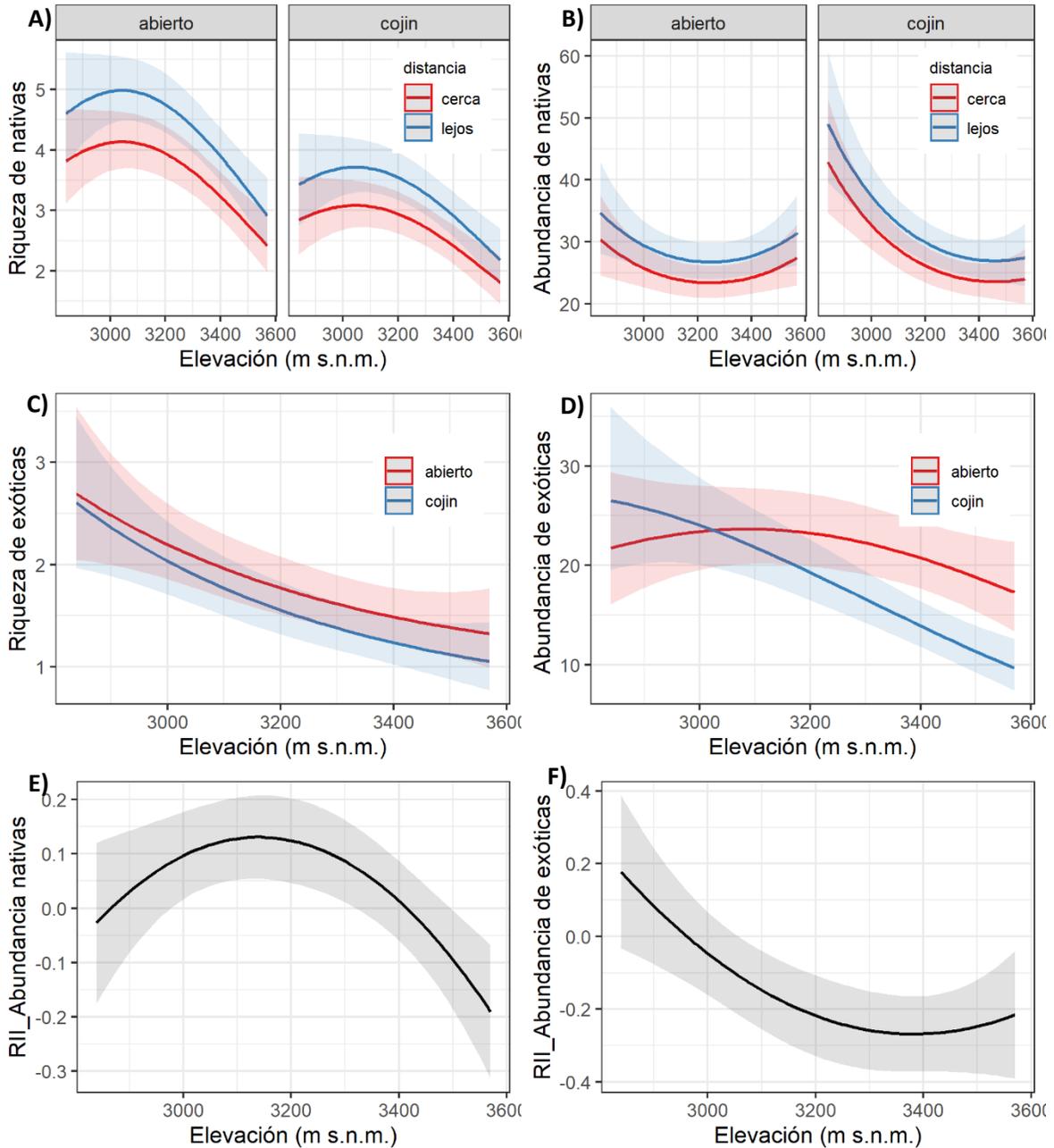


Figura 3.4. Interacción entre *A monantha* y las especies nativas y exóticas. A) Riqueza y B) abundancia de nativas en función de la elevación, el tratamiento cojin-espacio abierto y la distancia al sendero: línea roja corresponde a cerca del sendero y línea azul lejos; C) riqueza y D) abundancia de exóticas en función de la elevación y el tratamiento cojin-espacio abierto; E) RII para la abundancia de nativas en función de la elevación y F) RII para la abundancia de especies exóticas en función de la elevación.

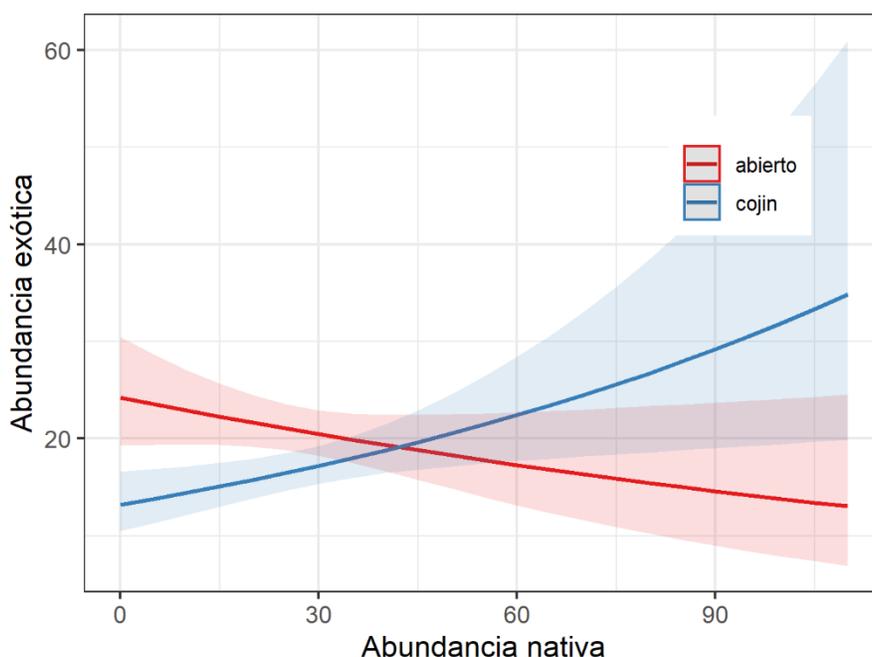


Figura 3.5. Abundancia de especies exóticas en función de la abundancia de nativas en los cojines y en los espacios abiertos.

Discusión

Los resultados de este estudio contribuyen a profundizar nuestro conocimiento de la influencia de los senderos sobre la diversidad de especies de plantas y sobre especies facilitadoras en los ecosistemas de montaña. Encontré que los senderos afectan negativamente a los cojines de *A. monantha* y también a la vegetación nativa tanto en cojines como en espacios abiertos. Sin embargo, no afectan la magnitud de las interacciones entre esta especie y el resto de la comunidad. Mis resultados indican que, en mi zona de estudio, los efectos positivos de *A. monantha* sobre las densidades de especies nativas y exóticas no domina a mayores elevaciones, como sería esperable según la Hipótesis del gradiente de estrés en respuesta del gradiente de disminución de temperaturas. Observé que los efectos positivos de este arbusto predominaron hasta elevaciones medias (~3200 msnm) para la abundancia de especies nativas y a elevaciones bajas (< 3000 msnm) para la abundancia de especies exóticas. Al aumentar la elevación, contrariamente a lo observado en otros estudios, *A. monantha* afectó negativamente la abundancia de especies nativas y exóticas. Los resultados también indicaron que, dentro de los cojines, la abundancia de especies exóticas era mayor cuando la abundancia de nativas beneficiarias también lo era, mientras que en los espacios abiertos no hubo una correlación. Las diferencias con lo hallado en otras regiones de los Andes sugieren que el rol de *A. monantha* como moderadora de la diversidad de las comunidades puede variar según las características ambientales del ecosistema.

Efecto de los senderos y la elevación sobre los cojines de *A. monantha*

En la cercanía del sendero los cojines estuvieron más dañados y su tamaño fue menor. Mis resultados coinciden con otros autores que han encontrado que el tránsito en senderos de montaña puede impactar negativamente en especies nodrizas, ya sea provocando muerte de parte de los arbustos (Willard & Marr 1970; Chardon *et al.* 2018), reducción del tamaño (Ballantyne & Pickering 2015b), reducción en la densidad poblacional y menor supervivencia de individuos pequeños (Chardon *et al.* 2018). Al igual que lo hallado por Cavieres *et al.* (2005) para los Andes áridos de Chile, detecté que el tamaño de los cojines también varió con la elevación, aumentando hasta los 3300 m s.n.m. Sin embargo, a partir de esta elevación, en mi zona de estudio, el tamaño de los cojines empieza a disminuir. Esto podría estar relacionado con el hecho de que el crecimiento lateral de los cojines de *A. monantha* es mayor en zonas más húmedas y frías (Méndez 2011), y el sendero en su traza media atraviesa una zona de menor pendiente y más húmeda, ya que bordea una vega altoandina asociada a un arroyo.

Interacción entre *A. monantha* y las especies nativas

Para poner a prueba mi hipótesis acerca del efecto de *A. monantha* sobre la comunidad nativa consideré cuatro variables: riqueza, diversidad, abundancia y el Índice de Interacción Relativa calculado en base a la abundancia. Esperaba encontrar mayor riqueza, diversidad y abundancia de especies nativas en los micro hábitats generados por los cojines respecto a los espacios abiertos. Sin embargo, encontré lo opuesto para la riqueza y la diversidad, siendo ambas mayores en los espacios fuera de los cojines. Esto también quedó evidenciado en las curvas de acumulación de especies que indicaron que la acumulación fue mayor en los espacios abiertos que en los cojines. Estos resultados contradicen lo encontrado para esta y otras especies en cojín ya que en general se ha encontrado que crean parches más diversos (Arroyo *et al.* 2003; Cavieres *et al.* 2016; Hupp *et al.* 2017). Respecto a la abundancia de nativas, no hubo diferencias significativas entre cojines y espacios abiertos. Mis resultados coinciden con lo encontrados por Méndez (2011) para *A. monantha* en otro sector de los Andes áridos de Mendoza, y con estudios previos que analizaron el efecto nodriza de otras especies en cojín a grandes elevaciones que no detectaron efectos positivos sobre la diversidad nativa (De Bello *et al.* 2011; Dvorský *et al.* 2013; Chardon *et al.* 2018). Sin embargo, *A. monantha* cumple un rol favorable en la diversidad de la comunidad ya que alberga en el microhabitat creado por ella especies nativas que no se encontraron en los espacios abiertos: *Erigeron leptopetalus*, *Gentianella magellanica*, *Leucheria sp* y *Azorella prolifera*. Otros autores también han indicado que a pesar de que la riqueza de especies fue menor en los parches de los arbustos, hubo especies que solo detectaron creciendo dentro de los estos parches por lo que la presencia de la nodriza aumentó la diversidad de la comunidad (ver Cavieres *et al.* 2016).

La riqueza, la diversidad y la abundancia de nativas fueron mayores lejos del sendero, tanto en los cojines como en los espacios abiertos. Esto contradice mi predicción ya que esperaba que, en los cojines

cercanos al sendero, la diversidad de especies nativas sería mayor con respecto a los cojines alejados como consecuencia del daño causado por el tránsito sobre el sendero que podría facilitar el ingreso de propágulos. Mis resultados indican que el mayor daño de los cojines cerca del sendero no influye en la interacción entre *A. monantha* y las nativas y que el tránsito asociado al sendero impacta negativamente sobre las especies nativas como han encontrado otros estudios (Barros *et al.* 2013; Ballantyne & Pickering 2015b; Chardon *et al.* 2018).

También esperaba que con el aumento de la elevación disminuiría la riqueza y la diversidad de nativas, y que esta disminución sería más marcada en los espacios abiertos. Sin embargo, mis resultados mostraron que la riqueza y la diversidad de nativas fueron mayores a elevaciones medias, alrededor de los 3100 m s.n.m., y luego disminuyeron con el aumento de la elevación tanto en cojines como en espacios abiertos, sin diferencias significativas en la tasa de disminución. Este patrón que muestra picos de riqueza de especies a elevaciones medias es frecuentemente detectado a lo largo de gradientes de elevación a escalas globales y regionales (Haider *et al.* 2018) y puede deberse a que, en las zonas bajas, donde las condiciones son más cálidas, predominan interacciones competitivas entre las especies, mientras que a mayores elevaciones el clima actúa como filtro que restringe las especies que pueden crecer en esas condiciones (Darwin 1859). En cambio, la abundancia nativa no varió significativamente en los espacios abiertos, pero disminuyó con la elevación dentro de los cojines. Esto podría deberse a que, a mayores elevaciones, las especies presentes probablemente estén más adaptadas a las temperaturas mínimas extremas y por lo tanto pueden crecer y ser más abundantes fuera de los cojines; y además *A. monantha* no ofrece mejores condiciones, ya que las temperaturas mínimas fueron menores dentro de los cojines.

Siguiendo el mismo patrón de mayor riqueza y diversidad de nativas a elevaciones medias, el Índice de Interacción Relativa también fue mayor a estas elevaciones, sugiriendo un rol amortiguador de *A. monantha* que favorece mayor densidad de nativas. En cambio, hacia mayores elevaciones tendió a tomar valores negativos. Si se analizan las amplitudes térmicas diarias dentro de cojines en función de la elevación, se observa que fueron menores a elevaciones medias y también menores que en los espacios abiertos, por lo tanto, este efecto amortiguador de los cambios bruscos de temperatura podría ser el motivo por el cual *A. monantha* tiene efectos positivos en la abundancia de nativas. A mayores elevaciones, donde las temperaturas mínimas suelen ser el factor principal que limita el crecimiento de las especies, crecer dentro de los cojines donde las temperaturas son aún menores no representa una ventaja respecto al entorno. Este patrón concuerda con los modelos propuestos por Michalet *et al.* (2006) y Holmgren & Scheffer (2010) que muestran que, a ambos extremos de un gradiente de severidad ambiental, disminuye la importancia de las interacciones de facilitación. Cavieres & Badano (2009) también apoyan esta relación no lineal entre la magnitud del efecto positivo y la severidad ambiental, donde los mayores impactos se encuentran en la mitad de este gradiente de severidad. Por otro lado, mis resultados contrastan con un estudio anterior desarrollado en el Parque Nacional Torres del

Paine, en la Patagonia chilena en donde encontraron que predominan las interacciones positivas entre *A. monantha* y las nativas a los 700 y 900 m s.n.m. (Arroyo *et al.* 2003). Estos contrastes pueden deberse a las condiciones ambientales ya que, a diferencia de mi zona de estudio, Arroyo *et al.* (2003) trabajaron en zonas expuestas a fuertes vientos durante el verano y con mayores precipitaciones (900 a 1000 mm aproximadamente). Esto sugiere que el rol de *A. monantha* como moderadora de la diversidad de las comunidades puede variar según las características ambientales del ecosistema. Además, esperaba encontrar que el RII sería mayor cerca del sendero, sin embargo, no encontré diferencias en función de la distancia al sendero. Estos resultados concuerdan con lo obtenido por Chardon *et al.* (2018) quienes tampoco encontraron efecto del sendero sobre la magnitud de la interacción entre el arbusto nodriza y el resto de la comunidad, a pesar de haber encontrado un efecto negativo del sendero sobre los cojines.

Interacción entre *A. monantha* y las especies exóticas

Para evaluar el rol facilitador de *A. monantha* sobre las exóticas consideré tres variables: riqueza, abundancia y el Índice de Interacción Relativa calculado en base a la abundancia de exóticas. Esperaba encontrar mayor riqueza y abundancia de especies exóticas en los microhábitats generados por los cojines respecto a los espacios abiertos. Sin embargo, no encontré diferencias en la riqueza de exóticas entre cojines y espacios abiertos, mientras que la abundancia fue menor dentro de los cojines. Mis resultados no concuerdan con los obtenidos en los Andes centrales de Chile, donde se ha encontrado que las dos exóticas más abundantes en mi zona de este estudio, *C. arvense* y *T. officinale*, se ven favorecidas por los cojines de *A. monantha*, y de hecho, *C. arvense* ha alcanzado mayores elevaciones creciendo dentro de los cojines (Cavieres *et al.* 2005, 2008; Badano *et al.* 2007). Estas diferencias pueden deberse a que la matriz fuera de los cojines *A. monantha* en los Andes centrales de Chile está dominada por rocas y suelo desnudo (Badano *et al.* 2007), mientras que, en la zona del Cordón del Plata, la matriz en general presenta bastante cobertura vegetal sugiriendo que el entorno es comparativamente menos hostil para el crecimiento de las plantas. Esta idea previa va en concordancia con la hipótesis de gradiente-estrés, donde las interacciones de facilitación predominan en sistemas con condiciones extremas de estrés mientras la competencia predomina en sistemas más benignos (Maestre *et al.* 2009). Mis resultados también difieren de los encontrados para *Azorella julianii* a elevaciones aún más extremas de los Andes tropicales (4100 y 4400 m s.n.m.) por Hupp *et al.* (2017) y Llambí *et al.* (2020) ya que encontraron que favoreció la abundancia de la exótica *Rumex acetosella*. Las diferencias entre lo encontrado en este estudio para la zona del Cordón del Plata y los trabajos mencionados anteriormente respaldan el hecho de que las interacciones entre las nodrizas y el resto de la comunidad puede variar según los ecosistemas, según las especies nodriza y la magnitud de la mejora del microhábitat en relación a los factores de estrés (Badano *et al.* 2010).

A su vez, esperaba que, en los cojines cercanos al sendero, la riqueza y la abundancia de exóticas serían mayores respecto a los cojines alejados; sin embargo, encontré que el sendero tampoco interfiere en la cantidad de especies exóticas que crecen en los cojines de *A. monantha* y a su vez coincide con lo hallado en el Capítulo 2 de esta tesis, donde tampoco encontré diferencias en la riqueza de exóticas según la distancia al sendero.

La riqueza de exóticas disminuyó con la elevación, tanto en cojines como en espacios abiertos; mientras que la abundancia de exóticas disminuyó dentro de los cojines, pero no varió significativamente en los espacios abiertos. Esto contradice parte de mi predicción, ya que esperaba que la disminución sería más marcada en los espacios abiertos respecto a los cojines. Estos resultados indican que la severidad climática asociada al aumento de la elevación actúa como un fuerte filtro ambiental para las exóticas que limita la riqueza (Alexander *et al.* 2011b) y que opera tanto fuera como dentro de los cojines.

Respecto a la magnitud del efecto de *A. monantha* sobre la abundancia de exóticas, esperaba que aumentara el efecto positivo con el aumento de la elevación; sin embargo, el Índice de Interacción Relativa indicó que este arbusto favoreció la abundancia a elevaciones bajas y a mayores elevaciones predominaron los efectos negativos. El efecto facilitador en las zonas bajas podría deberse a una mitigación de las condiciones de aridez, ya que, en mi zona de estudio, si bien las precipitaciones son bastante estables a lo largo del gradiente de elevación (Fig. S2.2 del capítulo 2) y ocurren precipitaciones estivales, las mayores temperaturas en las zonas bajas podría generar un déficit hídrico como consecuencia de la mayor evaporación. Este gradiente de aridez, inverso al de temperaturas, es frecuente en las montañas de zonas áridas (Rada *et al.* 1999; Rundel *et al.* 2002; Korner 2003; Cavieres *et al.* 2006). El déficit hídrico en zonas bajas puede ser un limitante para el crecimiento de *T. officinale* y *C. arvense* que en general se asocian a lugares más húmedos (Méndez 2009; San Martín *et al.* 2014). Por lo tanto, es probable que *A. monantha* ofrezca mejores condiciones de humedad como ha sido indicado en otros estudios (Cavieres *et al.* 2018). Si bien, las temperaturas máximas fueron similares entre cojines y espacios abiertos en las zonas bajas, las mínimas fueron inferiores, lo que junto con la superficie compacta y resinosa de este cojín, probablemente implique menor evaporación (Badano *et al.* 2006). Esto podría favorecer a las exóticas en las zonas bajas y por lo tanto explicar el patrón observado de mayor abundancia de estas especies en zonas bajas. A mayores elevaciones, donde la humedad no es un factor limitante, las temperaturas bajas podrían ser el factor limitante principal y por lo tanto las especies exóticas crecen mejor en los microhábitats externos a los cojines, donde las mínimas son superiores. Sin embargo, para profundizar en el entendimiento de este patrón y poner a prueba estas hipótesis, sería necesario medir las condiciones de humedad en cojines y espacios abiertos a lo largo del gradiente relevado. Estos resultados son opuestos a lo hallado por Badano *et al.* (2007) ya que encontraron que el RII para la abundancia de *C. arvense* y *T. officinale* fue positivo y aumentó con la elevación, apoyando el rol facilitador de *A. monantha* sobre estas

especies exóticas en entornos más hostiles que mi zona de estudio. Sin embargo, coinciden con lo encontrado en las asociaciones entre estas exóticas y los cojines de *Laretia acaulis*, donde también se asocia la mayor facilitación por parte de las plantas en cojín a menor elevación con el suministro de humedad (Cavieres *et al.* 2006).

Interacciones entre nativas y exóticas en cojines y espacios abiertos

Respecto a las interacciones bióticas entre especies nativas y exóticas, contrariamente a lo que esperaba mis resultados indicaron una asociación positiva entre la abundancia de nativas y la de exóticas dentro de los cojines, pero no arrojaron un efecto significativo de la riqueza de nativas. En otras regiones de los Andes áridos también se han detectado estas diferencias, hallando correlaciones positivas entre exóticas y nativas dentro de parches creados por los cojines (Cavieres *et al.* 2005; Badano *et al.* 2015). Esto podría deberse a que en los microhábitats creados por los cojines podrían establecerse interacciones positivas entre nativas y exóticas o que en estos parches no hay limitaciones de ciertos recursos, lo que promueve la coexistencia entre especies (Badano *et al.* 2015). Para evaluar cuál de los dos mecanismos es el que opera detrás de esta correlación positiva serían necesarios estudios experimentales de campo específicos con comunidades ensambladas artificialmente, evaluando el rendimiento a diferentes abundancias y diversidad de nativas.

La interacción entre *A monantha* y el resto de las especies detectada en este estudio contradice lo encontrado en otras regiones montañosas donde en general las interacciones negativas suelen dominar en elevaciones bajas, mientras que los efectos positivos dominan a mayores elevaciones (Bertness & Callaway 1994; Callaway *et al.* 2002; Arroyo *et al.* 2003; Badano *et al.* 2007; Cavieres *et al.* 2016; Paquette & Hargreaves 2021). Esto puede estar dado por la existencia de un gradiente de aridez con dirección opuesta al gradiente de temperatura determinando condiciones estresantes en las zonas bajas, como sucede en otras montañas de zonas áridas, junto con un fuerte filtro ambiental asociado a las temperaturas que selecciona las especies tolerantes al estrés que no dependen de la ayuda de otras plantas (Dvorský *et al.* 2013; Cavieres *et al.* 2014).

El trabajo realizado en este capítulo permitió encontrar que *A. monantha* actúa como amortiguadora de las temperaturas evidenciando que esta especie en cojín es una ingeniera de ecosistemas desde la perspectiva de la modificación ambiental abiótica, como ha sido encontrado en otras regiones de los Andes (Badano *et al.* 2007). Además, genera un incremento en la riqueza de especies a nivel de toda la comunidad al albergar especies que solo se detectaron creciendo en los microhábitats generados por estos cojines. A su vez esta especie tiene efectos positivos sobre la abundancia de nativas a elevaciones medias y sobre la abundancia de exóticas a elevaciones bajas. Sin embargo, la naturaleza correlativa de mi estudio observacional no permite dilucidar los mecanismos que operan detrás de los patrones observados. El paso siguiente implicará profundizar en el análisis de los efectos de *A. monantha* sobre las especies individuales, sus abundancias y su desempeño en cojines vs. espacios abiertos. Así mismo, es necesario complementar este estudio con mediciones de las

condiciones de humedad y la disponibilidad de nutrientes en ambos microhábitats para profundizar en el entendimiento de los patrones observados a lo largo de gradientes de elevación.

Conclusiones

Encontré que el sendero evaluado impacta negativamente sobre *A. monantha*, una especie clave de los Andes áridos ya que contribuye al aumento de la riqueza nativa de la comunidad. Además, el disturbio asociado al sendero afectó negativamente la diversidad y la abundancia del resto de las especies nativas. El efecto negativo de los cojines sobre la abundancia de exóticas hacia mayores elevaciones es relevante desde el punto de vista de la resistencia biótica de la comunidad, y resalta la importancia proteger a los cojines frente al disturbio. Detectar estas relaciones a escalas locales contribuye a comprender los procesos que influyen en el mantenimiento de la diversidad de los ambientes de montaña que como sabemos son interacciones dinámicas, que cambian a lo largo de los gradientes ambientales y que, a pesar de haber generalidades a escala global, hay particularidades locales cuya comprensión aporta a la conservación y gestión de estos ambientes.

Material Suplementario – Capítulo 3

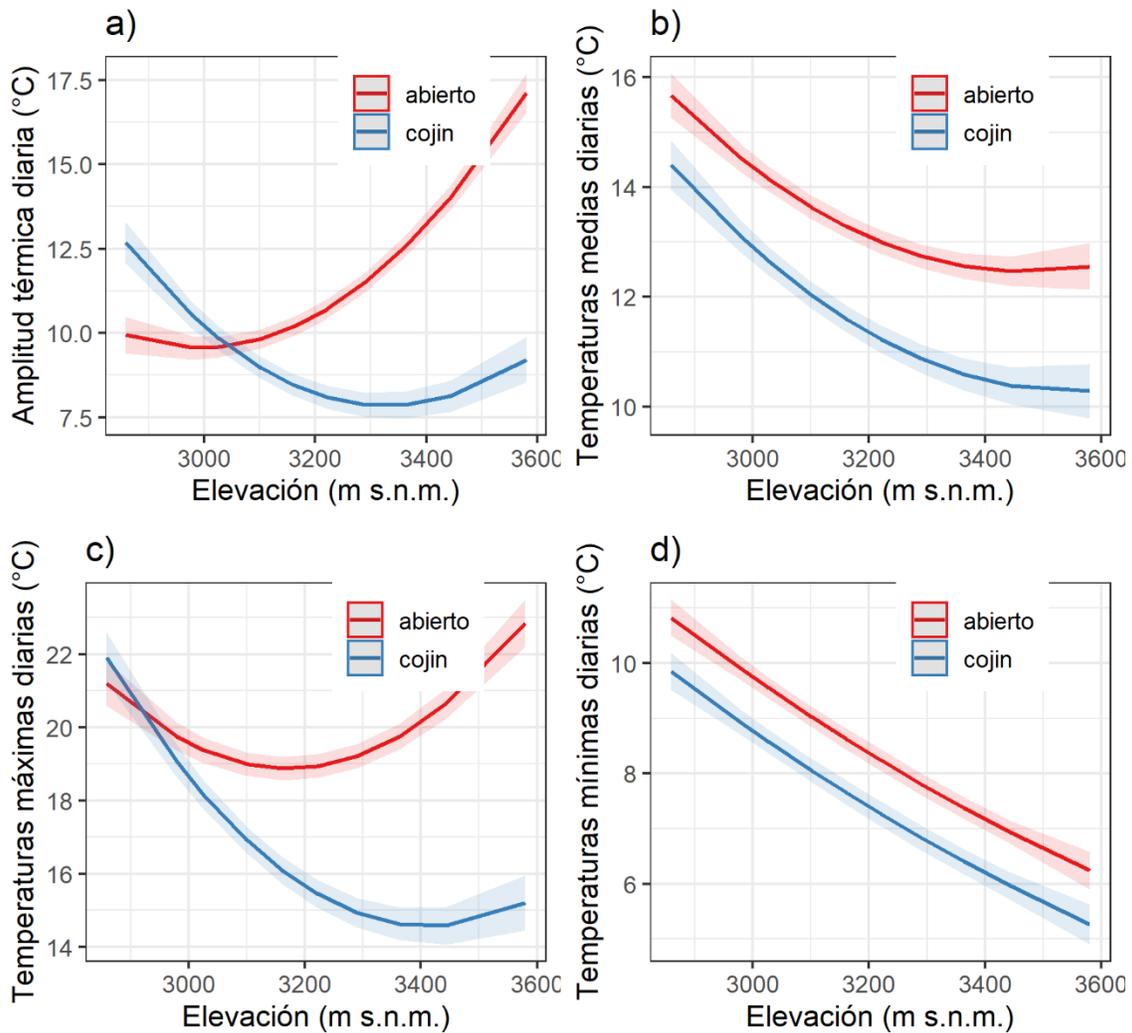


Figura S3.1. Resultado del modelo lineal para las temperaturas diarias registradas en el suelo debajo de los cojines y en los espacios abiertos en función de la elevación a) Amplitud térmica, b) Temperatura media, c) Temperatura máxima y d) Temperatura mínima. Se consideraron los datos correspondientes al periodo octubre - marzo.

Tabla S3.1. Resultado del modelo lineal para la amplitud térmica diaria en función de la elevación y el tratamiento: cojín – espacio abierto.

Amplitud térmica diaria			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(Ordenada al origen)	7.46	7.24 – 7.69	<0.001
Elevación	1.25	1.06 – 1.43	<0.001
Tratamiento [cojín]	-1.42	-1.71 – -1.13	<0.001
Elevación ²	0.99	0.86 – 1.12	<0.001
Elevación* Tratamiento [cojín]	-2.17	-2.46 – -1.88	<0.001
Observaciones	6124		

Tabla S3.2. Resultado del modelo lineal para la temperatura media diaria en función de la elevación y el tratamiento: cojín – espacio abierto.

Temperatura media diaria			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(Ordenada al origen)	7.94	7.69 – 8.19	<0.001
Elevación	-0.77	-0.98 – -0.56	<0.001
Tratamiento [cojín]	-1.37	-1.69 – -1.05	<0.001
Elevación ²	0.45	0.31 – 0.59	<0.001
Elevación* Tratamiento [cojín]	-0.44	-0.76 – -0.11	0.008
Observaciones	6124		

Tabla S3.3. Resultado del modelo lineal para la temperatura máxima diaria en función de la elevación y el tratamiento: cojín – espacio abierto.

Temperatura máxima diaria			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(Ordenada al origen)	12.14	11.79 – 12.48	<0.001
Elevación	0.05	-0.24 – 0.34	0.745
Tratamiento [cojín]	-2.27	-2.72 – -1.82	<0.001
Elevación ²	1.13	0.93 – 1.33	<0.001
Elevación* Tratamiento [cojín]	-1.98	-2.43 – -1.53	<0.001
Observaciones	6124		

Tabla S3. 4. Resultado del modelo lineal para la temperatura mínima diaria en función de la elevación y el tratamiento: cojín – espacio abierto.

Temperatura mínima diaria			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(Ordenada al origen)	4.67	4.48 – 4.86	<0.001
Elevación	-1.20	-1.36 – -1.04	<0.001
Tratamiento [cojín]	-0.85	-1.10 – -0.60	<0.001
Elevación ²	0.14	0.03 – 0.25	0.012
Elevación* Tratamiento [cojín]	0.19	-0.06 – 0.44	0.132
Observaciones	6124		

Tabla S3.5. Resultado del modelo lineal generalizado para el tamaño de los cojines de *A. monantha* en función de la elevación y la distancia al sendero.

<i>Predictores</i>	Tamaño de los cojines (m²).		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	0.56	0.27 – 0.86	<0.001
Distancia al sendero [cerca]	-0.34	-0.66 – -0.01	0.045
Elevación	0.05	-0.12 – 0.22	0.573
Elevación ²	-0.23	-0.39 – -0.06	0.008
Observaciones	190		

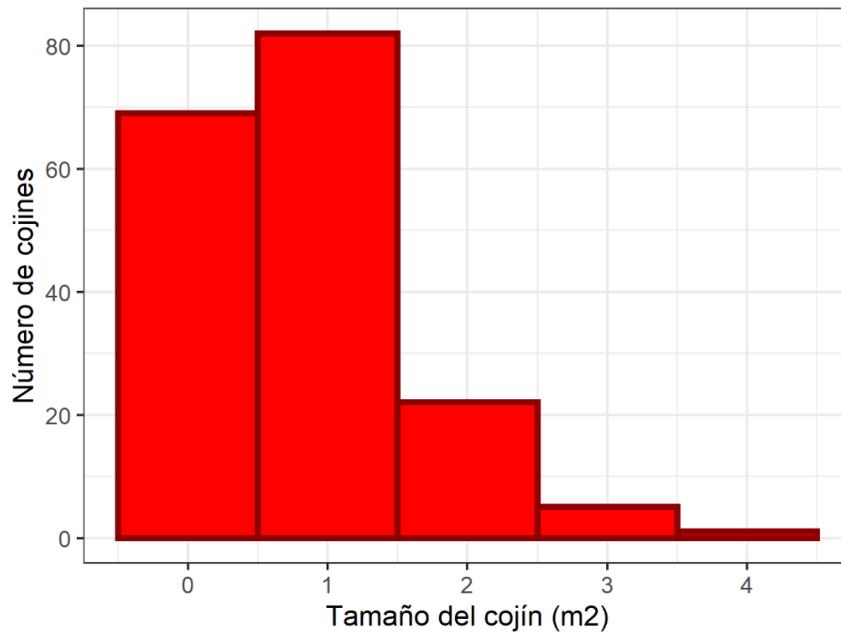


Figura S3. 2. Distribución de frecuencias del tamaño de cojines.

Tabla S3.6. Resultado del modelo lineal generalizado para la superficie dañada de los cojines de *A. monantha*.

<i>Predictores</i>	Proporción de superficie dañada		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	-1.74	-1.96 – -1.51	<0.001
Elevación	-0.09	-0.22 – 0.04	0.160
Elevación ^2	0.02	-0.10 – 0.15	0.727
Distancia al sendero [cerca]	0.26	0.01 – 0.50	0.038
Observaciones	182		

Tabla S3.7. Especies registradas en el relevamiento: abundancia en los parches cojín y en los parches abierto, familia, hábito de crecimiento y origen.

Especies	Abundancia		Familia	Hábito	Origen
	en parches cojin	en parches abierto			
<i>Rytidosperma_virescens</i>	1452	244	Poaceae	Hierba	Nativa
<i>Koeleria_kurtzii</i>	1372	1696	Poaceae	Hierba	Nativa
<i>Bromus_catharticus</i>	778	551	Poaceae	Hierba	Nativa
<i>Gutierrezia_baccharoides</i>	460	405	Asteraceae	Subarbusto	Nativa
<i>Azorella_ulicina</i>	399	213	Apiaceae	Arbusto	Nativa
<i>Galium_richardianum</i>	146	190	Rubiaceae	Hierba	Nativa
<i>Arjona_patagonica</i>	144	155	Schoepfiaceae	Hierba	Nativa
<i>Astragalus_arnottianus</i>	87	154	Fabaceae	Hierba	Nativa
<i>Aristida_sp.</i>	83	136	Poaceae	Hierba	Nativa
<i>Bromus_setifolius</i>	77	27	Poaceae	Hierba	Nativa
<i>Berberis_empetrifolia</i>	52	149	Berberidaceae	Arbusto	Nativa
<i>Viola_atropurpurea</i>	46	27	Violaceae	Hierba	Nativa
<i>Oxalis_subacaulis</i>	45	99	Oxalidaceae	Hierba	Nativa
<i>Acaena_poeppigiana</i>	38	100	Rosaceae	Hierba	Nativa
<i>Colobanthus_lycopodioides</i>	38	41	Apiaceae	Subarbusto	Nativa
<i>Senecio_trifidus</i>	38	29	Asteraceae	Subarbusto	Nativa
<i>Acaena_platyacantha</i>	32	64	Rosaceae	Hierba	Nativa
<i>Stipa_sp.</i>	30	41	Poaceae	Hierba	Nativa
<i>Silene_echegarayi</i>	27	41	Caryophyllaceae	Hierba	Nativa
<i>Calceolaria_brunellifolia</i>	26	73	Calceolariaceae	Hierba	Nativa
<i>Trichocline_dealbata</i>	23	151	Asteraceae	Hierba	Nativa
<i>Nassauvia_axillaris</i>	19	44	Asteraceae	Arbusto	Nativa
<i>Polygala_kurtzii</i>	18	15	Polygalaceae	Hierba	Nativa
<i>Adesmia_subterranea</i>	17	27	Fabaceae	Arbusto	Nativa
<i>Noccaea_magellanica</i>	12	63	Brassicaceae	Hierba	Nativa
<i>Draba_magellanica</i>	11	71	Brassicaceae	Hierba	Nativa
<i>Luzula_racemosa</i>	9	25	Juncaceae	Hierba	Nativa
<i>Azorella_prolifera</i>	6	0	Apiaceae	Arbusto	Nativa
<i>Physaria_crassistigma</i>	6	40	Brassicaceae	Hierba	Nativa
<i>Valeriana_ruiz_Lealii</i>	6	8	Caprifoliaceae	Hierba	Nativa
<i>Tristagma_ameghinoi</i>	5	2	Amaryllidaceae	Hierba	Nativa
<i>Acaena_pinnatifida</i>	4	34	Rosaceae	Hierba	Nativa
<i>Hordeum_sp.</i>	4	0	Poaceae	Hierba	Nativa
<i>Tetraglochin_alata</i>	4	4	Rosaceae	Arbusto	Nativa
Especie_no_id_6	3	53	Brassicaceae	Hierba	Nativa
<i>Erigeron_leptopetalus</i>	3	0	Asteraceae	Hierba	Nativa
Especie_no_id_2	3	0	-	Hierba	Nativa

<i>Lepidium_bonariense</i>	3	16	Brassicaceae	Hierba	Nativa
<i>Sisyrinchium_chilense</i>	3	6	Iridaceae	Hierba	Nativa
<i>Ephedra_sp.</i>	2	4	Ephedraceae	Arbusto	Nativa
<i>Armeria_maritima</i>	1	1	Plumbaginaceae	Hierba	Nativa
<i>Bowlesia_tropaeolifolia</i>	1	3	Apiaceae	Hierba	Nativa
<i>Gentianella_magellanica</i>	1	0	Gentianaceae	Hierba	Nativa
<i>Leucheria_sp</i>	1	0	Asteraceae	Hierba	Nativa
<i>Antenaria_chilensis</i>	0	3	Asteraceae	Hierba	Nativa
Especie_no_id_7	0	3	Brassicaceae	Hierba	Nativa
Especie_no_id_8	0	1	Brassicaceae	Hierba	Nativa
<i>Calandrinia_caespitosa</i>	0	1	Montiaceae	Hierba	Nativa
<i>Descurainia_sp.</i>	0	2	Brassicaceae	Hierba	Nativa
Especie_no_id_5	0	1	-	Hierba	Nativa
Especie_no_id_1	0	2	-	Hierba	Nativa
Especie_no_id_3	0	1	-	Hierba	Nativa
Especie_no_id_4	0	4	Poaceae	Hierba	Nativa
<i>Gamochaeta_stachydifolia</i>	0	4	Asteraceae	Hierba	Nativa
<i>Glandularia_araucana</i>	0	26	Verbenaceae	Hierba	Nativa
<i>Phacelia_secunda</i>	0	6	Boraginaceae	Hierba	Nativa
<i>Plantago_uniglumis</i>	0	1	Plantaginaceae	Hierba	Nativa
<i>Stipa_peluda</i>	0	1	Poaceae	Hierba	Nativa
<i>Tomostima_australis</i>	0	19	Brassicaceae	Hierba	Nativa
<i>Cerastium_arvense</i>	2815	3042	Caryophyllaceae	Hierba	Exótica
<i>Taraxacum_officinale</i>	424	801	Asteraceae	Hierba	Exótica
<i>Trifolium_repens</i>	26	21	Fabaceae	Hierba	Exótica
<i>Rumex_acetosella</i>	13	80	Polygonaceae	Hierba	Exótica
<i>Medicago_lupulina</i>	4	1	Fabaceae	Hierba	Exótica
<i>Plantago_major</i>	0	2	Plantaginaceae	Hierba	Exótica
<i>Alyssum_alyssoides</i>	0	28	Brassicaceae	Hierba	Exótica

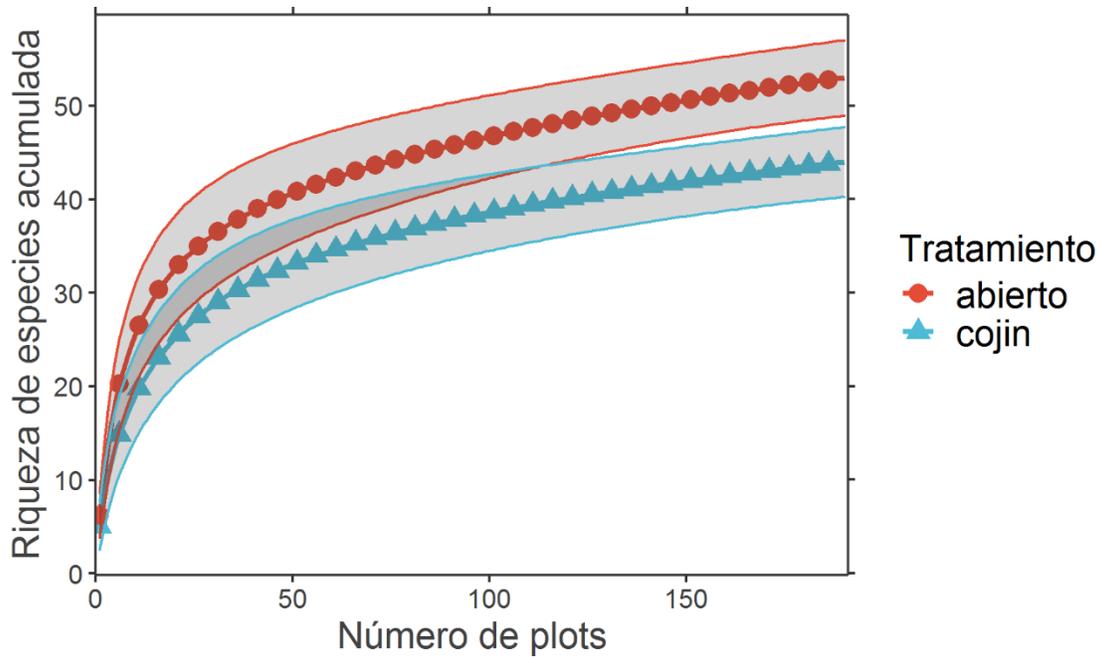


Figura S3.3. Riqueza de especies acumulada en los parches cojín y abierto.

Tabla S3.8. Resultado del modelo lineal generalizado para la riqueza de especies nativas en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).

Riqueza de especies nativas			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(Ordenada al origen)	1.35	1.24 – 1.46	<0.001
Elevación	-0.16	-0.23 – -0.08	<0.001
Tratamiento [cojín]	-0.29	-0.41 – -0.18	<0.001
Distancia al sendero [lejos]	0.19	0.08 – 0.30	0.001
Elevación ^2	-0.09	-0.14 – -0.03	0.003
Elevación * Tratamiento [cojín]	0.00	-0.11 – 0.12	0.981
Observaciones	368		

Tabla S3.9. Resultado del modelo lineal generalizado para la abundancia de especies nativas en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).

Abundancia de especies nativas			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	3.15	3.04 – 3.27	<0.001
Elevación	-0.01	-0.08 – 0.06	0.811
Tratamiento [cojín]	0.09	-0.02 – 0.19	0.123
Elevación ^2	0.07	0.01 – 0.12	0.013
Distancia al sendero [lejos]	0.13	0.02 – 0.24	0.016
Elevación * Tratamiento [cojín]	-0.14	-0.25 – -0.03	0.012
Observaciones	368		

Tabla S3.10. Resultado del modelo lineal generalizado para la diversidad nativa en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).

Hill-Shannon			
<i>Predictors</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	3.35	3.04 – 3.66	<0.001
Elevación	-0.44	-0.66 – -0.23	<0.001
Tratamiento [cojín]	-0.80	-1.11 – -0.49	<0.001
Elevación ^2	-0.23	-0.39 – -0.07	0.004
Distancia al sendero [lejos]	0.56	0.25 – 0.87	<0.001
Elevación * Tratamiento [cojín]	0.07	-0.23 – 0.38	0.641
Observaciones	368		

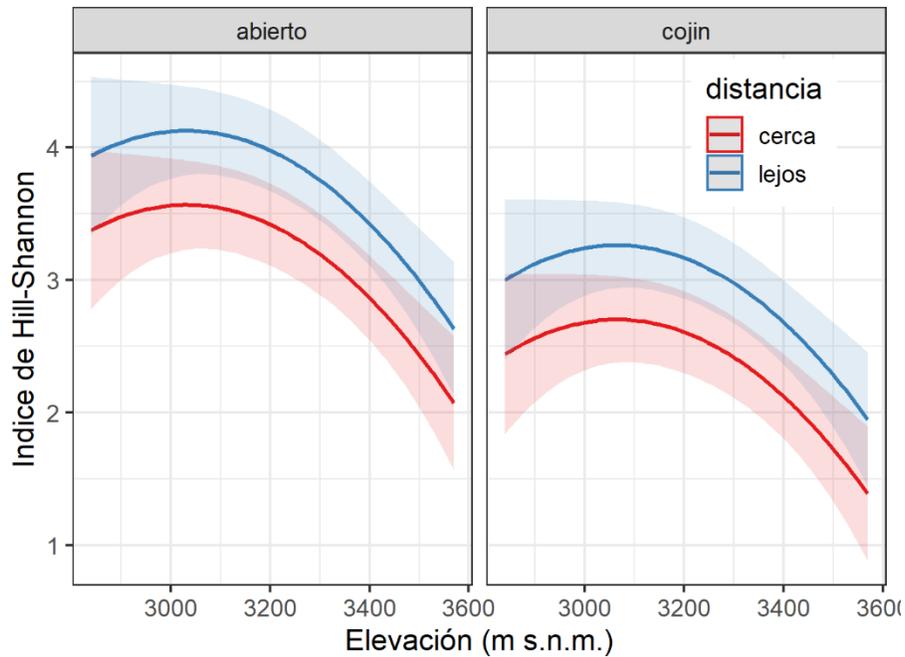


Figura S3.4. Diversidad de especies nativas en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).

Tabla S3.11. Resultado del modelo lineal para el Índice de Interacción Relativa en base a la abundancia de especies nativas en función de la elevación y la distancia al sendero.

RII abundancia nativas			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	0.12	0.04 – 0.19	0.004
Elevación	-0.07	-0.11 – -0.02	0.003
Distancia al sendero [cerca]	-0.00	-0.09 – 0.09	0.985
Elevación ^2	-0.08	-0.12 – -0.03	0.001
Observaciones	189		

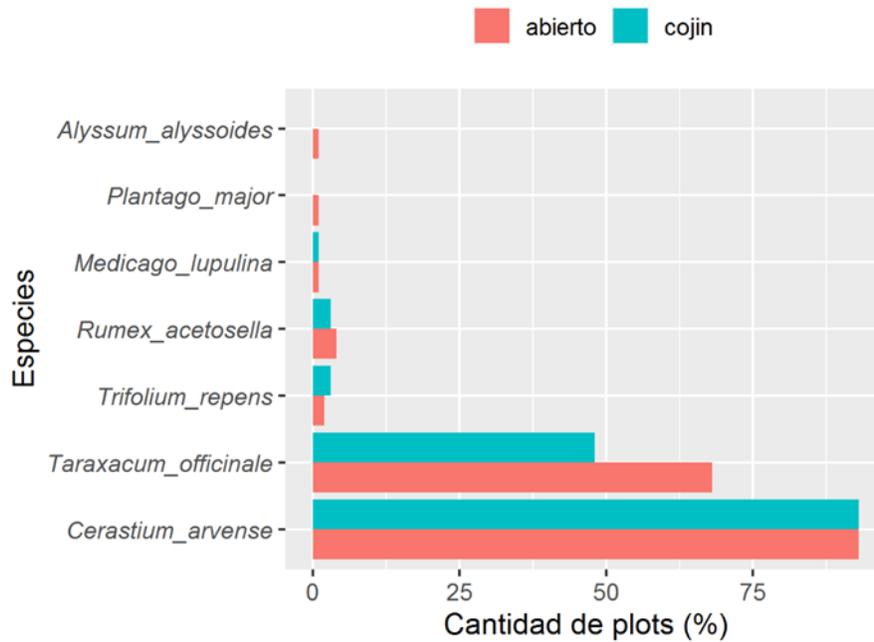


Figura S3.5. Frecuencia de aparición de las exóticas en las parcelas circulares relevadas.

Tabla S3.12. Resultado del modelo lineal generalizado para la riqueza de especies exóticas en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).

Riqueza de especies exóticas			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	0.54	0.38 – 0.70	<0.001
Elevación	-0.20	-0.31 – -0.09	0.001
Tratamiento [cojín]	-0.14	-0.31 – 0.03	0.100
Distancia al sendero [lejos]	-0.12	-0.28 – 0.04	0.146
Elevación ²	0.02	-0.06 – 0.10	0.581
Elevación * Tratamiento [cojín]	-0.06	-0.22 – 0.10	0.486
Observaciones	368		

Tabla S3.13. Resultado del modelo lineal generalizado para abundancia de especies exóticas en función de la elevación, la distancia al sendero y el tratamiento (cojín-espacio abierto).

Abundancia de especies exóticas			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	3.13	2.98 – 3.29	<0.001
Elevación	-0.08	-0.19 – 0.03	0.134
Tratamiento [cojín]	-0.22	-0.38 – -0.07	0.005
Elevación ^2	-0.06	-0.14 – 0.02	0.134
Distancia al sendero [lejos]	-0.06	-0.22 – 0.09	0.425
Elevación * Tratamiento [cojín]	-0.22	-0.38 – -0.07	0.005
Observaciones	368		

Tabla S3.14. Resultado del modelo lineal para el Índice de Interacción Relativa estimado en base a la abundancia de especies exóticas en función de la elevación y la distancia al sendero.

RII abundancia de exóticas			
<i>Predictores</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(Ordenada al origen)	-0.23	-0.35 – -0.12	<0.001
Elevación	-0.10	-0.16 – -0.03	0.004
Distancia al sendero [cerca]	0.07	-0.06 – 0.20	0.288
Elevación ^2	0.07	0.00 – 0.13	0.045
Observaciones	189		

Tabla S3.15. Resultado del modelo lineal generalizado para la riqueza de especies exóticas en función del tratamiento (cojín-espacio abierto) y de la abundancia de nativas.

<i>Predictores</i>	Riqueza de exóticas		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(Ordenada al origen)	0.52	0.41 – 0.63	<0.001
Tratamiento [cojín]	-0.14	-0.30 – 0.02	0.087
Abundancia de nativas	-0.03	-0.15 – 0.09	0.661
Tratamiento [cojín] * Abundancia de nativas	0.11	-0.05 – 0.27	0.178
Observaciones	380		

Tabla S3.16. Resultado del modelo lineal generalizado para la riqueza de especies exóticas en función del tratamiento (cojín-espacio abierto) y de la riqueza de nativas.

<i>Predictores</i>	Riqueza de exóticas		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(Ordenada al origen)	0.51	0.40 – 0.63	<0.001
Tratamiento [cojín]	-0.10	-0.26 – 0.07	0.263
Riqueza de nativas	0.04	-0.06 – 0.13	0.436
Tratamiento [cojín] * Riqueza de nativas	0.07	-0.12 – 0.25	0.477
Observaciones	368		

Tabla S3.17. Resultado del modelo lineal generalizado para la abundancia de especies exóticas en función del tratamiento (cojín-espacio abierto) y de la abundancia de nativas.

<i>Predictores</i>	Abundancia de exóticas		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>P</i>
(Ordenada al origen)	3.03	2.92 – 3.14	<0.001
Tratamiento [cojín]	-0.20	-0.36 – -0.04	0.012
Abundancia de nativas	-0.09	-0.22 – 0.04	0.138
Tratamiento [cojín] * Abundancia de nativas	0.23	0.06 – 0.40	0.005
Observaciones	380		

Tabla S3.18. Resultado del modelo lineal generalizado para la abundancia de especies exóticas en función del tratamiento (cojín-espacio abierto) y de la riqueza de nativas.

<i>Predictores</i>	Abundancia de exóticas		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Parámetro estimado</i>
(Ordenada al origen)	3.04	2.93 – 3.16	<0.001
Tratamiento [cojín]	-0.15	-0.32 – 0.02	0.078
Riqueza de nativas	0.02	-0.08 – 0.12	0.741
Tratamiento [cojín] * Riqueza de nativas	0.11	-0.06 – 0.29	0.227
Observations	368		
AIC	2892.965		

Capítulo 4

Ganadería, senderismo y el establecimiento de una planta exótica invasora en una vega altoandina

Resumen

Las vegas altoandinas son humedales de montaña de gran relevancia para la conservación debido a la biodiversidad que sustentan y a los servicios ecosistémicos que brindan. Estos ambientes están sometidos a una gran presión antrópica debido a la ganadería y al senderismo, lo que las convierte en ambientes muy vulnerables frente a las invasiones de plantas exóticas. En este capítulo propuse evaluar, con un abordaje experimental, el efecto del pisoteo humano y la presencia de ganado sobre la vegetación, y cómo esto influye sobre el establecimiento de la planta exótica más abundante en la zona: el diente de león, *Taraxacum officinale*. Realicé un experimento de siembra bajo diferentes tipos de disturbio en una vega ubicada a 2800 m s.n.m. en los Andes centrales de Argentina. Apliqué cinco tratamientos: herbivoría, pisoteo humano más exclusión de ganado, pisoteo humano más herbivoría, remoción total de la vegetación y exclusión de disturbios. Registré la cobertura, la riqueza y la altura de la vegetación inicial, a las dos semanas posteriores de la aplicación de los tratamientos, a los tres meses y al año para evaluar el efecto de los diferentes disturbios. Sembré semillas de *T. officinale* y registré el número de plantas emergidas cada dos semanas en la primera temporada de crecimiento y al año de la siembra. Evalué el desempeño de *T. officinale* mediante el área foliar específica. Usando modelos lineales generalizados y mixtos evalué los efectos de los tratamientos sobre la emergencia y el desempeño de *T. officinale*. Encontré que la vega responde en el corto plazo a la exclusión de disturbios aumentando significativamente la cobertura y la altura de la vegetación, lo que refleja la gran productividad de estos ambientes. Sin embargo, a pesar de la alta productividad, ante disturbios que implican la remoción total de la vegetación, la cobertura no logra recuperarse en un periodo de un año. Además, encontré que tanto la herbivoría como el pisoteo humano reducen la cobertura y la altura de la vegetación, pero el impacto es mayor cuando ambos disturbios ocurren juntos. *T. officinale* emergió en todos los tratamientos, pero la emergencia fue mayor bajo pisoteo humano más exclusión de ganado. Mis resultados muestran que la vega es vulnerable a la

invasión de especies exóticas de gran capacidad competitiva como *T. officinale* independientemente del disturbio, pero que un disturbio moderado junto con la exclusión del ganado favorece la invasión.

Introducción

La heterogeneidad ambiental debido a las interacciones del clima y la topografía en las montañas da como resultado una gran biodiversidad y endemismos (Korner 2003). Las montañas son importantes no solo por su biodiversidad asociada sino también por los servicios ecosistémicos que brindan a los seres humanos (Korner 2003; Perrigo *et al.* 2020). En las montañas áridas de los Andes, existe un tipo de ambiente de gran relevancia: los humedales de altura conocidos como vegas, mallines o bofedales. Estos humedales están asociados a márgenes de ríos y arroyos o zonas de surgentes de aguas subterráneas y dependen del agua proveniente del deshielo, ocupando espacios reducidos de superficie dentro de la matriz seca (Squeo *et al.* 2006b; Otto *et al.* 2011; Barros *et al.* 2013). Las vegas difieren significativamente en su estructura y dinámica de la vegetación respecto a su entorno y constituyen zonas de gran productividad vegetal (Squeo *et al.* 2006a). La cobertura de la vegetación es cercana al 100% y está compuesta principalmente por juncos, hierbas perennes y gramíneas (Méndez 2007; Barros & Pickering 2015). Estos ambientes albergan especies endémicas, proporcionan un hábitat para la vida silvestre y cumplen un rol importante en la captura de carbono y en la hidrología ya que retienen agua que favorece el crecimiento de la vegetación y reducen la velocidad del flujo de la corriente (Méndez 2007; Olivera & Lardelli 2009; Otto *et al.* 2011).

La dependencia del agua y la gran presión por parte de las actividades antrópicas como la cría de ganado doméstico y el senderismo convierten a las vegas en hábitats muy vulnerables, especialmente ante un escenario de cambio climático (Squeo *et al.* 2006b; Barros *et al.* 2013; Barros & Pickering 2015). Las vegas altoandinas son utilizadas por el ganado para pastorear, lo que puede provocar grandes daños bajo el pastoreo intensivo ya que el ramoneo y el pisoteo reducen la altura y la biomasa de la vegetación, y pueden generar cambios en la composición (Cole *et al.* 2004; Niu *et al.* 2010; Jones *et al.* 2011; Barros *et al.* 2014b). Además, las vegas suelen ser afectadas por la creación de senderos informales utilizados tanto por el ganado como por los visitantes (Barros *et al.* 2013). El pisoteo reduce la cobertura de la vegetación, compacta el suelo favoreciendo procesos erosivos, siendo estos impactos mayores en suelos saturados como los de las vegas en comparación con suelos secos (Willard & Marr 1970; Keeley *et al.* 2003; Gonzales & Arcese 2008; Mingyu *et al.* 2009; Lucas-Borja *et al.* 2011; Barros *et al.* 2013, 2020; Barros & Pickering 2015). Sin embargo, la magnitud del impacto por pisoteo del ganado suele ser mayor en comparación con el pisoteo humano (Weaver & Dale 1978; Cole & Spildie 1998; Mingyu *et al.* 2009; Barros & Pickering 2015). Tanto el pastoreo como las actividades turísticas se concentran principalmente durante el breve período estival cuando ocurren la mayoría de los procesos biológicos aumentando la vulnerabilidad de estos ambientes (Geneletti & Dawa 2009).

El disturbio asociado a las actividades antrópicas como el senderismo y la ganadería en los ecosistemas montañosos aumentan el riesgo de invasión de plantas exóticas, lo cual constituye una amenaza para la diversidad de estos ambientes (Pauchard *et al.* 2009; Barros & Pickering 2014; Barros *et al.* 2014b, 2020; Alexander *et al.* 2016; Liedtke *et al.* 2020). De hecho, el disturbio suele ser el factor principal que define el éxito de las exóticas en comparación con otros factores como la temperatura, la adición de nutrientes y la presión de propágulos en gradientes de estrés asociado a la elevación (Lembrechts *et al.* 2016; Geppert *et al.* 2021). En general, los humedales sujetos a disturbios humanos han resultado ser más susceptibles a las invasiones de plantas exóticas en comparación con humedales presentes en áreas protegidas sin presencia de actividades antrópicas (Nielson *et al.* 2019). Del mismo modo, las vegas altoandinas ubicadas a menores elevaciones suelen estar dominadas por especies exóticas debido a la mayor presión antrópica de las zonas bajas (Méndez 2007). En estas comunidades donde la cobertura vegetal es densa la competencia suele ser la interacción dominante y la colonización de nuevas especies está sujeta a los disturbios (Vittoz *et al.* 2009). La generación de espacios abiertos y la consecuente eliminación de los competidores causada por el disturbio reduce la resistencia biótica y libera recursos que pueden ser aprovechados por los invasores exóticos (Hobbs & Huenneke 1992; Davis *et al.* 2000; Jauni *et al.* 2015). El efecto positivo del disturbio puede verse en la mayor emergencia, supervivencia, floración o crecimiento de las plantas exóticas (Lembrechts *et al.* 2016; Manea *et al.* 2016; Fernandes *et al.* 2017; Orbán *et al.* 2021). Las invasiones de plantas en los humedales pueden alterar la estructura del hábitat, las redes tróficas y las concentraciones de nutrientes en los sedimentos, además de reducir la biodiversidad vegetal y animal (Zedler & Kercher 2004; Lee *et al.* 2017; Roley *et al.* 2018).

Dada la gran relevancia de los humedales en la matriz árida de los Andes centrales, en este capítulo propuse evaluar experimentalmente el efecto del pisoteo humano y la actividad ganadera sobre la vegetación nativa de una vega altoandina, y cómo esto influye en el éxito de una de las especies exóticas más ampliamente distribuidas en la región y particularmente en las vegas: *Taraxacum officinale*. Planteé la hipótesis de que los disturbios por pisoteo humano y la presencia de ganado impactan de manera diferente sobre la vegetación de una vega altoandina. Además, estos impactos sobre la vegetación nativa se traducirán en efectos demográficos positivos sobre *T. officinale* como consecuencia de la reducción de la competencia por parte de la vegetación nativa y liberación de recursos. Por el contrario, ante la eliminación de disturbios la vegetación de la vega responderá en el corto plazo, aumentando la altura, cobertura y riqueza de nativas, lo que implicará efectos negativos sobre *T. officinale*. Para evaluar la diferencia en el impacto de estos disturbios realicé un experimento de campo donde medí los efectos de la exclusión de disturbios, del pisoteo humano, de la herbivoría y del pisoteo humano junto con herbivoría sobre la vegetación nativa y sobre la emergencia de semillas añadidas de *T. officinale*. Predije que la acción del ganado implicaría mayor impacto negativo sobre la vegetación respecto al pisoteo humano debido a la acción directa del ramoneo y el pisoteo animal y, que también el impacto sería mayor cuando pisoteo humano y ganado actúan juntos. El impacto de estos disturbios implicará una disminución

en la cobertura, la altura y la riqueza de especies nativas y conllevará a mayor emergencia y desempeño de *T. officinale*. Espero encontrar que la magnitud del impacto será mayor cuando ambos disturbios están presentes, intermedia cuando solo hay presencia de ganado y menor en sitios con solo pisoteo. Predije además, que ante la eliminación de disturbios aumentará la cobertura, la altura y la riqueza de especies nativas y que esto implicará menor emergencia y desempeño de *T. officinale*.

Metodología

Área de estudio

Este estudio experimental se llevó a cabo en una vega de 2 ha ubicada a 2800 m s.n.m., en el Parque Provincial Cordón del Plata. A la vega se accede a pie o a caballo a través de la Quebrada de los Morteritos, una zona de gran afluencia turística por actividades de senderismo y cabalgatas y constituye una vía de acceso principal a los cerros Platita (4400 m s.n.m.) y el Cerro Negro (5370 m s.n.m.). Además, en la zona se desarrolla ganadería extensiva, principalmente de vacas y caballos. En la vega hay signos de alta carga de pastoreo equino y vacuno, pero a diferencia de otras vegas del Cordón del Plata esta vega no es atravesada por senderos, por lo tanto, hay menor pisoteo humano, ya que el sendero principal se ubica a aproximadamente 70 m del borde de la vega.

El clima es frío y seco, con precipitaciones concentradas principalmente en el invierno, entre mayo y agosto (Morello *et al.* 2012). La precipitación media anual es de 398 mm (1979-2015) y la temperatura media anual del aire registradas en la estación meteorológica Vallecitos (2550 m s.n.m.) es de 6,1°C (1979-2007) (Trombotto *et al.* 2020). La vega se asocia a una vertiente de agua permanente, los suelos son arcillosos a franco-arcillosos con alto contenido de materia orgánica (promedio de 75% +/- 15%) (Tabla S4.28). La dinámica del flujo de agua dentro de las vegas varía espacialmente y estacionalmente, cerca de la superficie la saturación del suelo es intermitente, llegando a anegarse en algunos sectores y a mayor profundidad el suelo está siempre saturado (Squeo *et al.* 2006b).

La vegetación de la vega está compuesta por comunidades dominadas por *Werneria pygmaea* acompañada por otras especies abundantes como *Colobanthus quitensis* y *Phylloscirpus acaulis*; comunidades dominadas por *Eleocharis albibractea* en suelos saturados en agua acompañada por *Polypogon monspeliensis* y *Pratia repens*; comunidades de *Carex gayana*, características de suelos anegados permanentemente con agua superficial o temporalmente superficial en sitios planos y con agua estancada o con lento movimiento. En los sitios más degradados por la presión de pastoreo del ganado domina la comunidad

de la exótica *Trifolium repens*, acompañada por otras exóticas como *Medicago lupulina*, *Poa pratensis* y *Taraxacum officinale* (Méndez 2007).

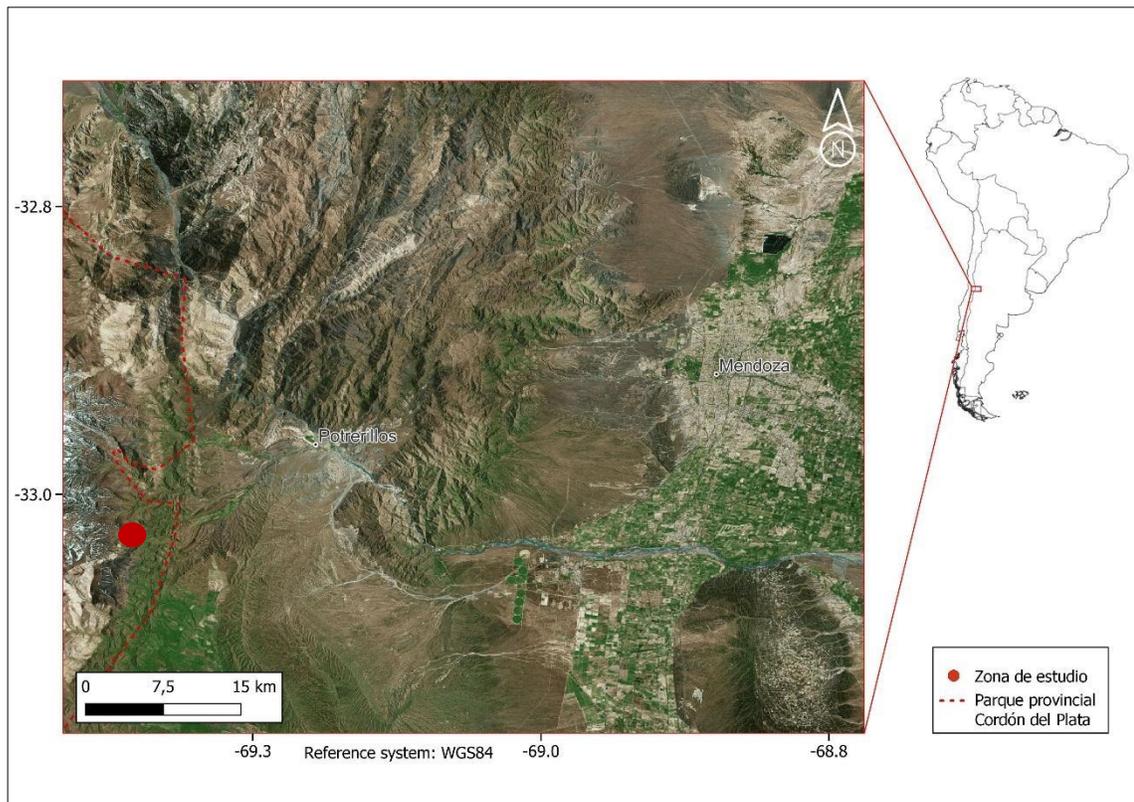


Figura. 4.1. Ubicación del área de estudio. Imagen Bing Maps (Crédito de la imagen: Quentin Vandemoortele).

Especie focal: *Taraxacum officinale*

Taraxacum officinale pertenece a la familia Asteraceae, es de origen europeo y es una de las especies exóticas más ampliamente distribuidas a nivel global (Holm *et al.* 1997), coloniza grandes elevaciones en los Andes áridos y como indiqué en el Capítulo 1, es la especie exótica más abundante en mi zona de estudio (Méndez *et al.* 2006; Méndez 2007; Alexander *et al.* 2011b; McDougall *et al.* 2011; Molina-Montenegro *et al.* 2012). Es una hierba perenne sin tallo, con raíces profundas, que tiene una raíz pivotante gruesa y hojas en rosetas al nivel del suelo (Fig.4.2). Se reproduce apomícticamente por semilla, aunque se han descrito biotipos de reproducción sexual, y también vegetativamente a través de segmentos de raíces (Holm *et al.* 1997). Cada planta tiene uno o más capítulos o cabezas de flores de 2 a 5 cm de diámetro. Cada capítulo tiene un compuesto de 50–250 liguladas o flores liguladas pequeñas de color amarillo brillante (Holm *et al.* 1997). Tanto las temperaturas altas como las bajas del suelo provocaron la liberación de la latencia en las semillas de *T.*

officinale. Bajo prolongadas temperaturas bajo cero junto con hidratación de los aquenios disminuye la viabilidad de las semillas (Bochenek *et al.* 2008). Es una especie palatable, de calidad forrajera por sus niveles altos de proteína bruta y digestibilidad de la materia seca (Ormaechea *et al.* 2015).

T.officinale tiene una amplia tolerancia climática ya que presenta una gran plasticidad fenotípica y genotípica, en respuesta tanto a las fluctuaciones en las condiciones ambientales como a cambios en las condiciones bióticas (Vavrek 1998; Molina-Montenegro *et al.* 2012). Los individuos de esta especie que crecen en ambientes de gran altitud, presentan mayor concentración de pigmento fotoprotectores para disipar la energía en exceso evitando la fotoinhibición (pigmentos implicados en el ciclo de las xantofilas), en respuesta a la mayor intensidad de luz, respecto a los que crecen en zonas de baja elevación. En poblaciones de mayores elevaciones también se ha encontrado mayores ángulos foliares, lo que constituye una estrategia clave para mantener un alto rendimiento fisiológico en estos ambientes. Esta adaptación fenotípica brinda mayor protección a mayor intensidad lumínica y permite mantener la capacidad fotosintética y crecimiento normal (Molina-Montenegro & Cavieres 2010; Molina-Montenegro *et al.* 2012). También se ha detectado que a mayores elevaciones presentan mayor circularidad en la morfología foliar lo que disminuye el perímetro de contacto con el aire circundante, lo cual repercute en un menor intercambio calórico con el ambiente. Esto podría significar una menor pérdida de calor, debido a que se generaría un gradiente térmico mayor desde el centro de la hoja hacia la periferia, aumentando el desacople térmico entre la hoja y el ambiente (Molina-Montenegro & Cavieres 2010). Es una especie con gran capacidad competitiva y tiene el potencial de alterar los servicios polinizadores a las especies nativas coflorecientes por la competencia por polinizadores, limitando el transporte de polen afectando la reproducción de las especies nativas (Muñoz & Cavieres 2008, 2019; Molina-Montenegro *et al.* 2012).

En sectores de los Andes caracterizados por elevada aridez, como en el Parque Provincial Aconcagua, *T. officinale* se encuentra principalmente restringida a las comunidades de vegas degradadas, siendo menos frecuente fuera de las mismas (Méndez *et al.* 2006; Barros & Pickering 2014), mientras que, en sectores más húmedos como el Parque Provincial Cordón del Plata, esta especie es abundante tanto en vegas como fuera de las mismas (Méndez 2007).



Fig. 4.2. Flor y fruto de *Taraxacum officinale*.

Diseño experimental y relevamientos

Para evaluar el efecto de la ganadería y del pisoteo humano sobre la vegetación de la vega y su efecto sobre el establecimiento de *T. officinale*, realicé un experimento en 100 parcelas de 30 cm x 30 cm distribuidas en 20 bloques cada uno con 5 parcelas. Para la ubicación de los bloques se evitaron sitios anegados de manera permanente, es decir con agua superficial. Cada bloque incluyó cinco tratamientos distribuidos al azar. La distancia entre las parcelas dentro del bloque fue de 40 cm. Marqué las parcelas con estacas de diferentes colores según el tratamiento y las identifiqué con precintos numerados. Los cinco tratamientos consistieron en (Fig. 4.3): 1) **herbivoría**, que representa la situación actual de la vega y consistió en dejar las parcelas expuestas a la acción de ramoneo y pisoteo del ganado presente sobre la vega; 2) **pisoteo humano más exclusión de ganado**, que consistió en realizar 800 pisadas sobre el lugar, las cuales fueron realizadas homogéneamente realizando 200 pasadas orientadas a cada punto cardinal, y posteriormente excluir al ganado mediante una clausura de 40 cm de lado confeccionada con malla de hierro de 14 cm de trama; 3) **pisoteo humano + herbivoría**, que consistió en realizar 800 pisadas como en el tratamiento anterior y dejar expuesta la parcela al ganado; 4) **remoción total**, que consistió en remover mecánicamente con una pala la capa superficial de la vegetación, simulando un disturbio más extremo, dejando expuesta la parcela al ganado; 5) **exclusión total**, que consistió en excluir el pisoteo y la herbivoría, colocando una clausura de las mismas características descriptas anteriormente sin aplicar los tratamientos de pisoteo y remoción de la vegetación.

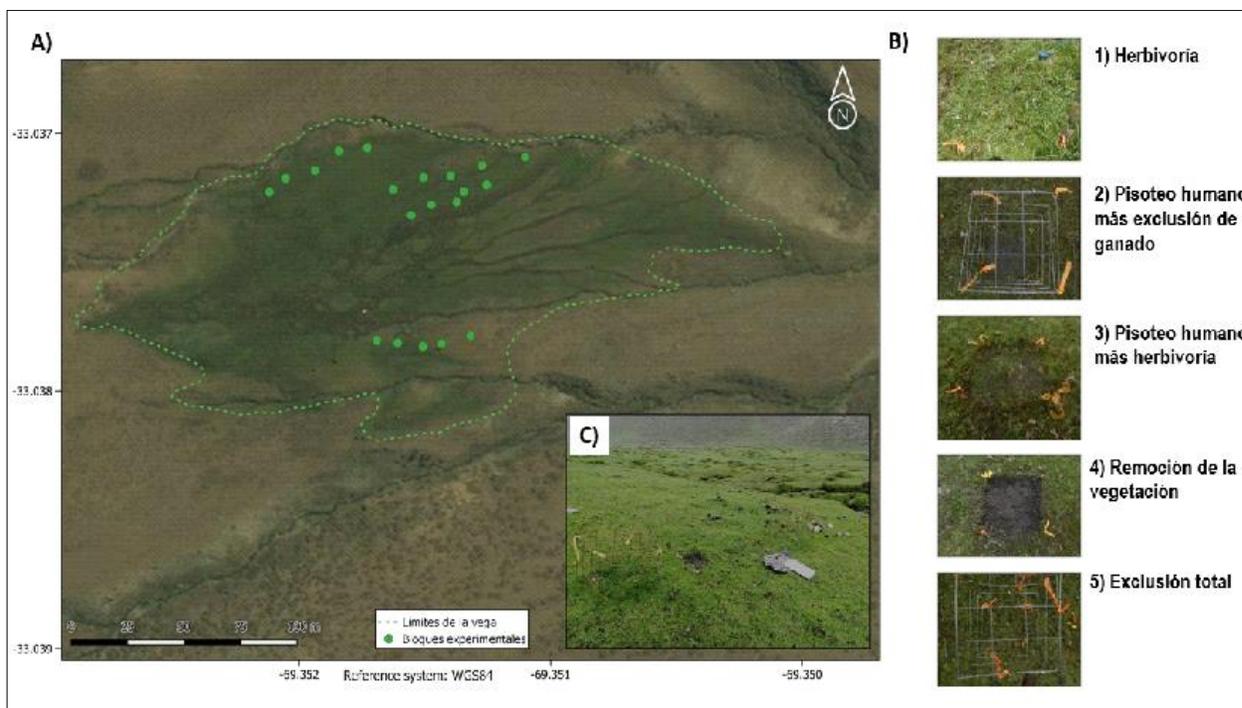


Figura. 4.3. A) Límites de la vega estudiada y ubicación de los 20 bloques experimentales (cada uno compuesto por 5 parcelas). Imagen Bing Maps (Crédito de la imagen: Quentin Vandemoortele). B) Vistas representativas de los cinco tratamientos aplicados a las parcelas experimentales. C) Foto general de la vega con un bloque experimental incluyendo los 5 tratamientos.

Inicié el experimento en diciembre de 2019 y lo finalicé en enero del 2021, cuando removí todas las plantas de *T. officinale* germinadas y todos los materiales (clausuras, estacas y precintos) (Fig. 4.4).

Relevamientos de la vegetación

Para evaluar el efecto de los diferentes tratamientos sobre la vegetación residente, realicé relevamientos en cuatro momentos: previo a la aplicación de los tratamientos, a las dos semanas, a los tres meses y al año de aplicación de los tratamientos. Realicé el relevamiento mediante 50 puntos de toque distribuidos uniformemente en cada parcela, registrando las especies presentes en cada punto. Colecté ejemplares de las especies que no pude identificar en el campo y posteriormente las identifiqué mediante comparación con especímenes de herbario y claves taxonómicas en el Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA, CCT CONICET Mendoza). Para la clasificación de las especies de acuerdo a su origen consideré la base de datos del Instituto de Botánica Darwinion (Instituto de Botánica Darwinion 2018). A su vez medí la altura de la vegetación en 10 puntos distribuidos homogéneamente en cada parcela.

Siembra y evaluación del desempeño de T. officinale

Para evaluar el efecto de los diferentes tratamientos sobre la emergencia de *T. officinale* sembré 100 semillas de esta especie por parcela luego de las dos semanas de aplicación de los tratamientos. Las semillas fueron colectadas en la zona en noviembre de 2019. Para evaluar la viabilidad de las semillas y confirmar que las semillas empleadas en el experimento eran viables utilicé la prueba de Tetrazolio (Kearns & Inouye 1993) en 225 semillas (9 repeticiones de 25 semillas). Sembré 100 semillas por parcela, agrupadas de a 10 semillas en 10 puntos de la parcela marcados en el cuadrante para poder seguir la germinación. Sembré las semillas a 5 mm de profundidad, ya que la siembra superficial favorece la germinación (Letchamo & Gosselin 1996) y humedecí la tierra con un gotero para asegurar la fijación de la semilla al terreno. Durante la primera temporada de crecimiento visité la vega cada dos semanas para registrar las plántulas de *T. officinale* emergidas, realizando en total cinco registros en la primera temporada y uno al año.

Para evaluar el desempeño de *T. officinale* en los diferentes tratamientos registré el área foliar específica (en inglés: specific leaf area, SLA, mm²/mg; Cornelissen *et al.* 2003) y el contenido de materia seca de la hoja (en inglés: Leaf dry-matter content, LDMC, %; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). El área foliar específica es un indicador de la tasa de crecimiento relativo potencial y suele responder a la herbivoría (Díaz *et al.* 2001; Garnier *et al.* 2007). El contenido de biomasa seca de la hoja es la masa seca al horno (mg) de una hoja, dividida por su masa fresca saturada de agua (g). Esta medida está relacionada con la densidad media de los tejidos de la hoja y se ha demostrado que se correlaciona negativamente con la tasa de crecimiento relativo potencial y positivamente con la duración de la vida de la hoja (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Colecté las plantas y las transporté al laboratorio en bolsas ziploc en una conservadora. En el laboratorio seleccioné la hoja más grande de cada planta, la escaneé, medí el peso fresco y el peso seco luego de 72 hs. en estufa a 60°C. Con el software *Image-J* medí el área foliar y luego calculé el área foliar específica mediante el cociente entre el área foliar (mm²) y el peso seco (mg).

Conteo e identificación de heces de herbívoros

Para identificar la abundancia de herbívoros que pastoreaba en la vega hice 4 transectas de 5 m x 50 m donde conté e identifiqué todas las heces presentes, tanto de ganado doméstico como de especies nativas.

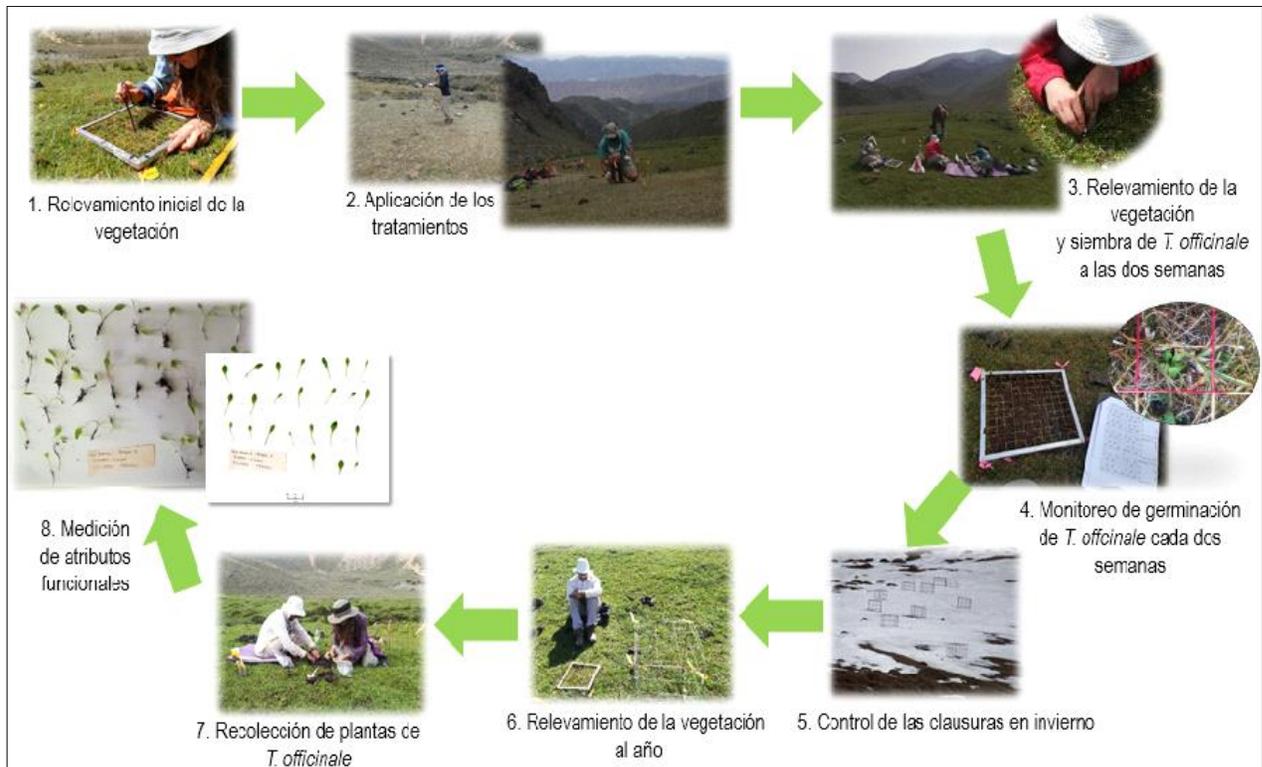


Figura. 4.4 Síntesis de la metodología de campo.

Análisis de datos

Efecto del disturbio sobre la vegetación

Para caracterizar el efecto de los disturbios asociados a los tratamientos sobre la vegetación nativa consideré las siguientes variables respuesta: **cobertura de especies nativas** representada por el número de toques, la **riqueza de especies nativas** (número de especies nativas por parcela) y la **altura promedio de la vegetación**. Para la cobertura y la riqueza utilicé modelos lineales generalizados mixtos, considerando distribución binomial negativa y con función de enlace logarítmica empleando la función *glmmTMB* (Brooks *et al.* 2017). Para la altura de la vegetación, transformé la variable altura aplicándole el logaritmo y luego utilicé un modelo lineal mixto empleando la función *lmer* del paquete *lme4* (Bates *et al.* 2017). Como factor aleatorio consideré la identidad de cada bloque ya que puede haber diferencias asociadas a las particularidades de la ubicación de cada bloque y, por ende, las parcelas del mismo bloque estarán en condiciones más parecidas respecto a las parcelas de otros bloques. Para cada variable respuesta, realicé un modelo por cada momento de medición: inicial, para corroborar que no había diferencias previo a la aplicación de los tratamientos; dos semanas posteriores a la aplicación de los tratamientos (corto plazo), brindando información de la resistencia de la vegetación (la capacidad de la vegetación para soportar los disturbios); a los tres meses (mediano plazo),

es decir al final de la temporada de crecimiento de la vegetación. Al año (largo plazo) se midieron las mismas variables de vegetación para conocer la resiliencia de la vegetación, es decir la capacidad de la vegetación de recuperarse del disturbio. En los modelos realizados para el año, eliminé 12 repeticiones del tratamiento exclusión total y 10 repeticiones del tratamiento pisoteo más exclusión de herbivoría debido a que las clausuras habían sido arrancadas por el ganado y la vegetación de la parcela tenía indicios de ramoneo.

*Efecto del disturbio sobre la emergencia y el desempeño de *T. officinale**

Para evaluar si hubo diferencias en el **número de plantas emergidas de *T. officinale*** entre los diferentes tratamientos ajusté un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial negativa y función de enlace logarítmica, usando la función *glmmTMB* (Brooks *et al.* 2017). Como factor aleatorio consideré la identidad de cada bloque anidado en el número de registro. El número de registro hace referencia a las seis fechas donde registré el número de plantas que habían germinado en cada parcela. Para el **área foliar específica** y para el **contenido de materia seca de la hoja** utilicé un modelo lineal mixto usando la función *lmer*, considerando como factor aleatorio la identidad de cada bloque.

En todos los modelos usé la función *glht* del paquete *multcomp* para evaluar diferencias entre todos los tratamientos (Bretz *et al.* 2022). Los gráficos de predicciones del modelo los realicé con la función *plot* del paquete *ggeffects* (Lüdtke 2021).

Resultados

En los relevamientos de vegetación detecté 26 especies nativas, 7 especies exóticas y 5 que no pude identificar (Tablas S4.6). Las especies exóticas más abundantes y que estuvieron presentes en todos los tratamientos y momentos de medición fueron *Trifolium repens* y *Taraxacum officinale* (Tabla S4.1). Luego de la aplicación de los tratamientos, detecté tres especies exóticas que no habían sido registradas en la medición inicial, pero cuya presencia fue eventual: *Arenaria serpyllifolia* en una parcela bajo **pisoteo humano más exclusión** (1 individuo), *Erodium cicutarium* en cuatro parcelas de **pisoteo humano más herbivoría** y cuatro **parcelas con remoción total** (1 individuo por parcela), *Rumex acetosella* en una parcela con **pisoteo humano más herbivoría** (1 individuo) y en una parcela de **pisoteo humano más exclusión** (1 individuo). Sin embargo, esto no implicó diferencias significativas en la riqueza de especies exóticas entre los tratamientos (Tablas S4.2, S4.3, S4.4, S4.5). Las familias de especies nativas más dominantes en términos de cobertura fueron las Cyperaceae, Asteraceae y Juncaceae (Fig. S4.1). Las especies nativas más abundantes fueron *Eleocharis pseudoalbibracteata* y *Carex gayana*. El 77% de las heces contadas corresponden a caballos y el restante 33% a vacas. No detecté heces de fauna nativa sobre la vega.

Efecto del disturbio sobre la vegetación

Tanto la cobertura como la riqueza de nativas y la altura de la vegetación fueron similares en todas las parcelas previo a la aplicación de los tratamientos (medición inicial) (Fig. 4.5, A; 4.6, A; 4.7, A; Tablas S4.8; S4.13; S4.18)

La cobertura de especies nativas (Tabla S4.7), a las dos semanas de aplicación de los tratamientos, fue mayor en el tratamiento con **exclusión total** respecto al resto de los tratamientos, además no hubo diferencias entre la **herbivoría** y el **pisoteo humano más exclusión**. En los tratamientos de **pisoteo humano más herbivoría** la cobertura fue menor que en las parcelas con solo **herbivoría**. En las parcelas con **remoción total**, no hubo rebrote de vegetación al cabo de dos semanas (Fig. 4.5, B; Tabla S4.9). Al final de la temporada de crecimiento, es decir a los tres meses de la aplicación de los tratamientos, encontré que la cobertura de la vegetación nativa en la **exclusión total** siguió siendo mayor que en el resto de los tratamientos. Además, no hubo diferencias entre la **herbivoría**, el **pisoteo humano más exclusión** y el **pisoteo humano más herbivoría**, mientras que las parcelas con **remoción total de la vegetación**, hubo rebrote, pero la cobertura siguió siendo menor que en el resto de los tratamientos (Fig. 4.5, C; Tabla S4.10). Al año desde el inicio del experimento, no encontré diferencias en la cobertura entre las parcelas con **exclusión total** y las que tuvieron **pisoteo humano más exclusión**. En estos tratamientos la cobertura fue mayor respecto a los que estuvieron expuestos a la acción del ganado (tratamiento de **herbivoría** y tratamiento de **pisoteo humano más herbivoría**). La cobertura continuó siendo menor en las parcelas con **remoción total de la vegetación** (Fig. 4.5, D; Tabla S4.11).

Respecto a la riqueza nativa (Tabla S4.12), a las dos semanas no detecté diferencias entre los tratamientos, excepto en el tratamiento sujeto a **remoción total de la vegetación**, donde la riqueza fue menor como consecuencia de la eliminación de la vegetación (Fig. 4.6, B; Tabla S4.14). A los tres meses, debido al rebrote de la vegetación en las parcelas con **remoción total**, la riqueza de nativas en este tratamiento fue similar a la de los tratamientos **pisoteo humano más exclusión** y **pisoteo humano más herbivoría** (Fig. 4.6 C; Tabla S4.15). Al cabo de un año no hubo diferencias significativas en la riqueza entre los diferentes tratamientos (Fig. 4.6, D; Tabla S4.16).

Respecto a la altura de la vegetación (Tabla S4.17), a las dos semanas fue mayor en el tratamiento con **exclusión total** respecto al resto y no hubo diferencias entre los demás tratamientos (Fig. 4.7, B; Tabla S4.19). A los tres meses no detecté diferencias entre los tratamientos **exclusión total** y **pisoteo humano más exclusión**; además, en estos tratamientos la altura de la vegetación fue mayor que en las parcelas con **herbivoría** y **pisoteo más herbivoría**. Si bien hubo rebrote en las parcelas con **remoción total**, como esperaba, la altura de la vegetación fue menor que en el resto de los tratamientos (Fig. 4.7, C; Tabla S4.20). Transcurrido

un año, la altura de la vegetación fue similar entre los tratamientos expuestos al ganado (**herbivoría, pisoteo humano más herbivoría y remoción total**), siendo menor en estos tratamientos respecto a las parcelas con exclusión (**exclusión total y pisoteo humano más exclusión**) (Fig.4.7, D; Tabla S4.21).

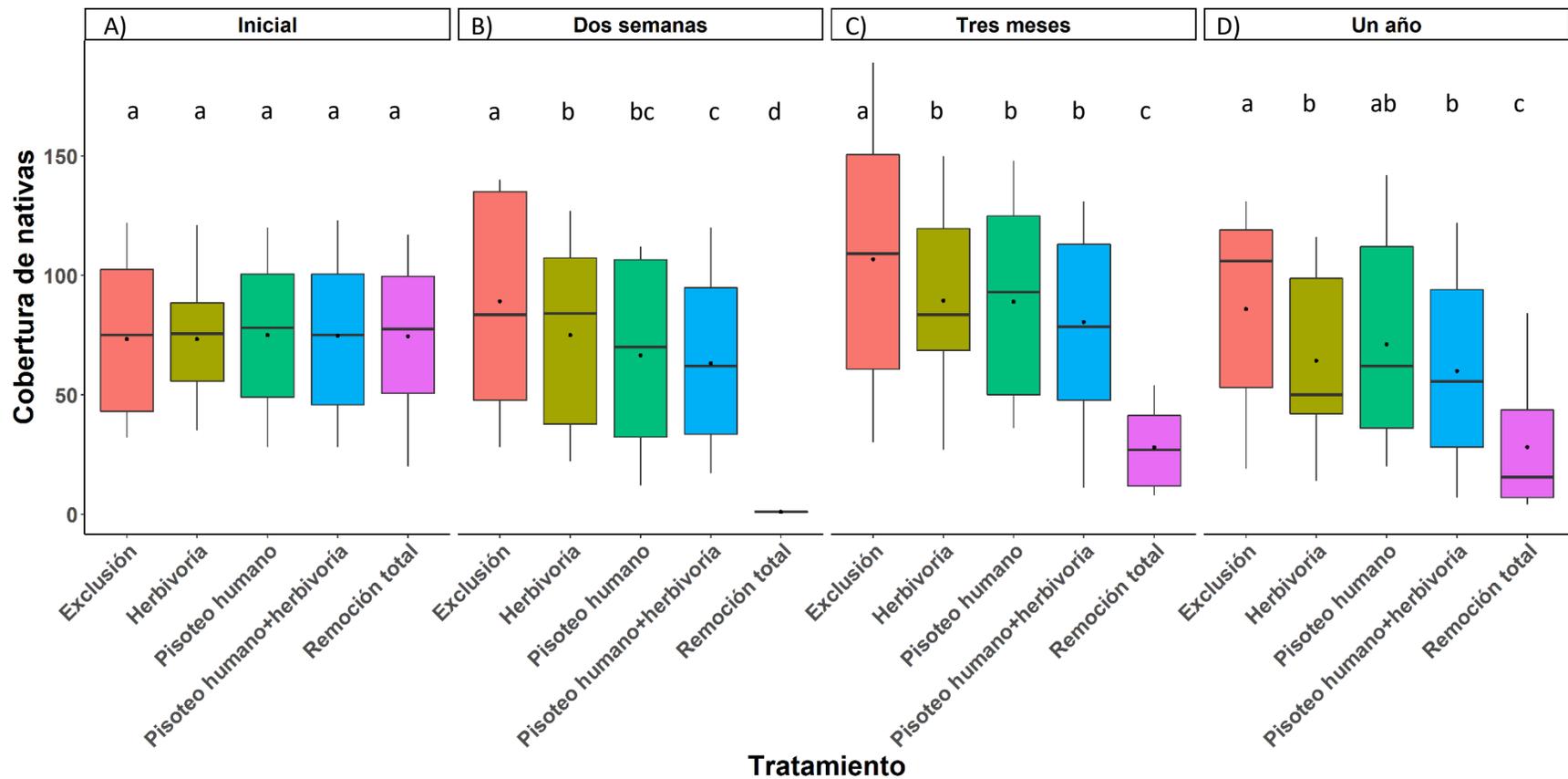


Figura. 4.5. Efecto en la **cobertura de la vegetación nativa**: A) previo a la aplicación de los tratamientos, B) a las dos semanas, C) a los tres meses y D) al año de aplicación de los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de acuerdo a las pruebas post-hoc. La longitud de la caja muestra el rango intercuartílico de la muestra, la línea a través de la caja indica la mediana, los bigotes de la caja indican el valor máximo y mínimo de la variable respuesta, el punto indica la media.

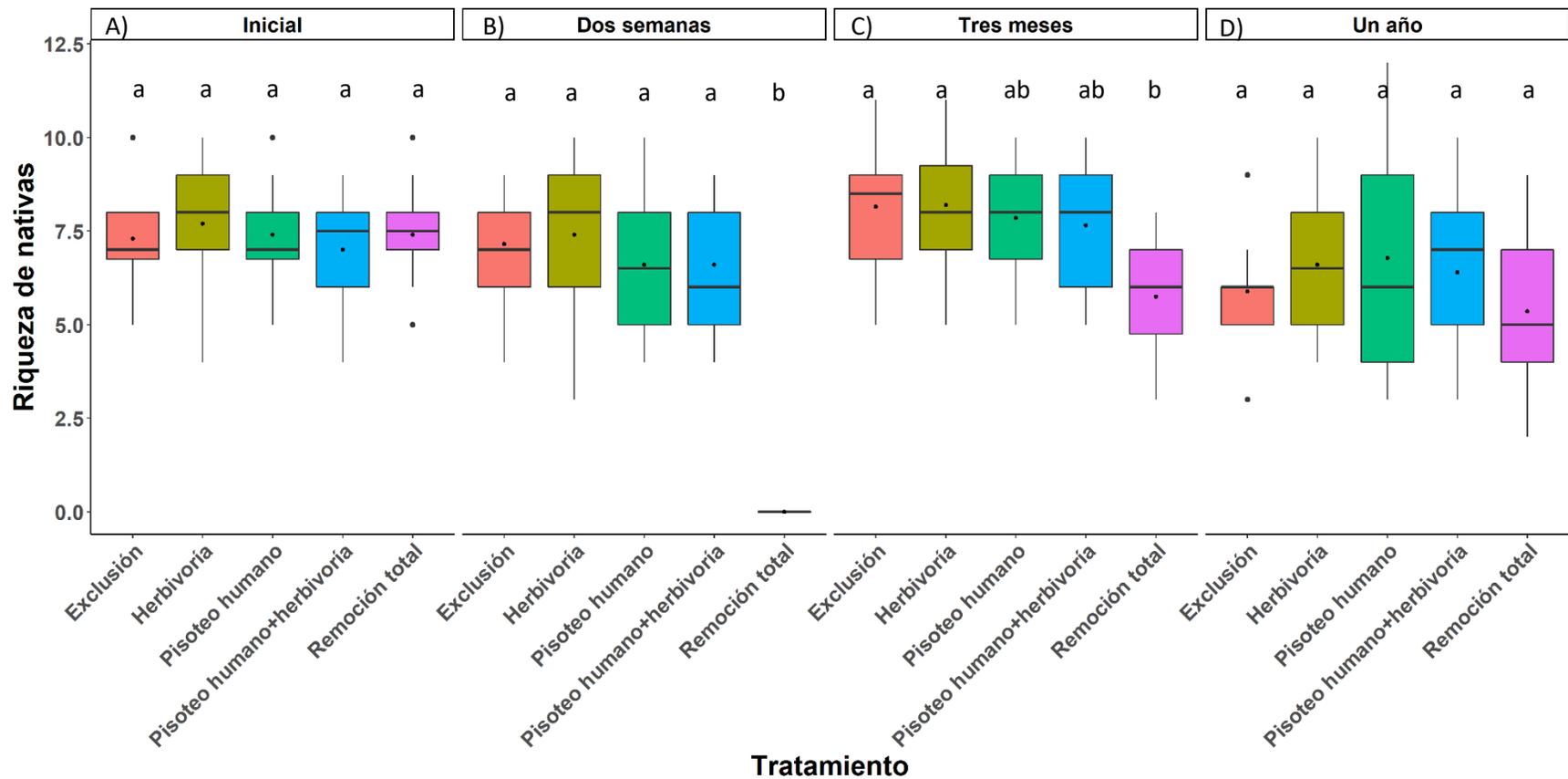


Figura. 4.6. Efecto en la **riqueza de nativas**: A) previo a la aplicación de los tratamientos, B) a las dos semanas, C) a los tres meses y D) al año de aplicación de los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de acuerdo a las pruebas post-hoc. La longitud de la caja muestra el rango intercuartílico de la muestra, la línea a través de la caja indica la mediana, los bigotes de la caja indican el valor máximo y mínimo de la variable respuesta, el punto indica la media.

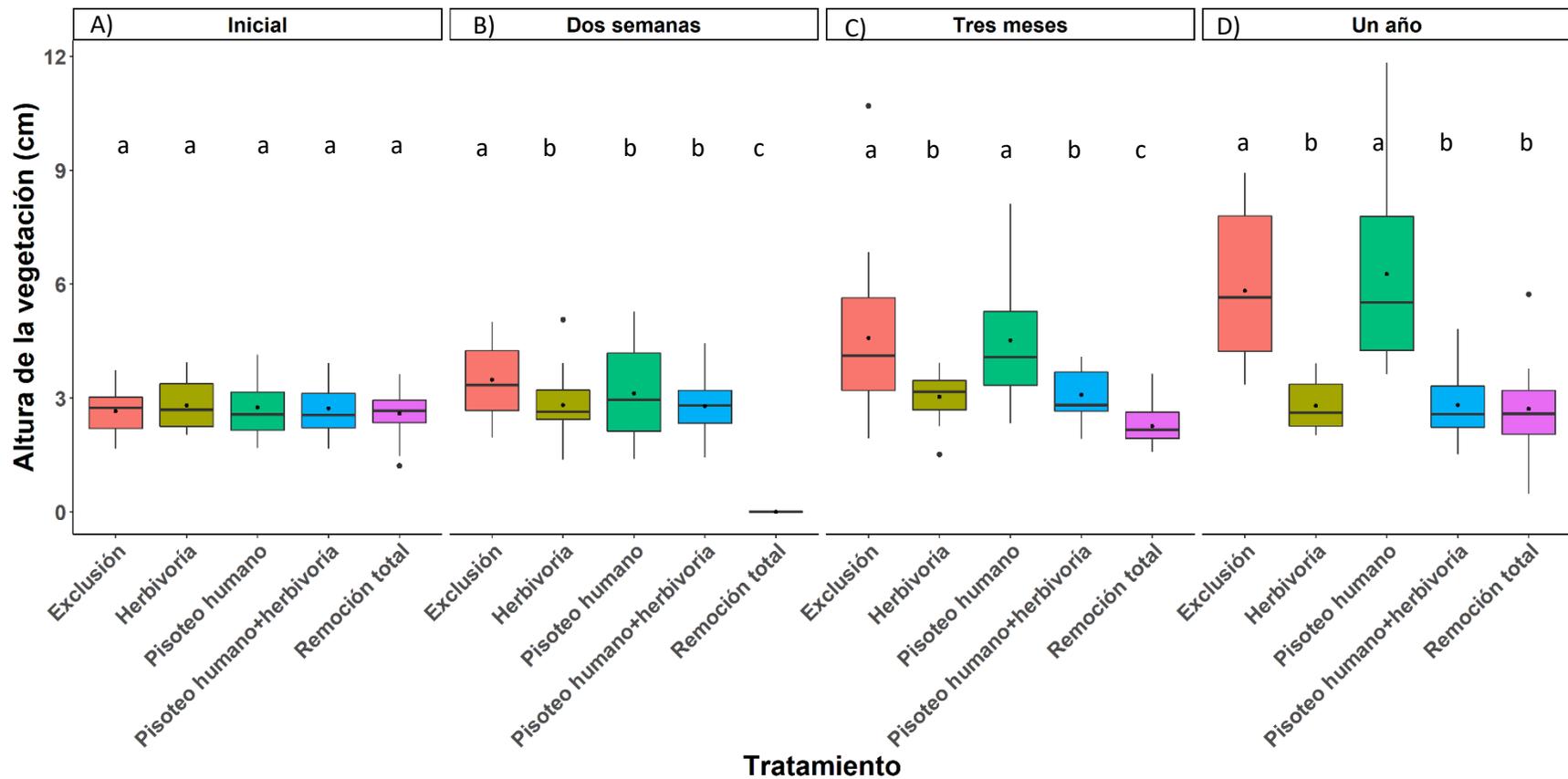


Figura. 4.7. Efecto en la **altura de la vegetación**: A) previo a la aplicación de los tratamientos, B) a las dos semanas, C) a los tres meses y D) al año de aplicación de los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de acuerdo a las pruebas post-hoc. La longitud de la caja muestra el rango intercuartílico de la muestra, la línea a través de la caja indica la mediana, los bigotes de la caja indican el valor máximo y mínimo de la variable respuesta, el punto indica la media.

Efecto del disturbio en la emergencia y desempeño de *T. officinale*

Taraxacum officinale emergió en todos los tratamientos; sin embargo, la emergencia fue mayor en el tratamiento que tuvo **pisoteo humano más exclusión** respecto al resto de los tratamientos y fue menor en las parcelas con **remoción total** que en las parcelas con **exclusión total** y con **pisoteo humano más exclusión** (Fig. 4.8, A, Tablas S4.22; S4.23). El área foliar específica (SLA) fue menor en el tratamiento con **remoción total** respecto al resto de los tratamientos. Entre el resto de los tratamientos no hubo diferencias significativas (Fig. 4.8, B, Tablas S4.24, S4.25). No hubo diferencias en el contenido de materia seca de la hoja (LDMC) entre los tratamientos (Fig. 4.8, C, Tablas S4.26, S4.27).

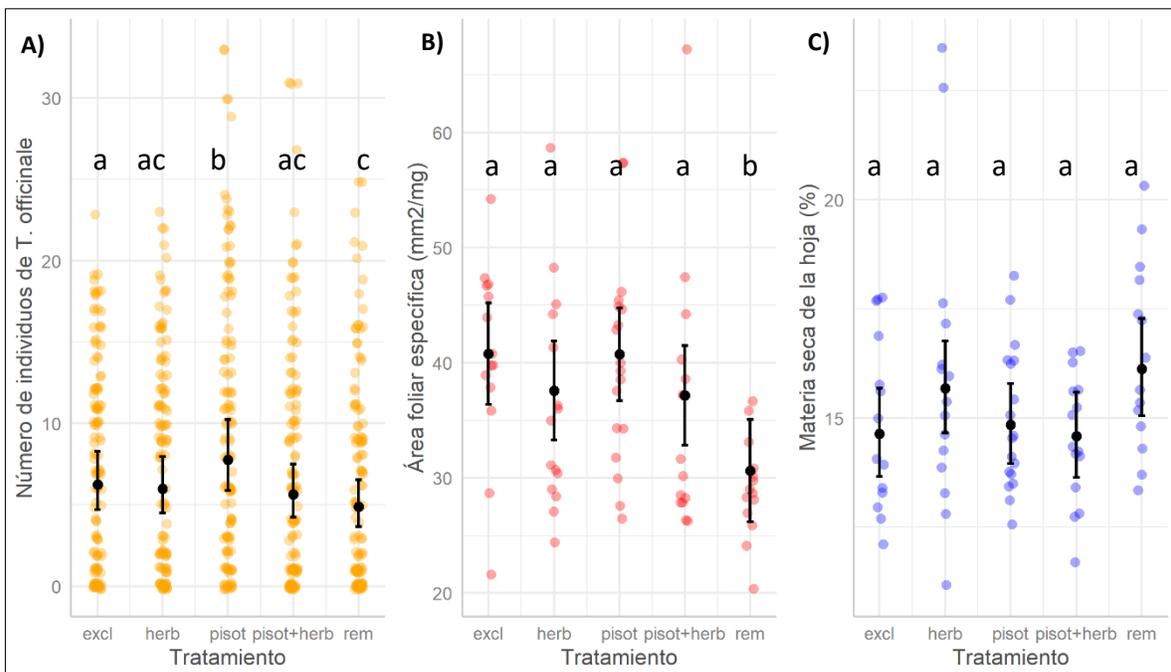


Figura 4.8. Emergencia y desempeño de *T. officinale*. A) Predicciones del modelo lineal generalizado mixto para la **emergencia de *T. officinale***; B) Predicciones del modelo lineal para el **área foliar específica de *T. officinale*** y C) Predicciones del modelo lineal para el **Contenido de Materia seca de la hoja (%)** para los diferentes tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos de acuerdo a las pruebas post-hoc, las barras representan los intervalos de confianza, los puntos de colores representan los datos. Tratamientos: *excl*: exclusión total, *herb*: herbivoría, *pisot*: pisoteo humano más exclusión, *pisot + herb*: pisoteo humano más herbivoría, *rem*: remoción total de la vegetación.

Discusión

En este capítulo evalué el efecto de diferentes tipos de disturbio sobre la vegetación residente de una vega altoandina y cómo esto influye sobre la emergencia de las plántulas de *T. officinale* y su área foliar específica y contenido de materia seca de la hoja. Como esperaba, encontré que los disturbios por pisoteo humano y la presencia de ganado impactan sobre la cobertura y la altura de la vegetación, y que el impacto es mayor cuando ocurren ambos disturbios juntos, pero la riqueza de especies no fue afectada. Además, mis resultados mostraron que la vega responde en el corto plazo a la exclusión de disturbios aumentando significativamente la cobertura y altura de la vegetación, lo que refleja la gran productividad de estos ambientes. Sin embargo, a pesar de la alta productividad, ante disturbios que implican la remoción total de la vegetación, como sucede con el trazado de senderos y caminos, la cobertura no logra recuperarse en un periodo de un año. Además, encontré que *T. officinale* emergió en todos los tratamientos, pero la emergencia fue en promedio un 27% mayor bajo pisoteo humano más exclusión de ganado. Mis resultados muestran que la vega es vulnerable a la invasión de especies exóticas de gran capacidad de dispersión y crecimiento como *T. officinale*, pero que un disturbio moderado como el pisoteo humano combinado con la ausencia de ganado favorece la invasión.

Efecto del disturbio sobre la vegetación

Los resultados de trabajos previos coinciden con lo que encontré en mi estudio en cuanto a los efectos negativos del pisoteo humano (Mingyu *et al.* 2009; Barros & Pickering 2015; Li *et al.* 2020) y del uso del ganado (Mingyu *et al.* 2009; Jones *et al.* 2011; Barros *et al.* 2014b; Barros & Pickering 2015) en vegas y prados de montaña sobre la cobertura y la altura de la vegetación. Esto quedó evidenciado por el hecho de que, ante la exclusión total de disturbio, la cobertura y la altura de la vegetación fueron mayores que en el resto de los tratamientos, notándose el efecto a partir de las dos semanas de iniciado el experimento. Estos resultados coinciden con los de Barros *et al.* (2014), quienes también detectaron respuestas en la altura y en la cobertura en el corto plazo (tres meses) a la exclusión de disturbio en vegas altoandinas reflejando la alta productividad de estos ambientes.

En relación al ganado, contrario a mi predicción, su efecto fue igual que el efecto del pisoteo humano en el corto plazo (dos semanas), ya que no encontré diferencias en la cobertura y altura entre los tratamientos con **pisoteo humano más exclusión** y el tratamiento **herbivoría**. No obstante, al año, la altura y la cobertura se recuperaron en los sitios con **pisoteo humano más exclusión**, mientras que las parcelas bajo **herbivoría** estas variables fueron menores que en la **exclusión total** de disturbio. Cuando hubo pisoteo y las parcelas quedaron expuestas a la acción del ganado, el impacto en la cobertura a las dos semanas fue mayor que si **hubo pisoteo o solo herbivoría**, lo cual confirma mi predicción respecto a que cuando los dos disturbios

están juntos el impacto es mayor. Sin embargo, a los tres meses ya no hay diferencias en la cobertura y en la altura entre **pisoteo humano más herbivoría** respecto a la **herbivoría**. La menor cobertura y altura de la vegetación en parcelas expuestas a la acción del ganado respecto a las que tuvieron clausura puede explicarse debido a que la vegetación de la vega está dominada por gramínoideas (ciperáceas principalmente, juncáceas y en menor medida poáceas) siendo estos grupos funcionales los preferidos por el ganado (Adler *et al.* 2005) y, por lo tanto, su frecuencia y biomasa disminuye con el uso ganadero (Jones *et al.* 2011).

El hecho de que al año no hubo diferencias en la cobertura y en la altura entre **exclusión de disturbio** y **pisoteo humano más exclusión** de herbivoría, y entre **pisoteo humano más herbivoría** y **herbivoría**, sugiere que el efecto del pisoteo humano sobre la vegetación se ve en el corto plazo y mediano plazo, pero si el pisoteo no es persistente al año la vegetación se recupera y las diferencias observadas se deben al efecto del ganado. Esta recuperación de la vegetación frente al disturbio por pisoteo se debe a que las especies gramínoideas con rizomas son más resistentes al pisoteo que otras formas de vida como los arbustos y las hierbas erectas que se aplastan fácilmente (Mingyu *et al.* 2009). Por ejemplo, una de las especies más abundantes, *Carex gayana*, es una ciperácea rizomatosa palatable y resistente al pisoteo, como se ha observado en estudios previos (Mingyu *et al.* 2009; Barros *et al.* 2014b). Debe tenerse en cuenta que en mi experimento el ganado tuvo un efecto continuo en el tiempo, mientras que pisoteo fue intenso pero puntual, por lo que se podría estar subestimando el impacto por pisoteo. Estudios futuros podrían evaluar y comparar el efecto del pisoteo en varios momentos durante la temporada de verano a distintas intensidades respecto a sitios con exclusión de disturbio para medir un efecto prolongado en el tiempo sobre la vegetación y en la emergencia de las plántulas.

Las parcelas **con remoción total** de la vegetación no lograron recuperar la cobertura a pesar de que hubo rebrote, ya que esta fue menor al resto de los tratamientos durante todo el periodo que abarcó el experimento. Esto puede deberse a que las especies gramínoideas a pesar de ser más resistentes tanto a la acción del pisoteo humano como el pastoreo que implican principalmente daño superficial de la vegetación (Díaz *et al.* 2007; Bernhardt-Römermann *et al.* 2011; Barros *et al.* 2014b) ante disturbios extremos que implican daños en los rizomas como fue el tratamiento de **remoción de la vegetación**, la recuperación es lenta e incluso puede tardar décadas (Grabherr 1982). Esto indica que ante disturbios extremos que implican remoción de la vegetación la vega es poco resiliente.

La acción del ganado y del pisoteo humano no impactó sobre la riqueza de especies lo que también coincide con lo encontrado en estudios previos (Barros *et al.* 2014b; Barros & Pickering 2015). Esto probablemente también se deba a la historia prolongada de pastoreo en el sitio de estudio, que puede llevar a la existencia especies tolerantes a la herbivoría (Cingolani 1999) y a que estos disturbios generan impacto superficial principalmente y no dañan los tallos subterráneos. En cambio, en la remoción total, la riqueza de

especies disminuyó luego del disturbio, pero igualó al resto de los tratamientos al año de iniciado el experimento a causa del rebrote de la vegetación.

*Efecto del disturbio sobre la emergencia y el desempeño de *T. officinale**

Mis resultados indicaron que el disturbio por pisoteo humano en combinación con la exclusión de ganado en el sistema favoreció el establecimiento de *T. officinale*. Inicialmente predije que la emergencia de *T. officinale* sería mayor en las parcelas en las que el disturbio implicaría una mayor reducción en la cobertura de vegetación. Sin embargo, la emergencia fue mayor en parcelas sometidas a **pisoteo humano más exclusión del ganado**. La interacción entre diferentes tipos de intervenciones suele tener mayor efecto favorable para las invasiones (Hobbs & Huenneke 1992); en este caso, la combinación de pisoteo humano junto con la exclusión del ganado en un ambiente con larga historia de pastoreo parece favorecer la emergencia de esta especie exótica. Esto podría deberse al efecto combinado del pisoteo, que implicó una reducción de la cobertura de la vegetación durante la primera temporada de crecimiento, junto con la exclusión del ganado, lo que evita la eliminación de las plantas emergidas por pastoreo. La falta de diferencias entre los tratamientos de **herbivoría, pisoteo humano más herbivoría y exclusión total** de disturbio sugieren que la acción del ganado no influyó positivamente en la emergencia. En resumen, mis resultados sugieren que existe mayor emergencia cuando hay tránsito humano y exclusión de ganado en el sistema, y que la presencia de ganado podría limitar el efecto positivo del pisoteo humano en la emergencia de esta hierba exótica. Respecto al desempeño encontré que en el tratamiento **remoción total**, las plantas de *T. officinale* tuvieron menor área foliar específica (SLA) que en el resto de los tratamientos, lo que indica que sitios con disturbios extremos, las plantas emergidas presentan tasas de crecimiento más lentas, alto gasto en resistencia al estrés y una mayor longevidad de la hoja (Cornelissen *et al.* 2003; Schöb *et al.* 2013). El ganado no influyó sobre la emergencia y el desempeño de *T. officinale*; por el contrario, su exclusión combinada con un disturbio moderado como el pisoteo favoreció el establecimiento.

Los resultados de mi experimento también indican que, a pesar de que el establecimiento es mayor cuando hay pisoteo más exclusión de ganado, *T. officinale* puede establecerse tanto en sitios con disturbio (pisoteo humano, pisoteo humano más herbivoría, herbivoría y remoción total) como en sitios donde el disturbio se elimina (exclusión total). Esto resalta la gran vulnerabilidad de la vega frente a esta especie exótica y puede deberse a la gran capacidad competitiva de *T. officinale* y a la tolerancia a la herbivoría, lo que le permite establecerse en sitios con vegetación densa, y por lo tanto, el disturbio y la resistencia biótica tienen poca influencia en la invasión de esta especie (Quiroz *et al.* 2011; Molina-montenegro *et al.* 2013). En otras especies exóticas ampliamente distribuidas en pastizales y praderas de montaña como *Cirsium vulgare*, *Melilotus alba* y *Cytisus scoparius* también se ha encontrado que pueden establecerse independientemente del disturbio en

estas comunidades que tienen una cobertura densa, indicando que sitios no perturbados no siempre estarán libres de especies invasoras (Parker 2001; Paiaro *et al.* 2007).

El hecho de que *T. officinale* suele ser más abundante en vegas bajo perturbaciones antrópicas (Méndez 2007), podría estar asociado a la mayor presión de propágulos que al disturbio sobre la vegetación en sí, como ha sido encontrado en los Andes centrales de Chile (Quiroz *et al.* 2011). Las semillas de esta especie son transportadas por las personas en su vestimenta y equipamiento y también por el ganado doméstico en el pelaje y en las heces (Pickering & Mount 2010; Ansong & Pickering 2013). No obstante, mi experimento tuvo una duración de un año por lo tanto mis conclusiones se aplican solo a la emergencia de *T. officinale* y a su desempeño en la etapa inicial del establecimiento. Sin embargo, es necesario desarrollar estudios más prolongados, ya que muchas especies exóticas requieren tiempo para alcanzar la madurez reproductiva y aumentar su abundancia en sitios perturbados (Hobbs & Huenneke 1992; Jauni *et al.* 2015). A su vez, sería interesante replicar este estudio incluyendo otras especies exóticas abundantes en estos ambientes y además incluir vegas a diferentes elevaciones para evaluar el efecto del disturbio bajo diferentes condiciones abióticas y en diferentes composiciones de la comunidad nativa.

Conclusiones

Este trabajo refleja la gran sensibilidad de las vegas frente a plantas exóticas invasoras de gran capacidad competitiva como *T. officinale*. Esta especie puede emerger tanto en sectores donde se excluye el disturbio, como en sitios disturbados por el ganado y por el pisoteo humano. No obstante, a igualdad de propágulos disponibles, la emergencia es mayor en sectores donde hay un disturbio moderado de tránsito humano que implica una reducción en la cobertura y en la altura de la vegetación en el corto plazo, junto con la ausencia del ganado. Además, en este trabajo demuestro que la vega puede tardar más de un año en recuperar la cobertura vegetal luego de disturbios que impliquen la remoción de vegetación; sin embargo, esto no necesariamente implicará mayor emergencia de *T. officinale*. Esto último es relevante no solo desde el punto de vista del daño de la vegetación que puede llevar a cambios en la composición de la comunidad a largo plazo, sino también porque puede haber otras especies exóticas que se vean beneficiadas frente al mayor daño y lenta recuperación de la vegetación. Mi estudio contribuyó a distinguir cómo influyen los diferentes factores que promueven invasiones en las montañas, constituyendo así bases empíricas para el diseño de medidas de gestión que promuevan la conservación de estos humedales de altura.

Material suplementario – Capítulo 4

Tabla S4.1. Especies exóticas detectadas en los diferentes tratamientos y momentos de medición: 0: inicial pre-tratamientos, 1: dos semanas, 2: tres meses, 3: un año.

Tratamiento	exclusión				herbivoría				pisoteo				pisoteo_herbivoría				remoción_total			
Medición	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3
<i>Arenaria_serpyllifolia</i>																				
<i>Erodium_cicutarium</i>																				
<i>Poa_annua</i>																				
<i>Rumex_acetosella</i>																				
<i>Taraxacum_officinale</i>																				
<i>Trifolium_repens</i>																				
<i>Veronica_persica</i>																				

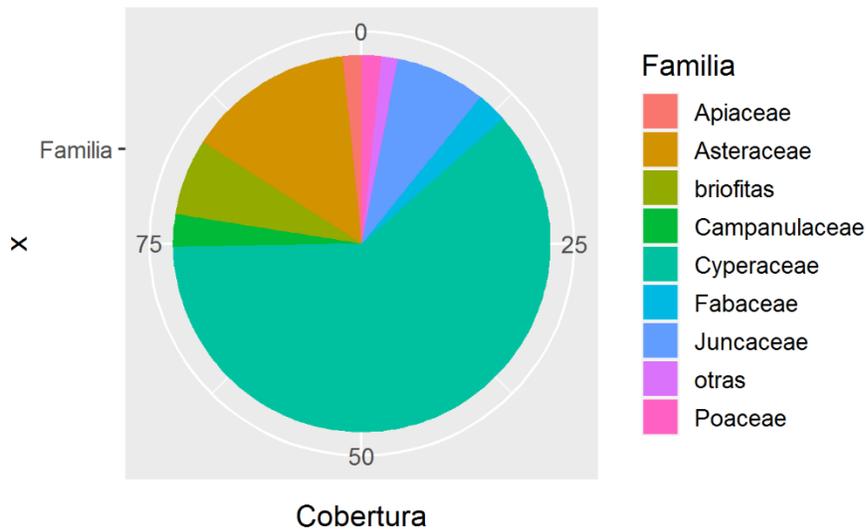


Figura S4.1. Representatividad de las familias de especies presentes en función de la suma de cobertura de las especies. En la categoría otras están incluidas las familias Iridaceae, Primulaceae, Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Gerianaceae, Plantaginaceae, Polygonaceae.

Tabla S4.2 Resultado del modelo lineal mixto generalizado para la variable **riqueza de especies exóticas** al inicio, tres meses y un año de iniciado el experimento en función del tratamiento.

<i>Predictors</i>	Riqueza exótica inicial			Riqueza Exótica Tres meses			Riqueza exótica Un año		
	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-1.00	-1.73 – -0.27	0.007	-0.15	-0.67 – -0.37	0.579	-0.33	-0.86 – -0.20	0.228
tratamiento [herbivoría]	0.37	-0.48 – 1.22	0.396	0.00	-0.62 – -0.62	1.000	-0.07	-0.80 – -0.66	0.853
tratamiento [pisoteo más exclusión de herbivoría]	0.75	-0.05 – 1.54	0.065	-0.05	-0.68 – -0.58	0.873	0.29	-0.38 – -0.96	0.400
tratamiento [pisoteo más herbivoría]	0.75	-0.05 – 1.54	0.065	0.05	-0.56 – -0.66	0.876	-0.31	-1.09 – -0.47	0.435
tratamiento [remoción total]	0.69	-0.11 – 1.49	0.090	-0.60	-1.33 – -0.14	0.111	0.06	-0.64 – -0.77	0.857

Tabla S4.3. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **riqueza de especies exóticas previo a la aplicación de los tratamientos** en base al test de Tukey.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	3.677e-01	4.336e-01	0.848	0.914
pisot - excl == 0	7.472e-01	4.047e-01	1.847	0.344
pisot+herb - excl == 0	7.472e-01	4.047e-01	1.847	0.344
rem - excl == 0	6.931e-01	4.082e-01	1.698	0.432
pisot - herb == 0	3.795e-01	3.599e-01	1.054	0.828
pisot+herb - herb == 0	3.795e-01	3.599e-01	1.054	0.828
rem - herb == 0	3.254e-01	3.640e-01	0.894	0.898
pisot+herb - pisot == 0	-9.742e-07	3.244e-01	0.000	1.000
rem - pisot == 0	-5.407e-02	3.289e-01	-0.164	1.000
rem - pisot+herb == 0	-5.407e-02	3.289e-01	-0.164	1.000

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.4. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **riqueza de especies exóticas a los tres meses de la aplicación de los tratamientos** en base al test de Tukey.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	4.561e-07	3.162e-01	0.000	1.000
pisot - excl == 0	-5.129e-02	3.204e-01	-0.160	1.000
pisot+herb - excl == 0	4.879e-02	3.124e-01	0.156	1.000
rem - excl == 0	-5.978e-01	3.754e-01	-1.593	0.500
pisot - herb == 0	-5.129e-02	3.204e-01	-0.160	1.000
pisot+herb - herb == 0	4.879e-02	3.124e-01	0.156	1.000
rem - herb == 0	-5.978e-01	3.754e-01	-1.593	0.500
pisot+herb - pisot == 0	1.001e-01	3.166e-01	0.316	0.998
rem - pisot == 0	-5.465e-01	3.789e-01	-1.443	0.598
rem - pisot+herb == 0	-6.466e-01	3.722e-01	-1.737	0.409

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.5. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **riqueza de especies exóticas al año de la aplicación de los tratamientos** en base al test de Tukey.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-0.06899	0.37161	-0.186	1.000
pisot - excl == 0	0.28768	0.34156	0.842	0.917
pisot+herb - excl == 0	-0.31016	0.39696	-0.781	0.936
rem - excl == 0	0.06454	0.35940	0.180	1.000
pisot - herb == 0	0.35667	0.34847	1.024	0.844
pisot+herb - herb == 0	-0.24116	0.40291	-0.599	0.975
rem - herb == 0	0.13353	0.36596	0.365	0.996
pisot+herb - pisot == 0	-0.59784	0.37538	-1.593	0.501
rem - pisot == 0	-0.22314	0.33541	-0.665	0.964
rem - pisot+herb == 0	0.37469	0.39167	0.957	0.874

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.6. Especies nativas y exóticas detectadas y sus abundancias (suma de cobertura) considerando todas las mediciones.

Especie	Origen	Suma de cobertura
<i>Eleocharis_pseudoalbibracteata</i>	nativa	14654
<i>Carex_gayana</i>	nativa	13534
<i>Phylloscirpus_acaulis</i>	nativa	8470
<i>Werneria_pygmaea</i>	nativa	8128
<i>Musgo</i>	nativa	3918
<i>Juncus_stipulatus</i>	nativa	3690
<i>Lobelia_oligophylla</i>	nativa	1678
<i>Trifolium_repens</i>	exótica	1574
<i>Lilaeopsis_occidentalis</i>	nativa	976
<i>Juncus_balticus</i>	nativa	948
<i>Phleum_alpinum</i>	nativa	472
<i>Taraxacum_officinale</i>	exótica	432
<i>Sisyrinchium_chilense</i>	nativa	418
<i>Hordeum_pubiflorum</i>	nativa	290
<i>Anagallis_alternifolia</i>	nativa	282
<i>Poa_sp</i>	nativa	88
<i>Colobanthus_quitensis</i>	nativa	56
<i>Agrostis_sp</i>	nativa	50
<i>Poa_annua</i>	exótica	46
<i>Sp.no_id_1</i>	nativa	32
<i>Ranunculus_peduncularis</i>	nativa	32
<i>Erodium_cicutarium</i>	exótica	24
<i>Veronica_persica</i>	exótica	22
<i>Hordeum_sp</i>	nativa	16
<i>Polypogon_sp</i>	nativa	16
<i>Bromus_sp</i>	nativa	14
<i>Polypogon_interruptus</i>	nativa	14
<i>Rumex_acetosella</i>	exótica	8
<i>Arenaria_serpyllifolia</i>	exótica	6
<i>Sp.no_id_2</i>	-	6
<i>Sp.no_id_3</i>	-	2
<i>Sp.no_id_4</i>	-	2
<i>Sp.no_id_5</i>	-	2

Tabla S4.7. Resultado del modelo lineal mixto generalizado para la variable **cobertura de especies nativas** al inicio, dos semanas, tres meses y un año de iniciado el experimento en función del tratamiento.

<i>Cobertura nativa</i>												
<i>Tratamiento</i>	<i>Inicial</i>			<i>Dos semanas</i>			<i>Tres meses</i>			<i>Un año</i>		
	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
Exclusión	4.22	4.03 – 4.40	< 0.001	4.33	4.07 – 4.60	< 0.001	4.58	4.37 – 4.79	< 0.001	4.24	3.94 – 4.55	< 0.001
herbivoría	-0.00	-0.08 – 0.08	0.987	-0.17	-0.26 – -0.09	< 0.001	-0.18	-0.29 – -0.06	0.003	-0.23	-0.42 – -0.03	0.022
pisoteo más exclusión de herbivoría	0.02	-0.06 – 0.11	0.580	-0.30	-0.38 – -0.21	< 0.001	-0.18	-0.30 – -0.06	0.003	-0.18	-0.41 – 0.04	0.114
pisoteo más herbivoría	0.02	-0.06 – 0.10	0.623	-0.34	-0.43 – -0.26	< 0.001	-0.28	-0.40 – -0.16	< 0.001	-0.30	-0.50 – -0.10	0.003
remoción total de la vegetación	0.01	-0.07 – 0.10	0.743	-4.28	-4.75 – -3.81	< 0.001	-1.38	-1.55 – -1.20	< 0.001	-1.10	-1.34 – -0.87	< 0.001

Tabla S4.8. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **cobertura de nativas previo a la aplicación de los tratamientos** en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-0.0006851	0.0421980	-0.016	1.000
pisot - excl == 0	0.0231964	0.0419451	0.553	0.982
pisot+herb - excl == 0	0.0206463	0.0419631	0.492	0.988
rem - excl == 0	0.0138003	0.0420519	0.328	0.998
pisot - herb == 0	0.0238815	0.0419574	0.569	0.980
pisot+herb - herb == 0	0.0213314	0.0419797	0.508	0.987
rem - herb == 0	0.0144854	0.0420640	0.344	0.997
pisot+herb - pisot == 0	-0.0025500	0.0417249	-0.061	1.000
rem - pisot == 0	-0.0093961	0.0418111	-0.225	0.999
rem - pisot+herb == 0	-0.0068460	0.0418363	-0.164	1.000

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.9. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **cobertura de nativas a las dos semanas** de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-0.17373	0.04296	-4.044	< 0.001 ***
pisot - excl == 0	-0.29544	0.04448	-6.642	< 0.001 ***
pisot+herb - excl == 0	-0.34441	0.04507	-7.642	< 0.001 ***
rem - excl == 0	-4.27901	0.24133	-17.731	< 0.001 ***
pisot - herb == 0	-0.12172	0.04625	-2.632	0.05348 .
pisot+herb - herb == 0	-0.17069	0.04682	-3.646	0.00183 **
rem - herb == 0	-4.10528	0.24178	-16.980	< 0.001 ***
pisot+herb - pisot == 0	-0.04897	0.04821	-1.016	0.82843
rem - pisot == 0	-3.98357	0.24230	-16.441	< 0.001 ***
rem - pisot+herb == 0	-3.93460	0.24207	-16.254	< 0.001 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.10. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **cobertura de nativas a los tres meses** de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-0.176471	0.060424	-2.921	0.0277 *
pisot - excl == 0	-0.182415	0.060548	-3.013	0.0210 *
pisot+herb - excl == 0	-0.280325	0.062142	-4.511	<0.001 ***
rem - excl == 0	-1.376232	0.090617	-15.187	<0.001 ***
pisot - herb == 0	-0.005944	0.063117	-0.094	1.0000
pisot+herb - herb == 0	-0.103854	0.064654	-1.606	0.4849
rem - herb == 0	-1.199761	0.092365	-12.989	<0.001 ***
pisot+herb - pisot == 0	-0.097911	0.064803	-1.511	0.5472
rem - pisot == 0	-1.193817	0.092346	-12.928	<0.001 ***
rem - pisot+herb == 0	-1.095907	0.093490	-11.722	<0.001 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.11. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **cobertura de nativas a un año** de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-0.22738	0.09960	-2.283	0.1472
pisot - excl == 0	-0.18486	0.11704	-1.579	0.5052
pisot+herb - excl == 0	-0.29884	0.10159	-2.942	0.0267 *
rem - excl == 0	-1.10340	0.12001	-9.194	<0.001 ***
pisot - herb == 0	0.04252	0.10439	0.407	0.9941
pisot+herb - herb == 0	-0.07146	0.08195	-0.872	0.9054
rem - herb == 0	-0.87603	0.10520	-8.327	<0.001 ***
pisot+herb - pisot == 0	-0.11398	0.10572	-1.078	0.8147
rem - pisot == 0	-0.91855	0.12441	-7.383	<0.001 ***
rem - pisot+herb == 0	-0.80457	0.10619	-7.576	<0.001 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.12. Resultado del modelo lineal mixto generalizado para la variable **riqueza de especies nativas** al inicio, dos semanas, tres meses y un año de iniciado el experimento en función del tratamiento.

Riqueza de especies nativas												
<i>Tratamiento</i>	<i>Inicial</i>			<i>Dos semanas</i>			<i>Tres meses</i>			<i>Un año</i>		
	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
Exclusión	1.99	1.83 – 2.15	<0.001	1.97	1.80 – 2.13	<0.001	2.10	1.94 – 2.25	<0.001	1.74	1.44 – 2.03	<0.001
herbivoría	0.05	-0.17 – 0.28	0.644	0.03	-0.20 – 0.26	0.769	0.01	-0.21 – 0.22	0.956	0.13	-0.20 – 0.46	0.444
pisoteo más exclusión de herbivoría	0.01	-0.22 – 0.24	0.907	-0.08	-0.32 – 0.16	0.507	-0.04	-0.26 – 0.18	0.737	0.15	-0.22 – 0.53	0.422
pisoteo más herbivoría	-0.04	-0.27 – 0.19	0.723	-0.08	-0.32 – 0.16	0.507	-0.06	-0.28 – 0.16	0.574	0.10	-0.23 – 0.43	0.563
remoción total de la vegetación	0.01	-0.22 – 0.24	0.907	-1.97	-2.44 – -1.50	<0.001	-0.35	-0.59 – -0.11	0.004	-0.08	-0.42 – 0.26	0.633

Tabla S4.13. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **riqueza de nativas** previo a la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	5.335e-02	1.155e-01	0.462	0.991
pisot - excl == 0	1.361e-02	1.166e-01	0.117	1.000
pisot+herb - excl == 0	-4.196e-02	1.183e-01	-0.355	0.997
rem - excl == 0	1.361e-02	1.166e-01	0.117	1.000
pisot - herb == 0	-3.974e-02	1.151e-01	-0.345	0.997
pisot+herb - herb == 0	-9.531e-02	1.168e-01	-0.816	0.926
rem - herb == 0	-3.974e-02	1.151e-01	-0.345	0.997
pisot+herb - pisot == 0	-5.557e-02	1.179e-01	-0.471	0.990
rem - pisot == 0	-7.494e-16	1.162e-01	0.000	1.000
rem - pisot+herb == 0	5.557e-02	1.179e-01	0.471	0.990

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.14. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **riqueza de nativas** a las dos semanas de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	3.437e-02	1.173e-01	0.293	0.998
pisot - excl == 0	-8.004e-02	1.207e-01	-0.663	0.962
pisot+herb - excl == 0	-8.004e-02	1.207e-01	-0.663	0.962
rem - excl == 0	-1.967e+00	2.387e-01	-8.240	<1e-04 ***
pisot - herb == 0	-1.144e-01	1.197e-01	-0.956	0.867
pisot+herb - herb == 0	-1.144e-01	1.197e-01	-0.956	0.867
rem - herb == 0	-2.001e+00	2.382e-01	-8.401	<1e-04 ***
pisot+herb - pisot == 0	1.097e-08	1.231e-01	0.000	1.000
rem - pisot == 0	-1.887e+00	2.399e-01	-7.864	<1e-04 ***
rem - pisot+herb == 0	-1.887e+00	2.399e-01	-7.864	<1e-04 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
 (Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.15. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **riqueza de nativas** a los tres meses de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	0.006116	0.110601	0.055	1.0000
pisot - excl == 0	-0.037504	0.111823	-0.335	0.9973
pisot+herb - excl == 0	-0.063312	0.112565	-0.562	0.9803
rem - excl == 0	-0.348818	0.121781	-2.864	0.0338 *
pisot - herb == 0	-0.043621	0.111656	-0.391	0.9951
pisot+herb - herb == 0	-0.069429	0.112399	-0.618	0.9723
rem - herb == 0	-0.354934	0.121627	-2.918	0.0292 *
pisot+herb - pisot == 0	-0.025808	0.113602	-0.227	0.9994
rem - pisot == 0	-0.311314	0.122740	-2.536	0.0824 .
rem - pisot+herb == 0	-0.285506	0.123416	-2.313	0.1401

Signif. codes: 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.16. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **riqueza de nativas** al año de la aplicación de los tratamientos en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	0.12780	0.16695	0.765	0.939
pisot - excl == 0	0.15468	0.19272	0.803	0.928
pisot+herb - excl == 0	0.09703	0.16765	0.579	0.978
rem - excl == 0	-0.08218	0.17217	-0.477	0.989
pisot - herb == 0	0.02688	0.15942	0.169	1.000
pisot+herb - herb == 0	-0.03077	0.12405	-0.248	0.999
rem - herb == 0	-0.20997	0.13008	-1.614	0.482
pisot+herb - pisot == 0	-0.05765	0.16016	-0.360	0.996
rem - pisot == 0	-0.23686	0.16488	-1.437	0.598
rem - pisot+herb == 0	-0.17921	0.13099	-1.368	0.643

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.17. Resultado del modelo lineal mixto generalizado para la variable **altura de la vegetación** al inicio, dos semanas, tres meses y un año de iniciado el experimento en función del tratamiento.

<i>altura de la vegetación</i>												
<i>Tratamiento</i>	<i>Inicial</i>			<i>Dos semanas</i>			<i>Tres meses</i>			<i>Un año</i>		
	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
Exclusión	0.95	0.84 – 1.07	<0.001	1.21	1.08 – 1.33	<0.001	1.44	1.31 – 1.57	<0.001	1.68	1.46 – 1.90	<0.001
herbivoría	0.05	-0.05 – 0.16	0.330	-0.22	-0.35 – -0.09	0.001	-0.35	-0.49 – -0.21	<0.001	-0.68	-0.91 – -0.44	<0.001
pisoteo más exclusión de herbivoría	0.02	-0.09 – 0.13	0.706	-0.15	-0.28 – -0.02	0.028	0.01	-0.14 – 0.15	0.928	0.09	-0.18 – 0.37	0.505
pisoteo más herbivoría	0.02	-0.08 – 0.13	0.670	-0.21	-0.34 – -0.08	0.002	-0.33	-0.47 – -0.19	<0.001	-0.69	-0.93 – -0.45	<0.001
remoción total de la vegetación	-0.04	-0.14 – 0.07	0.499	-3.51	-3.64 – -3.38	<0.001	-0.65	-0.79 – -0.50	<0.001	-0.77	-1.01 – -0.54	<0.001

Tabla S4.18. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **altura de la vegetación previo a la aplicación de los tratamientos** en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	0.051910	0.052959	0.980	0.864
pisot - excl == 0	0.020035	0.052959	0.378	0.996
pisot+herb - excl == 0	0.022617	0.052959	0.427	0.993
rem - excl == 0	-0.035984	0.052959	-0.679	0.961
pisot - herb == 0	-0.031875	0.052959	-0.602	0.975
pisot+herb - herb == 0	-0.029293	0.052959	-0.553	0.982
rem - herb == 0	-0.087895	0.052959	-1.660	0.459
pisot+herb - pisot == 0	0.002582	0.052959	0.049	1.000
rem - pisot == 0	-0.056020	0.052959	-1.058	0.828
rem - pisot+herb == 0	-0.058602	0.052959	-1.107	0.803

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.19. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **altura de la vegetación a las dos semanas de la aplicación de los tratamientos** en base al test de Tukey

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-0.216245	0.065548	-3.299	0.00854 **
pisot - excl == 0	-0.146633	0.065548	-2.237	0.16610
pisot+herb - excl == 0	-0.212863	0.065548	-3.247	0.01028 *
rem - excl == 0	-3.508096	0.065548	-53.519	< 0.001 ***
pisot - herb == 0	0.069612	0.065548	1.062	0.82600
pisot+herb - herb == 0	0.003382	0.065548	0.052	1.00000
rem - herb == 0	-3.291851	0.065548	-50.220	< 0.001 ***
pisot+herb - pisot == 0	-0.066230	0.065548	-1.010	0.85073
rem - pisot == 0	-3.361462	0.065548	-51.282	< 0.001 ***
rem - pisot+herb == 0	-3.295233	0.065548	-50.272	< 0.001 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.20. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **altura de la vegetación a los tres meses de la aplicación de los tratamientos** en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-0.352503	0.071461	-4.933	< 1e-04 ***
pisot - excl == 0	0.006456	0.071461	0.090	0.999985
pisot+herb - excl == 0	-0.333033	0.071461	-4.660	< 1e-04 ***
rem - excl == 0	-0.646358	0.071461	-9.045	< 1e-04 ***
pisot - herb == 0	0.358959	0.071461	5.023	< 1e-04 ***
pisot+herb - herb == 0	0.019470	0.071461	0.272	0.998794
rem - herb == 0	-0.293855	0.071461	-4.112	0.000390 ***
pisot+herb - pisot == 0	-0.339489	0.071461	-4.751	< 1e-04 ***
rem - pisot == 0	-0.652814	0.071461	-9.135	< 1e-04 ***
rem - pisot+herb == 0	-0.313325	0.071461	-4.385	0.000111 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.21. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la **altura de la vegetación al año de la aplicación de los tratamientos** en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-0.67548	0.11837	-5.707	<1e-04 ***
pisot - excl == 0	0.09266	0.13821	0.670	0.962
pisot+herb - excl == 0	-0.68917	0.11837	-5.822	<1e-04 ***
rem - excl == 0	-0.77144	0.11837	-6.517	<1e-04 ***
pisot - herb == 0	0.76813	0.11837	6.489	<1e-04 ***
pisot+herb - herb == 0	-0.01369	0.09001	-0.152	1.000
rem - herb == 0	-0.09596	0.09001	-1.066	0.820
pisot+herb - pisot == 0	-0.78183	0.11837	-6.605	<1e-04 ***
rem - pisot == 0	-0.86410	0.11837	-7.300	<1e-04 ***
rem - pisot+herb == 0	-0.08227	0.09001	-0.914	0.889

Tabla S4.22. Resultado del modelo lineal generalizado mixto para la variable emergencia de *T. officinale* en función del tratamiento.

Predictores	Individuos de <i>T. officinale</i>		
	Parámetro estimado	Intervalo de confianza	p
(ordenada al origen)	1.83	1.55 – 2.12	< 0.001
tratamiento [herbivoría]	-0.04	-0.23 – 0.14	0.649
tratamiento [pisoteo]	0.22	0.04 – 0.40	0.017
tratamiento [pisoteo más herbivoría]	-0.10	-0.29 – 0.09	0.295
tratamiento [remoción total]	-0.24	-0.44 – -0.05	0.016
Observaciones	599		

Tabla S4.23. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del GLMM para la emergencia de *T. officinale* en los diferentes tratamientos en base al test de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-0.04375	0.09624	-0.455	0.99118
pisot - excl == 0	0.21723	0.09097	2.388	0.11809
pisot+herb - excl == 0	-0.10249	0.09795	-1.046	0.83326
rem - excl == 0	-0.24422	0.10119	-2.414	0.11120
pisot - herb == 0	0.26098	0.09261	2.818	0.03866 *
pisot+herb - herb == 0	-0.05875	0.09894	-0.594	0.97598
rem - herb == 0	-0.20047	0.10216	-1.962	0.28399
pisot+herb - pisot == 0	-0.31972	0.09374	-3.411	0.00593 **
rem - pisot == 0	-0.46145	0.09705	-4.755	< 0.001 ***
rem - pisot+herb == 0	-0.14172	0.10364	-1.367	0.64797

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tabla S4.24. Resultado del modelo lineal general para la variable Área Foliar Específica de *T. officinale* en función del tratamiento.

<i>Predictors</i>	SLA (mm²/mg)		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	40.79	36.37 – 45.20	< 0.001
tratamiento [herbivoría]	-3.20	-8.12 – 1.73	0.204
tratamiento [pisoteo]	-0.05	-4.79 – 4.69	0.984
tratamiento [pisoteo más herbivoría]	-3.63	-8.61 – 1.35	0.153
tratamiento [remoción total]	-10.17	-15.26 – -5.07	< 0.001
Observaciones	76		

Tabla S4.25. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del modelo lineal general para la variable Área Foliar Específica de *T. officinale* en función del tratamiento en base al test de Tukey.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	-3.19616	2.51456	-1.271	0.7087
pisot - excl == 0	-0.04914	2.41988	-0.020	1.0000
pisot+herb - excl == 0	-3.62677	2.54064	-1.428	0.6094
rem - excl == 0	-10.16588	2.59813	-3.913	<0.001 ***
pisot - herb == 0	3.14702	2.37069	1.327	0.6736
pisot+herb - herb == 0	-0.43061	2.43893	-0.177	0.9998
rem - herb == 0	-6.96972	2.49411	-2.794	0.0415 *
pisot+herb - pisot == 0	-3.57763	2.35035	-1.522	0.5475
rem - pisot == 0	-10.11674	2.38699	-4.238	<0.001 ***
rem - pisot+herb == 0	-6.53911	2.46922	-2.648	0.0619 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.26. Resultado del modelo lineal para la variable contenido de materia seca de la hoja (%) de *T. officinale* en función del tratamiento.

<i>Predictors</i>	log(Contenido de materia seca de la hoja)		
	<i>Parámetro estimado</i>	<i>Intervalo de confianza</i>	<i>p</i>
(ordenada al origen)	2.68	2.61 – 2.75	<0.001
tratamiento [herbivoría]	0.07	-0.02 – 0.15	0.112
tratamiento [pisoteo]	0.01	-0.07 – 0.10	0.735
tratamiento [pisoteo más herbivoría]	-0.00	-0.09 – 0.08	0.934
tratamiento [remoción total]	0.10	0.01 – 0.18	0.031
Observaciones	76		

Tabla S4.27. Resultado del test de comparaciones múltiples de medias del modelo lineal general para la variable contenido de materia seca de la hoja de *T. officinale* en función del tratamiento en base al test de Tukey.

Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
herb - excl == 0	0.068539	0.042609	1.609 0.491
pisot - excl == 0	0.013925	0.040951	0.340 0.997
pisot+herb - excl == 0	-0.003575	0.042948	-0.083 1.000
rem - excl == 0	0.096419	0.043875	2.198 0.180
pisot - herb == 0	-0.054614	0.040110	-1.362 0.652
pisot+herb - herb == 0	-0.072113	0.041438	-1.740 0.409
rem - herb == 0	0.027881	0.042334	0.659 0.965
pisot+herb - pisot == 0	-0.017500	0.039844	-0.439 0.992
rem - pisot == 0	0.082494	0.040498	2.037 0.248
rem - pisot+herb == 0	0.099994	0.042008	2.380 0.120

(Adjusted p values reported -- single-step method)

Tabla S4.28. Resultados del análisis de suelo de 12 muestras colectadas en la vega a una profundidad de 5 cm. Los análisis fueron realizados en el Laboratorio de Fitoquímica del CCT Mendoza- CONICET.

Muestras	% Humedad	Textura	% MO
VS1 – B1	41,38	Arcilloso	79,61
VS1 – B3	28,01	Arcilloso	85,27
VS1 – B5	34,32	Franco-arcillo-limoso	86,91
VS2 – B1	27,57	Franco-arcillo-limoso	90,68
VS2 – B3	48,76	Arcilloso	80,62
VS2 – B5	77,02	30,14 (ceniza)	69,86
VH1 – B1	82,82	59,66 (ceniza)	40,34
VH1 – B3	83,94	45,61 (ceniza)	54,39
VH1 – B5	86,13	34,20 (ceniza)	65,80
VH2 – B1	34,18	16,31 (ceniza)	83,69
VH2 – B3	53,51	18,49 (ceniza)	81,51
VH2 – B5	61,43	17,81 (ceniza)	82,19

Capítulo 5

Síntesis y consideraciones finales

La gestión de las especies exóticas invasoras es un gran desafío que requiere fortalecer la prevención y el manejo de estas especies para reducir el impacto en la biodiversidad y en los servicios ecosistémicos. Para enfrentar este problema, los programas de gestión de plantas exóticas deben empezar por identificar las causas de la invasión (Hulme 2020). Los patrones observados (Johnston & Pickering 2001; Becker *et al.* 2005; Pauchard *et al.* 2009; Alexander *et al.* 2016) y las predicciones (Petitpierre *et al.* 2016; Carboni *et al.* 2018) indican que las plantas exóticas están alcanzando mayores elevaciones en las montañas como consecuencia del cambio global. El hecho de que en los ambientes de montaña las invasiones de plantas son relativamente más recientes, representa una gran oportunidad para actuar preventivamente con mayor posibilidad de éxito (Pauchard *et al.* 2009, 2016). Si bien se ha avanzado mucho en la investigación de las invasiones de montaña, existen vacíos de información, especialmente en Sudamérica (Verrall & Pickering 2020). Es necesario considerar además que los patrones de invasiones de plantas y los procesos ecológicos que los generan, varían a través de las escalas espaciales y los factores que promueven las invasiones pueden operar e interactuar de forma diferente dependiendo de las condiciones ambientales locales (Pauchard & Shea 2006). En tal sentido, en mi tesis doctoral me centré en analizar la relación de dos posibles impulsores de invasiones de plantas en montañas que han sido poco estudiados en estos ambientes: los senderos de uso turístico y la presencia de ganado en dos áreas protegidas de los Andes áridos de Mendoza. De esta forma, mi tesis aporta a la investigación sobre los impactos del turismo y el ganado en áreas protegidas de montaña y al desarrollo de medidas para la prevención de la propagación de plantas exóticas en estos ambientes de gran valor de conservación.

Mis preguntas iniciales fueron: **¿qué especies exóticas están presentes, cómo influyen los senderos, el ganado y la elevación en su distribución?** (Capítulo 2). En base a mis relevamientos encontré que la riqueza y la cobertura de exóticas disminuyeron con la elevación, coincidiendo con la mayoría de los patrones observados en otras regiones montañosas (McDougall *et al.* 2011; Seipel *et al.* 2012). Identifiqué un total de 41 especies de plantas exóticas, de las cuales 15 se encuentran entre las especies de plantas exóticas más frecuentes en las montañas de todo el mundo (Seipel *et al.* 2012). Algunas de las especies registradas están ampliamente distribuidas y llegan a las máximas elevaciones alcanzadas por la vegetación continua en los Andes áridos de Mendoza (3600 m s.n.m.): *Taraxacum officinale* y *Cerastium arvense*. Estas especies tienen

valores de cobertura elevados y están entre las especies con mayor cobertura considerando el total de especies de plantas vasculares registradas. Además, en el Capítulo 3 de la tesis encontré que al menos en la zona del Cordón del Plata, la abundancia de estas dos especies a mayores elevaciones no depende de interacciones positivas con el arbusto dominante *Azorella monantha*, difiriendo con lo encontrado en otras regiones áridas de los Andes (Cavieres *et al.* 2005, 2007). La gran abundancia de *T. officinale* es preocupante ya que es una especie que tiene el potencial de afectar negativamente la reproducción de las nativas mediante la competencia por polinizadores cuando está en densidades elevadas (Muñoz & Cavieres 2008). Además, esta especie cuenta con una gran capacidad de adaptación local lo que le permite invadir con éxito nuevas áreas y puede colonizar tanto sitios perturbados como ambientes sin perturbación (Molina-Montenegro *et al.* 2011; Quiroz *et al.* 2011). Esto quedó evidenciado en los resultados del Capítulo 4 de mi tesis, donde experimentalmente comprobé que *T. officinale* puede establecerse con éxito en comunidades con una gran cobertura vegetal como lo son las vegas altoandinas, habiendo o no perturbaciones. Respecto a *Cerastium arvense* no hay estudios publicados que analicen los impactos de esta especie sobre las comunidades nativas. A su vez, encontré especies exóticas que si bien no llegan las máximas elevaciones alcanzadas por la vegetación nativa, cuentan con gran cobertura y hay antecedentes de impactos negativos sobre la vegetación nativa: *Trifolium repens*, *Rumex acetosella* y *Convolvulus arvensis* (Franzese & Ghermandi 2014; Fuentes *et al.* 2014; Balah 2015). Otras especies presentaron una distribución más acotada y menor abundancia, como por ejemplo *Medicago lupulina*, *Cardus thoemeri*, *Sisymbrium altissimum* y *Medicago sativa*, mientras que otras su presencia fue eventual como por ejemplo *Diploaxis tenuifolia*, *Avena sativa* y *Eruca vesicaria*. Además, con mi trabajo, sumé a la lista regional de exóticas, 7 especies que no habían sido encontradas previamente en la zona (Figura 2.3 y Tabla S2.3). En base a este listado deberíamos seguir profundizando en los rasgos de estas especies y evaluar el riesgo de propagación bajo el escenario de cambio climático actual, ya que muchas especies que actualmente no se comportan como invasoras podrían hacerlo en un futuro (Alexander *et al.* 2016). Además, es fundamental indagar a futuro en los impactos potenciales de estas especies sobre las comunidades nativas y concentrar los esfuerzos en aquellas especies que representan una mayor amenaza.

En mi estudio también encontré que las perturbaciones asociadas a los senderos de montaña y el ganado actúan como impulsores en las invasiones de plantas exóticas en la región. La ocurrencia de estas especies es mayor cerca de los senderos que en los sitios más alejados a los mismos; del mismo modo, cuando hay mayor intensidad de uso por parte del ganado la ocurrencia, la riqueza y la cobertura de plantas exóticas es mayor. Además, se conoce que muchas de las exóticas abundantes en mi zona de estudio son dispersadas por el ganado a través de sus heces, incluyendo *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*, *Convolvulus arvensis*, *Poa annua*, y *P. pratensis* (Tabla S2.3) (Ansong & Pickering 2013; Dacar *et al.* 2019). Pero a diferencia de lo hallado en ambientes montañosos con bosques (Liedtke *et al.* 2020), no detecté diferencias en la riqueza y cobertura de exóticas según la distancia al sendero. Esto demuestra que los impulsores de las invasiones, en

este caso los senderos de uso turístico y el ganado, pueden actuar de manera diferente según los patrones de uso recreativo y las comunidades vegetales locales, pudiendo haber diferencias entre comunidades dominadas por bosques con aquellas dominadas por pastizales y arbustales dispersos como en los Andes áridos. Otro hallazgo relevante es que la ocurrencia de las exóticas es mayor cerca de los caminos vehiculares, donde comienzan los senderos, sugiriendo que los bordes de los caminos constituyen fuentes de propágulos en estos ambientes como ha sido indicado en otros estudios (Pauchard & Alaback 2004; Lembrechts *et al.* 2017; Haider *et al.* 2018). Mis resultados están en concordancia con otros estudios que indican que los sitios que concentran el tránsito humano en las montañas favorecen las invasiones de especies (Pickering & Mount 2010; Seipel *et al.* 2012; Barros *et al.* 2014a; Liedtke *et al.* 2020; Fuentes-Lillo *et al.* 2021). Esto es fundamental en la gestión preventiva, ya que desde estos sitios las especies exóticas pueden ingresar a las comunidades nativas y por lo tanto, estos son los puntos donde es prioritario actuar (McDougall *et al.* 2011; Pollnac *et al.* 2012; Seipel *et al.* 2012).

Además de la incidencia de la elevación y de los factores antrópicos (senderos y ganado) en la invasión de plantas exóticas, los resultados obtenidos en el Capítulo 2 indicaron una asociación positiva entre la cobertura de arbustos nativos y la riqueza de exóticas, sugiriendo posibles interacciones de facilitación. Esto llevó a plantear las siguientes preguntas que fueron abarcadas en el Capítulo 3: **¿cómo afecta la cercanía a un sendero a un arbusto nativo abundante, la planta en cojín *Azorella monantha*, y a sus interacciones con las plantas exóticas?** En este capítulo pude identificar que los senderos también impactan sobre un arbusto nativo, *A. monantha*, que cumple un rol importante en la comunidad ya que aumenta la diversidad de nativas aportando especies que sólo detecté en los microclimas debajo de sus doseles: *Erigeron leptopetalus*, *Gentianella magellanica*, *Leucheria sp.* y *Azorella prolifera*. Los cojines que estaban cerca del sendero estaban más dañados y su tamaño era menor. Estas especies son de muy lento crecimiento (Méndez 2011), por lo que el impacto sobre los cojines puede tardar mucho tiempo en recuperarse. Estos resultados coinciden con estudios anteriores que indican que el tránsito en senderos de montaña impacta negativamente sobre arbustos nodriza (Willard & Marr 1970; Ballantyne & Pickering 2015a; Chardon *et al.* 2018).

Mis resultados indicaron que, en general, las exóticas fueron más abundantes fuera de los cojines; sin embargo, en base al análisis de la magnitud de la interacción a lo largo del gradiente de elevación, encontré que en las zonas de menor elevación hay mayor abundancia de exóticas creciendo dentro de los cojines que fuera, pero a mayor elevación ocurre lo contrario. La fuerte tendencia a interacciones negativas detectada entre los cojines y la abundancia de exóticas al aumentar la elevación es relevante desde el punto de vista de la resistencia biótica de la comunidad, y resalta la importancia de proteger a los cojines frente al disturbio. Además, encontré que los cojines no influyeron sobre la riqueza de exóticas ya que no hubo diferencias entre los espacios abiertos y los microhábitats creados por los cojines.

Debido a que los cojines pueden favorecer también la diversidad de especies nativas y por lo tanto, contribuir a la resistencia biótica de la comunidad, en este capítulo también evalúe el efecto de *A. monantha* sobre las plantas nativas. Encontré que la riqueza y la diversidad de nativas fueron menores en los cojines que en espacios abiertos, sin embargo, algunas especies nativas solo ocurrieron asociadas a cojines, por lo que *A. monantha* tiene un efecto favorable sobre la riqueza de la comunidad regional. Observé que las interacciones positivas entre las nativas y este arbusto predominaron a elevaciones medias, pero hacia los extremos del gradiente las interacciones tendieron a ser negativas, indicando que hay más abundancia de nativas fuera de los cojines. El patrón en mi zona de estudio difiere con lo encontrado para esta y otras especies en cojín en otras regiones, ya que en general se ha encontrado que crean parches más diversos y que la magnitud de la facilitación suele aumentar con la elevación (Arroyo *et al.* 2003; Cavieres *et al.* 2016; Hupp *et al.* 2017). Esta diferencia sugiere que el rol de *A. monantha* como moderadora de la diversidad de las comunidades puede variar según las características ambientales del ecosistema.

El sendero no afectó la magnitud del efecto de *A. monantha* sobre la abundancia de las especies nativas y exóticas. Sin embargo, encontré que la cercanía al sendero afectó negativamente la diversidad y la abundancia de las especies nativas. Por lo tanto, estos resultados hacen hincapié en la importancia de evitar el tránsito de las personas fuera de los senderos para evitar el daño de la vegetación nativa.

Por último, dado que *T. officinale* es la especie más abundante y que invade humedales de gran valor de conservación, como las vegas altoandinas, y que tanto el ganado como los senderos son impulsores de las invasiones, en el Capítulo 4 de mi tesis planteé las siguientes dos preguntas: **¿cómo afectan el pisoteo humano, la presencia de ganado y la remoción de la vegetación al establecimiento y al desempeño de la exótica más común en vegas altoandinas?** y **¿cuál es la tolerancia de la vegetación ante estos tipos de disturbios?** Mi trabajo reflejó la gran sensibilidad de las vegas frente a plantas exóticas invasoras de gran capacidad competitiva como *T. officinale*. Esta especie puede emerger tanto en sectores donde se excluye el disturbio, como en sitios disturbados por el ganado y por el pisoteo humano, no habiendo diferencias en su desempeño evaluado a través del Área Foliar Específica y del Contenido de materia seca de la hoja, lo que indica que las plántulas no presentaron diferencias en las tasas de crecimiento. *T. officinale* también puede emerger en sitios donde se remueve la vegetación, pero esto parece afectar su desempeño ya que las plántulas tuvieron menor Área Foliar Específica, sugiriendo que la tasa de crecimiento es más lenta. No obstante, a igualdad de propágulos disponibles, la emergencia de *T. officinale* es mayor en sectores donde hay un disturbio moderado, como el pisoteo humano, que implica una reducción en la cobertura y en la altura de la vegetación en el corto plazo, junto con la ausencia del ganado.

En cuanto a la tolerancia de la vegetación a los diferentes disturbios observé que el pisoteo humano y la presencia de ganado impactan negativamente sobre la cobertura y la altura de la vegetación, y que el impacto

es mayor cuando ocurren ambos disturbios juntos, pero estos no afectan la riqueza de especies de la vega. Esto probablemente también se deba a la historia prolongada de pastoreo en el sitio de estudio, que puede llevar a la existencia especies tolerantes a la herbivoría (Cingolani 1999) y a que estos disturbios generan impacto superficial principalmente y no dañan los tallos subterráneos. Además, mis resultados mostraron que la vega responde en el corto plazo a la exclusión de disturbios aumentando significativamente la cobertura y altura de la vegetación, lo que refleja la gran productividad de estos ambientes. Sin embargo, a pesar de la alta productividad, ante disturbios que implican la remoción total de la vegetación, la cobertura no logra recuperarse en un periodo de un año. Esto último es relevante no solo desde el punto de vista del daño de la vegetación que puede llevar a cambios en la composición de la comunidad a largo plazo, sino también porque puede haber otras especies exóticas que se vean beneficiadas frente al mayor daño y lenta recuperación de la vegetación.

Dado que la prevención de las invasiones es la medida más efectiva y menos costosa económicamente para evitar los impactos asociados (Leung *et al.* 2002), considero que el punto de partida debe ser la transferencia de los resultados obtenidos en esta tesis a los gestores, administradores y usuarios de las regiones montañosas (guardaparques, directores de ambiente, guías de montaña, clubes de montañismo, operadores turísticos, dueños de los campos, entre otros). A partir de aquí propongo desarrollar estrategias participativas considerando, además, las particularidades de cada región. En particular, sugiero las siguientes medidas:

- Informar a los usuarios de estos ambientes acerca de la problemática asociada a las plantas exóticas invasoras mediante campañas educativas donde se comunique qué son las especies exóticas y sus potenciales impactos, cómo se propagan y cómo ayudar a prevenirlas (ejemplo, campaña “Play, clean, go” de la Asociación de Manejo de Especies Invasoras de América del Norte <https://playcleango.org/invasives-101/>)
- Reducir el transporte de semillas por parte de las personas que transitan por los senderos y del ganado utilizados con fines recreativos y para el transporte de carga. Para este objetivo pueden aplicarse acciones como la limpieza de los vehículos, las botas y otro equipamiento antes de ingresar y de salir de un destino. En este sentido, pueden colocarse estaciones de limpieza en los ingresos a los parques que pueden incluir cepillos de cerdas, escobas, rejillas metálicas, cepillos de alambre y otras herramientas manuales para eliminar los restos vegetales, suelo y semillas (Fig. 5.1) (Pickering & Mount 2010; Ansong & Pickering 2015; Rew *et al.* 2018). Otras acciones para la disminución del riesgo de dispersión de semillas por parte del ganado de carga incluyen la limpieza del pelaje, las pezuñas y las monturas, y utilizar forraje libre de semillas 42 horas antes del ingreso de los animales a las áreas protegidas (Ansong & Pickering 2013).



Figura. 5.1. Ejemplo de elementos para la limpieza de botas y equipos (California Invasive Plant Council 2012; NAISMA 2022).

- Reducir al máximo posible el daño de la vegetación nativa, fomentando el tránsito exclusivamente por los senderos para evitar el pisoteo y la dispersión de propágulos más allá de los límites del sendero. Para esto se puede colocar cartelería, barreras en determinados sectores clave donde es más fácil que las personas salgan del sendero. Además, se pueden colocar puentes y pasarelas en sectores de gran valor de conservación y muy sensibles a la acción del pisoteo y del ganado doméstico como son las vegas. Con respecto al ganado, y debido a la mayor severidad del impacto de esta actividad resulta importante limitar, cuando sea posible, el acceso del ganado a las vegas, y controlar la carga ganadera en las áreas protegidas en base a la capacidad de carga de estos ambientes.
- Revalorizar la vegetación nativa mediante talleres, cartelería (por ej. Fig. 5.2) y salidas educativas para la identificación de especies. También puede fomentarse el uso de especies nativas como ornamentales, especialmente en las villas cordilleranas, ya que muchas plantas invasoras suelen ser especies que se escapan de los jardines. De hecho, algunas de las especies exóticas registradas en los relevamientos (no publicados) de caminos vehiculares en áreas protegidas de montaña de Mendoza realizados por la Red MIREN son de uso ornamental, incluyendo *Rosa rubiginosa*, *Scabiosa atropurpurea*, *Antirrhinum majus* y *Spartium junceum*. El manejo de las plantas de jardín naturalizadas es fundamental para reducir el riesgo de invasiones de plantas (Hulme 2020).

Estas medidas pueden contribuir a controlar los factores que promueven las invasiones en la zona de estudio y son un paso fundamental y previo a potenciales acciones de manejo de plantas exóticas en estos ambientes, ya que a menos que se controlen estos factores, los ecosistemas seguirán siendo propensos a la reinvasión (Hulme 2020).

En conclusión, mi tesis contribuye a comprender los procesos de invasión de plantas a lo largo de gradientes ambientales en las montañas y demuestran que los senderos y el ganado son factores que impactan negativamente sobre las comunidades nativas y favorecen las invasiones. A pesar de que nos quedan muchas preguntas por responder, toda la información que tenemos hasta el momento tiene el potencial de aplicarse a medidas de acción para prevenir y mitigar las invasiones de plantas exóticas en estos ambientes frágiles y de gran valor de conservación.



Figura 5.2. Poster de divulgación elaborado en base a los relevamientos realizados en esta tesis, donde se presentan algunas especies nativas y exóticas de la zona del Parque Provincial Cordón del Plata. Este material fue distribuido en los refugios de la zona y en la seccional de Guardaparques. Disponible en

<https://www.mendoza.conicet.gov.ar/material-didactico-para-escuelas/>

Capítulo 6

Bibliografía

- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Sala, O.E., Burke, I.C. & Lauenroth, W.K. (2005). Plant traits and ecosystem grazing effects: Comparison of U.S. sagebrush steppe and patagonian steppe. *Ecol. Appl.*, 15, 774–792.
- Aizen, M.A., Morales, C.L. & Morales, J.M. (2008). Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biol.*, 6, 396–403.
- Alexander, J., Kueffer, C., Daehler, C., Edwards, P., Pauchard, A., Seipel, T., *et al.* (2011a). Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proc Natl Acad Sci*, 108, 656–661.
- Alexander, J.M., Kueffer, C., Daehler, C.C., Edwards, P.J., Pauchard, A. & Seipel, T. (2011b). Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 108, 656–661.
- Alexander, J.M., Lembrechts, J.J., Cavieres, L.A., Daehler, C., Haider, S., Kueffer, C., *et al.* (2016). Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alp. Bot.*, 126, 89–103.
- Alexander, J.M., Naylor, B., Poll, M., Edwards, P.J. & Dietz, H. (2009). Plant invasions along mountain roads: The altitudinal amplitude of alien Asteraceae forbs in their native and introduced ranges. *Ecography (Cop.)*, 32, 334–344.
- Ansong, B.M. & Pickering, C. (2013). A global review of weeds that can germinate from horse dung. *Ecol. Manag. Restor.*, 14, 216–223.
- Ansong, M. & Pickering, C. (2015). What's a weed? Knowledge, attitude and behaviour of park visitors about weeds. *PLoS One*, 10, 1–14.
- Anthelme, F., Cavieres, L.A. & Dangles, O. (2014). Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Front. Plant Sci.*, 5, 1–15.
- Armas, C., Ordiales, R. & Pugnaire, F.I. (2004). Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85, 2682–2686.
- Arroyo, M.T.K., Cavieres, L.A. & Penalzoza, A. (2003). Positive interactions between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonia Andes. *Plant Ecol.*, 169, 121–129.
- Aschero, V., Barros, A., Bonjour, L. & Pérez Sosa, M.C. (2017). Invasiones de plantas en caminos vehiculares de montaña de los Andes centrales: ¿sobre patas o sobre ruedas? *Boletín la Soc. Argentina Botánica*, 52, 100.

- Astudillo, P.X., Barros, S., Siddons, D.C. & Zárata, E. (2018). Influence of habitat modification by livestock on páramo bird abundance in southern Andes of Ecuador. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 53, 29–37.
- Averett, J.P., McCune, B., Parks, C.G., Naylor, B.J., DelCurto, T. & Mata-González, R. (2016). Non-native plant invasion along elevation and canopy closure gradients in a middle rocky mountain ecosystem. *PLoS One*, 11, 1–24.
- Badano, E., Jones, C., Cavieres, L. & Wright, J. (2006). Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: A general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos*, 115, 369–385.
- Badano, E., Marquet, P.A. & Cavieres, L.A. (2010). Predicting effects of ecosystem engineering on species richness along primary productivity gradients. *Acta Oecologica*, 36, 46–54.
- Badano, E.I., Bustamante, R.O., Villarroel, E., Marquet, P.A. & Cavieres, L.A. (2015). Facilitation by nurse plants regulates community invasibility in harsh environments. *J. Veg. Sci.*, 26, 756–767.
- Badano, E.I., Cavieres, L.A., Molina-Montenegro, M.A. & Quiroz, C.L. (2005). Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *J. Arid Environ.*, 62, 93–108.
- Badano, E.I., Villarroel, E., Bustamante, R.O., Marquet, P.A. & Cavieres, L.A. (2007). Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. *J. Ecol.*, 95, 682–688.
- Balah, M. (2015). Allelopathic Effects of Bindweed (*Convolvulus Arvensis* L.) Root Exudates on Plants and Soil Microflora. *Egypt. J. Desert Res.*, 65, 31–46.
- Ballantyne, M. & Pickering, C.M. (2015a). Recreational trails as a source of negative impacts on the persistence of keystone species and facilitation. *J. Environ. Manage.*, 159, 48–57.
- Ballantyne, M. & Pickering, C.M. (2015b). The impacts of trail infrastructure on vegetation and soils: Current literature and future directions. *J. Environ. Manage.*, 164, 53–64.
- Barnes, R.F.W. (2001). How reliable are dung counts for estimating elephant numbers? *Afr. J. Ecol.*, 39, 1–9.
- Barros, A., Aschero, V., Mazzolari, A., Cavieres, L.A. & Pickering, C.M. (2020). Going off trails: How dispersed visitor use affects alpine vegetation. *J. Environ. Manage.*, 267, 110546.
- Barros, A., Gonnet, J. & Pickering, C. (2013). Impacts of informal trails on vegetation and soils in the highest protected area in the Southern Hemisphere. *J. Environ. Manage.*, 127, 50–60.
- Barros, A., Monz, C. & Pickering, C. (2014a). Is tourism damaging ecosystems in the Andes? Current knowledge and an agenda for future research. *Ambio*, 44, 82–98.
- Barros, A., Pickering, C. & Renison, D. (2014b). Short-term effects of pack animal grazing exclusion from andean alpine Meadows. *Arctic, Antarct. Alp. Res.*, 46, 333–343.
- Barros, A. & Pickering, C.M. (2014). Non-native plant invasion in relation to tourism use of Aconcagua Park, Argentina, the highest protected area in the southern hemisphere. *Mt. Res. Dev.*, 34, 13.
- Barros, A. & Pickering, C.M. (2015). Impacts of experimental trampling by hikers and pack animals on a high-altitude alpine sedge meadow in the Andes. *Plant Ecol. Divers.*, 8, 265–276.
- Barros, A. & Pickering, C.M. (2017). How networks of informal trails cause landscape level damage to vegetation. *Environ. Manage.*, 60, 57–68.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R., Singmann, H., et al. (2017). Linear Mixed-Effects Models using “Eigen” and S4. Package “lme4.”

- Becker, T., Dietz, H., Billeter, R., Buschmann, H. & Edwards, P.J. (2005). Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 7, 173–183.
- De Bello, F., Doležal, J., Dvorský, M., Chlumská, Z., Řeháková, K., Klimešová, J., *et al.* (2011). Cushions of *Thylacospermum caespitosum* (Caryophyllaceae) do not facilitate other plants under extreme altitude and dry conditions in the north-west Himalayas. *Ann. Bot.*, 108, 567–573.
- Bernhardt-Römermann, M., Gray, A., Vanbergen, A.J., Bergès, L., Böhner, A., Brooker, R.W., *et al.* (2011). Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: A pan-European multi-site experiment. *J. Ecol.*, 99, 777–787.
- Bertness, R. & Callaway, M.D. (1994). Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.*, 9, 191 – 193.
- Bochenek, A., Gielwanowska, I. & Zuk-Golaszewska, K. (2008). Effect of environmental conditions on germination and persistence of *Taraxacum officinale* WEB. ex WIGGERS seeds in a soil bank. *Zesz. Probl. Postępów Nauk Rol.*
- Bravo-Monasterio, P., Pauchard, A. & Fajardo, A. (2016). *Pinus contorta* invasion into treeless steppe reduces species richness and alters species traits of the local community. *Biol. Invasions*, 18, 1883–1894.
- Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R.M., Schuetzenmeister, A. & Scheibe, S. (2022). Simultaneous inference in general parametric models. Package “multcomp.”
- Brooker, R.W. & Callaghan, T. V. (1998). The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 81, 196–207.
- Brooks, M. (2017). Appendix B: Salamander Example Comparing GLMMs, Zero-Inflated GLMMs, and Hurdle Models.
- Brooks, M.E., Kristensen, K., Van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., *et al.* (2017). glmmTMB Balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *R J.*, Vol. 9/2, 378–400.
- Bruckman, D. & Campbell, D.R. (2016). Pollination of a native plant changes with distance and density of invasive plants in a simulated biological invasion. *Am. J. Bot.*, 103, 1458–1465.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.*, 18, 119–125.
- Buckley, R. (2006). *Adventure Tourism*. CAB International, London, UK.
- Bulleri, F., Bruno, J.F. & Benedetti-Cecchi, L. (2008). Beyond competition: Incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *PLoS Biol.*, 6, 1136–1140.
- Butterfield, B.J., Cavieres, L.A., Callaway, R.M., Cook, B.J., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., *et al.* (2013). Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. *Ecol. Lett.*, 16, 478–486.
- Byun, C., de Blois, S. & Brisson, J. (2013). Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. *J. Ecol.*, 101, 128–139.
- California Invasive Plant Council. (2012). Preventing the Spread of Invasive Plants : Best Management Practices for Land Managers (3rd ed.). *Cal-IPC*.
- Callaway, R.M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities. Posit. Interact. Interdepend. Plant Communities*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., *et al.* (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844–848.

- Carboni, M., Guéguen, M., Barros, C., Georges, D., Boulangeat, I., Douzet, R., *et al.* (2018). Simulating plant invasion dynamics in mountain ecosystems under global change scenarios. *Glob. Chang. Biol.*, 24, e289–e302.
- Cavieres, L.A. (2021). Facilitation and the invasibility of plant communities. *J. Ecol.*, 2019–2028.
- Cavieres, L.A. & Badano, E.I. (2009). Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *J. Ecol.*, 97, 1181–1191.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-Almeida, A., Gómez-González, S. & Molina-Montenegro, M.A. (2006). Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytol.*, 169, 59–69.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-almeida, A., Marco, A., Badano, E.I., Sierra-almeida, A., *et al.* (2018). Microclimatic Modifications of Cushion Plants and Their Consequences for Seedling Survival of Native and Non-native Herbaceous Species in the High Andes of Central Chile Microclimatic Modifications of Cushion Plants and Their Consequences for Seedling Sur, 0430.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-Almeida, A. & Molina-Montenegro, M.A. (2007). Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of Central Chile. *Arctic, Antarct. Alp. Res.*, 39, 229–236.
- Cavieres, L.A., Brooker, R.W., Butterfield, B.J., Cook, B.J., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., *et al.* (2014). Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecol. Lett.*, 17, 193–202.
- Cavieres, L.A., Hernández-Fuentes, C., Sierra-Almeida, A. & Kikvidze, Z. (2016). Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. *Funct. Ecol.*, 30, 52–59.
- Cavieres, L.A., Quiroz, C.L. & 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? *Funct. Ecol.*, 22, 148–156.
- Cavieres, L.A., Quiroz, C.L., Molina-Montenegro, M.A., Muñoz, A.A. & Pauchard, A. (2005). Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 7, 217–226.
- Chao, A. & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93, 2533–2547.
- Chardon, N.I., Rixen, C., Wipf, S. & Doak, D.F. (2019). Human trampling disturbance exerts different ecological effects at contrasting elevational range limits. *J. Appl. Ecol.*, 56, 1389–1399.
- Chardon, N.I., Wipf, S., Rixen, C., Beilstein, A. & Doak, D.F. (2018). Local trampling disturbance effects on alpine plant populations and communities: Negative implications for climate change vulnerability. *Int. J. Bus. Innov. Res.*, 17, 7921–7935.
- Cingolani, A.M. (1999). Tesis doctoral: Efectos de 100 años de pastoreo ovino sobre la vegetación y suelos del norte de Tierra del Fuego.
- Cole, D.N. & Spildie, D.R. (1998). Hiker, horse and llama trampling effects on native vegetation in Montana, USA. *J. Environ. Manage.*, 53, 61–71.
- Cole, D.N., Van Wagtendonk, J.W., McClaran, M.P., Moore, P.E. & McDougald, N.K. (2004). Response of mountain meadows to grazing by recreational pack stock. *J. Range Manag.*, 57, 153–160.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., *et al.* (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*,

51, 335–380.

- Crespo, S., Aranibar, J., Gomez, L., Schwikowski, M., Bruetsch, S., Cara, L., *et al.* (2017). Ionic and stable isotope chemistry as indicators of water sources to the Upper Mendoza River basin, Central Andes of Argentina. *Hydrol. Sci. J.*, 62, 588–605.
- D'Antonio, A. & Monz, C. (2016). The influence of visitor use levels on visitor spatial behavior in off-trail areas of dispersed recreation use. *J. Environ. Manage.*, 170, 79–87.
- Dacar, M.A., Dalmasso, A.D., Bobadilla, S.Y. & Cuevas, M.F. (2019). Rol del ganado doméstico en el establecimiento de la especie invasora Rosa Mosqueta (*Rosa rubiginosa* L.) en los Andes áridos, Argentina. *Mastozoología Neotrop.*, 26, 331–339.
- Damgaard, C.F. & Irvine, K.M. (2019). Using the beta distribution to analyse plant cover data. *J. Ecol.*, 107, 2747–2759.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or preservation of favoured races in the struggle for life*. London.
- Davies, K.F., Chesson, P., Harrison, S., Inouye, B.D., Melbourne, B.A. & Rice, K.J. (2005). Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology*, 86, 1602–1610.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *J. Ecol.*, 88, 528–534.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., *et al.* (2007). Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Glob. Chang. Biol.*, 13, 313–341.
- Díaz, S., Noy-Meir, I. & Cabido, M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *J. Appl. Ecol.*, 38, 497–508.
- Domic, A.I., Capriles, J.M., Escobar-Torrez, K., Santoro, C.M. & Maldonado, A. (2018). Two thousand years of land-use and vegetation evolution in the andean highlands of northern Chile inferred from pollen and charcoal analyses. *Quaternary*, 1, 1–20.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., *et al.* (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Cop.)*, 36, 27–46.
- Dvorský, M., Doležal, J., Kopecký, M., Chlumská, Z., Janatková, K., Altman, J., *et al.* (2013). Testing the Stress-Gradient Hypothesis at the roof of the world: Effects of the cushion plant *Thylacospermum caespitosum* on species assemblages. *PLoS One*, 8.
- Fernandes, P., Máguas, C. & Correia, O. (2017). Combined effects of climate, habitat, and disturbance on seedling establishment of *Pinus pinaster* and *Eucalyptus globulus*. *Plant Ecol.*, 218, 501–515.
- Fernández-Murillo, M.P., Rico, A. & Kindlmann, P. (2015). Exotic plants along roads near La Paz, Bolivia. *Weed Res.*, 55, 565–573.
- Fernandez, R.D., Bulacio, N., Álvarez, A., Pajot, H. & Aragón, R. (2017). Fungal decomposers of leaf litter from an invaded and native mountain forest of NW Argentina. *Antonie van Leeuwenhoek, Int. J. Gen. Mol. Microbiol.*, 110, 1207–1218.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2018). Visualizing fit and lack of fit in complex regression models with predictor effect plots and partial residuals. *J. Stat. Softw.*, 87, 1–27.

- Franzese, J. & Ghermandi, L. (2014). Early competition between the exotic herb *Rumex acetosella* and two native tussock grasses with different palatability and water stress tolerance. *J. Arid Environ.*, 106, 58–62.
- Fuentes-Lillo, E., Lembrechts, J.J., Cavieres, L.A., Jiménez, A., Haider, S., Barros, A., *et al.* (2021). Anthropogenic factors overrule local abiotic variables in determining non-native plant invasions in mountains. *Biol. Invasions*, 23, 3671–3686.
- Fuentes, N., Sánchez, P., Pauchard, A., Urrutia, J. & Cavieres, L. (2014). *Plantas Invasoras del Centro-Sur de Chile: una guía de campo*. Laboratori. Concepción, Chile.
- Gaertner, M., Richardson, D.M. & Privett, S.D.J. (2011). Effects of alien plants on ecosystem structure and functioning and implications for restoration: Insights from three degraded sites in South African fynbos. *Environ. Manage.*, 48, 57–69.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., *et al.* (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Ann. Bot.*, 99, 967–985.
- Geneletti, D. & Dawa, D. (2009). Environmental impact assessment of mountain tourism in developing regions: A study in Ladakh, Indian Himalaya. *Environ. Impact Assess. Rev.*, 29, 229–242.
- Geppert, C., Boscutti, F., La Bella, G., De Marchi, V., Corcos, D., Filippi, A., *et al.* (2021). Contrasting response of native and non-native plants to disturbance and herbivory in mountain environments. *J. Biogeogr.*, 1–12.
- Gonzales, E.K. & Arcese, P. (2008). Herbivory more limiting than competition on early and established native plants in an invaded meadow. *Ecology*, 89, 3282–3289.
- Goodell, K. & Parker, I.M. (2017). Invasion of a dominant floral resource: effects on the floral community and pollination of native plants. *Ecology*, 98, 57–69.
- Grabherr, G. (1982). The impact of trampling by tourists on a high altitudinal grassland in the Tyrolean Alps, Austria. *Vegetatio*.
- Grêt-Regamey, A., Brunner, S.H. & Kienast, F. (2012). Mountain Ecosystem Services: Who Cares? *Mt. Res. Dev.*, 32, S23–S34.
- Grover, V.I., Borsdorf, A., Breuste, J., Prakash Tiwari, C. & Witkowski Frangetto, F. (Eds.). (2015). *Impact of Global Changes on Mountains: Responses and Adaptation*. Boca Raton, FL.
- Haider, S., Kueffer, C., Bruelheide, H., Seipel, T., Alexander, J.M., Rew, L.J., *et al.* (2018). Mountain roads and non-native species modify elevational patterns of plant diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 27, 667–678.
- Haider, S., Lembrechts, J.J., McDougall, K., Pauchard, A., Alexander, J.M., Barros, A., *et al.* (2021). Think globally, measure locally: The MIREN standardized protocol for monitoring species distributions along elevation gradients. *Authorea*.
- Hill, M.O. (1973). Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427–432.
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conserv. Biol.*, 6, 324–337.
- Hoke, G.D., Aranibar, J.N., Viale, M., Araneo, D.C. & Llano, C. (2013). Seasonal moisture sources and the isotopic composition of precipitation, rivers, and carbonates across the Andes at 32.5–35.5°S. *Geochemistry, Geophys. Geosystems*, 14, 962–978.
- von Holle, B. (2013). Environmental stress alters native-nonnative relationships at the community scale. *Biol.*

Invasions, 15, 417–427.

- Holm, L., Doll, J., Holm, E., Pancho, J. & Herberger, J. (1997). World Weeds. Natural Histories and Distribution. In: (ed. John Wiley). Toronto.
- Holmgren, M. & Scheffer, M. (2010). Strong facilitation in mild environments: The stress gradient hypothesis revisited. *J. Ecol.*, 98, 1269–1275.
- Hsieh, T.C. & Chao, A. (2020). Package iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity.
- Hulme, P.E. (2020). Plant invasions in New Zealand: global lessons in prevention, eradication and control. *Biol. Invasions*, 22, 1539–1562.
- Hupp, N., Llambí, L.D., Ramírez, L. & Callaway, R.M. (2017). Alpine cushion plants have species-specific effects on microhabitat and community structure in the tropical Andes. *J. Veg. Sci.*, 28, 928–938.
- Instituto de Botánica Darwinion. (2018). *Flora Argentina*. Available at: <http://www.floraargentina.edu.ar/>. Last accessed 28 August 2020.
- Jauni, M., Gripenberg, S. & Ramula, S. (2015). Non-native plant species benefit from disturbance: A meta-analysis. *Oikos*, 124, 122–129.
- Johnston, F.M. & Pickering, C.M. (2001). Alien plants in the Australian Alps. *Mt. Res. Dev.*, 21, 284–291.
- Jones, W.M., Fraser, L.H. & Curtis, P.J. (2011). Plant community functional shifts in response to livestock grazing in intermountain depression wetlands in British Columbia, Canada. *Biol. Conserv.*, 144, 511–517.
- Joslin, A. (2021). Intersections of Conservation, Cattle, and Culture in Ecuador's Páramo Grasslands. *Mt. Res. Dev.*, 41, R1–R7.
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., *et al.* (2016). CHELSA climatologies at high resolution for the earth's land surface areas (Version 1.1). World Data Center for Climate.
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., *et al.* (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Sci. Data*, 4, 1–20.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. (1993). *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado.
- Keeley, J.E., Lubin, D. & Fotheringham, C.J. (2003). Fire and grazing impacts on plant diversity and alien plant invasions in the southern Sierra Nevada. *Ecol. Appl.*, 13, 1355–1374.
- Kiesling, R., Bonjour, L. & Mónaco, G. (2021). *Plantas de alta montaña - Andes Centrales de Argentina*. Ecoval Ediciones, Mendoza.
- Kleinhesselink, A.R., Magnoli, S.M. & Cushman, J.H. (2014). Shrubs as ecosystem engineers across an environmental gradient: Effects on species richness and exotic plant invasion. *Oecologia*, 175, 1277–1290.
- Körner, C. (2003). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer Science & Business Media, Berlin, Germany.
- Körner, C. (2007). The use of "altitude" in ecological research. *Trends Ecol. Evol.*, 22, 569–574.
- Kowarik, I. & von der Lippe, M. (2007). Pathways in plant invasions. In: *Biological Invasions* (ed. Nentwig, W.). pp. 29–47.

- Lee, M.R., Bernhardt, E.S., van Bodegom, P.M., Cornelissen, J.H.C., Kattge, J., Laughlin, D.C., *et al.* (2017). Invasive species' leaf traits and dissimilarity from natives shape their impact on nitrogen cycling: a meta-analysis. *New Phytol.*, 213, 128–139.
- Lembrechts, J.J., Alexander, J.M., Cavieres, L.A., Haider, S., Lenoir, J., Kueffer, C., *et al.* (2017). Mountain roads shift native and non-native plant species' ranges. *Ecography (Cop.)*, 40, 353–364.
- Lembrechts, J.J., Lenoir, J., Roth, N., Hattab, T., Milbau, A., Haider, S., *et al.* (2019). Comparing temperature data sources for use in species distribution models: From in-situ logging to remote sensing. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 28, 1578–1596.
- Lembrechts, J.J., Milbau, A. & Nijs, I. (2014). Alien roadside species more easily invade alpine than lowland plant communities in a subarctic mountain ecosystem. *PLoS One*, 9, 1–10.
- Lembrechts, J.J., Pauchard, A., Lenoir, J., Nuñez, M.A., Geron, C., Ven, A., *et al.* (2016). Disturbance is the key to plant invasions in cold environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 113, 14061–14066.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Guisan, A., Vittoz, P., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., *et al.* (2010). Going against the flow: Potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate. *Ecography (Cop.)*, 33, 295–303.
- Lenoir, J., Hattab, T. & Pierre, G. (2017). Climatic microrefugia under anthropogenic climate change: implications for species redistribution. *Ecography (Cop.)*, 40, 253–266.
- Letchamo, W. & Gosselin, A. (1996). Light, temperature and duration of storage govern the germination and emergence of *Taraxacum officinale* seed. *J. Hortic. Sci.*, 71, 373–377.
- Leung, B., Lodge, D.M., Finnoff, D., Shogren, J.F., Lewis, M.A. & Lambertini, G. (2002). An ounce of prevention or a pound of cure: Bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 269, 2407–2413.
- Leung, Y.F. (2012). Recreation ecology research in East Asia's protected areas: Redefining impacts? *J. Nat. Conserv.*, 20, 349–356.
- Levine, J.M. (2000). Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. *Science (80-)*, 288, 852–854.
- Li, W., He, S., Cheng, X. & Zhang, G. (2020). Short-term effects of experimental trampling on alpine grasslands in Shangri-la, China. *Glob. Ecol. Conserv.*, 23, e01161.
- Liedtke, R., Barros, A., Essl, F., Lembrechts, J.J., Wedegärtner, R.E.M., Pauchard, A., *et al.* (2020). Hiking trails as conduits for the spread of non-native species in mountain areas. *Biol. Invasions*, 22, 1121–1134.
- Llambí, L.D., Durbecq, A., Cáceres-Mago, K., Cáceres, A., Ramírez, L., Torres, E., *et al.* (2020). Interactions between nurse-plants and an exotic invader along a tropical alpine elevation gradient: growth-form matters. *Alp. Bot.*, 130, 59–73.
- Llambí, L.D., Hupp, N., Saez, A. & Callaway, R. (2018). Reciprocal interactions between a facilitator, natives, and exotics in tropical alpine plant communities. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 30, 82–88.
- Loydi, A. & Zalba, S.M. (2009). Feral horses dung piles as potential invasion windows for alien plant species in natural grasslands. *Plant Ecol.*, 201, 471–480.
- Lucas-Borja, M.E., Bastida, F., Moreno, J.L., Nicolás, C., Andres, M., López, F.R., *et al.* (2011). The effects of human trampling on the microbiological properties of soil and vegetation in mediterranean mountain areas. *L. Degrad. Dev.*, 22, 383–394.

- Lucero, J.E., Noble, T., Haas, S., Westphal, M., Butterfield, H.S. & Lortie, C.J. (2019). The dark side of facilitation: native shrubs facilitate exotic annuals more strongly than native annuals. *NeoBiota*, 44, 75–93.
- Lucero, J.E., Seifan, M., Callaway, R.M. & Lortie, C.J. (2020). Positive associations with native shrubs are intense and important for an exotic invader but not the native annual community across an aridity gradient. *Divers. Distrib.*, 26, 1177–1197.
- Lüdecke, D. (2021). Create Tidy Data Frames of Marginal Effects for “ggplot” from Model Outputs. Package ‘ggeffects.’
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities, 199–205.
- Maestre, F.T. & Cortina, J. (2004). Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc. R. Soc. London*, 331–333.
- Le Maitre, D.C., Gush, M.B. & Dziki, S. (2015). Impacts of invading alien plant species on water flows at stand and catchment scales. *AoB Plants*, 7, 1–21.
- Manea, A., Sloane, D.R. & Leishman, M.R. (2016). Reductions in native grass biomass associated with drought facilitates the invasion of an exotic grass into a model grassland system. *Oecologia*, 181, 175–183.
- Maron, J. & Marler, M. (2007). Native plant diversity resists invasion at both low and high resource levels. *Ecology*, 88, 2651–2661.
- 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. *Divers. Distrib.*, 17, 103–111.
- McDougall, K.L., Lembrechts, J., Rew, L.J., Haider, S., Cavieres, L.A., Kueffer, C., *et al.* (2018). Running off the road: roadside non-native plants invading mountain vegetation. *Biol. Invasions*, 20, 3461–3473.
- Méndez, E. (2004). La vegetación de los altos Andes I. Pisos de vegetación del flanco oriental del Cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Boletín la Soc. Argentina Botánica*, 46, 317–353.
- Méndez, E. (2007). La vegetación de los altos Andes II. Las vegas del flanco oriental del Cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Boletín la Soc. Argentina Botánica*, 42, 273–294.
- Méndez, E. (2009). Biodiversidad de la flora del flanco oriental del Cordón del Plata (Luján de Cuyo, Mendoza, Argentina). Catálogo florístico. *Bol. la Soc. Argentina Botánica*, 44, 75–102.
- Méndez, E. (2011). Crecimiento y recubrimiento de *Azorella monantha* Clos (Apiaceae) en los altos Andes Centrales de Mendoza, Argentina. *Rev. la Fac. Ciencias Agrar.*, 43, 219–229.
- Méndez, E., Martínez, E. & Peralta, I. (2006). La vegetación del Parque Provincial Aconcagua (altos Andes centrales de Mendoza, Argentina). *Boletín Soc. Argentina Botánica*, 41, 41–69.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., *et al.* (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecol. Lett.*, 9, 767–773.
- Michalet, R., Xiao, S., Touzard, B., Smith, D.S., Cavieres, L.A., Callaway, R.M., *et al.* (2011). Phenotypic variation in nurse traits and community feedbacks define an alpine community. *Ecol. Lett.*, 14, 433–443.
- Milbau, A., Shevtsova, A., Osler, N., Mooshammer, M. & Graae, B.J. (2013). Plant community type and small-

- scale disturbances, but not altitude, influence the invasibility in subarctic ecosystems. *New Phytol.*, 197, 1002–1011.
- Mingyu, Y., Hens, L., Xiaokun, O. & Wulf, R. De. (2009). Impacts of recreational trampling on sub-alpine vegetation and soils in Northwest Yunnan, China. *Acta Ecol. Sin.*, 29, 171–175.
- Molina-Montenegro, M.A. & Cavieres, L.A. (2010). Variación altitudinal de los atributos morfo-fisiológicos en dos especies de plantas alto-andinas y sus implicancias contra la fotoinhibición. *Gayana - Bot.*, 67, 1–11.
- Molina-montenegro, M.A., Palma-rojas, C., Alcayaga-olivares, Y., Oses, R., Corcuera, L.J., Cavieres, L.A., et al. (2013). Ecophysiological plasticity and local differentiation help explain the invasion success of *Taraxacum officinale* (dandelion) in South America, 718–730.
- Molina-Montenegro, M.A., Peñuelas, J., Munné-Bosch, S. & Sardans, J. (2012). Higher plasticity in ecophysiological traits enhances the performance and invasion success of *Taraxacum officinale* (dandelion) in alpine environments. *Biol. Invasions*, 14, 21–33.
- Molina-Montenegro, M.A., Quiroz, C.L., Torres-Díaz, C. & Atala, C. (2011). Functional differences in response to drought in the invasive *Taraxacum officinale* from native and introduced alpine habitat ranges. *Plant Ecol. Divers.*, 4, 37–44.
- Morello, J., Matteucci, S., Rodriguez, A. & Silva, M. (2012). *Ecorregiones y Complejos ecosistemicos argentinos*. Buenos Aires.
- Muñoz, A.A. & Cavieres, L.A. (2008). The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *J. Ecol.*, 96, 459–467.
- Muñoz, A.A. & Cavieres, L.A. (2019). Sharing of pollinators between the invasive *Taraxacum officinale* and co-flowering natives is not related to floral similarity in the high-Andes. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants*, 261, 151491.
- NAISMA. (2022). *Play, Clean, Go*. Available at: <https://playcleango.org/about/what-is-playcleango/>. Last accessed .
- NASA Shuttle Radar Topography Mission. SRTM. (2013). *Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) Global. Distributed by OpenTopography*. Available at: <https://doi.org/10.5069/G9445JDF>. Last accessed 15 August 2020.
- Nielson, K.G., Gill, K.M., Springer, A.E., Ledbetter, J.D., Stevens, L.E. & Rood, S.B. (2019). Springs ecosystems: vulnerable ecological islands where environmental conditions, life history traits, and human disturbance facilitate non-native plant invasions. *Biol. Invasions*, 21, 2963–2981.
- Niu, K., Zhang, S., Zhao, B. & Du, G. (2010). Linking grazing response of species abundance to functional traits in the Tibetan alpine meadow. *Plant Soil*, 330, 215–223.
- Núñez, C.I., Aizen, M.A. & Ezcurra, C. (1999). Species associations and nurse plant effects in patches of high-Andean vegetation. *J. Veg. Sci.*, 10, 357–364.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., et al. (2019). *Package vegan: Community Ecology Package*.
- Olivera, R. & Lardelli, U. (2009). *Aves de Aconcagua y Puente del Inca, Mendoza, Argentina, Lista comentada. Publicaciones Espec. El Arunco*.
- Orbán, I., Sztár, K., Kalapos, T. & Körel-Dulay, G. (2021). The role of disturbance in invasive plant establishment in a changing climate: insights from a drought experiment. *Biol. Invasions*, 8.

- Ormaechea, S., Pablo, P. & Gargaglione, V. (2015). Respuesta forrajera de *Taraxacum officinale* en un sistema silvopastoril de bosque nativo en Patagonia Sur. In: *3° Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles - VIII Congreso Internacional de Sistemas Agroforestales Introducción*. Misiones, Argentina, pp. 9–13.
- Otto, M., Scherer, D. & Richters, J. (2011). Hydrological differentiation and spatial distribution of high altitude wetlands in a semi-arid Andean region derived from satellite data. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 15, 1713–1727.
- Paiaro, V., Mangeaud, A. & Pucheta, E. (2007). Alien seedling recruitment as a response to altitude and soil disturbance in the mountain grasslands of central Argentina. *Plant Ecol.*, 193, 279–291.
- Paquette, A. & Hargreaves, A.L. (2021). Biotic interactions are more often important at species' warm versus cool range edges. *Ecol. Lett.*, 24, 2427–2438.
- Parker, I.M. (2001). Safe site and seed limitation in *Cytisus scoparius* (Scotch broom): Invasibility, disturbance, and the role of cryptogams in a glacial outwash prairie. *Biol. Invasions*, 3, 323–332.
- Pauchard, A. & Alaback, P.B. (2004). Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conserv. Biol.*, 18, 238–248.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J., *et al.* (2009). Ain't no mountain high enough: Plant invasions reaching new elevations. *Front. Ecol. Environ.*, 7, 479–486.
- Pauchard, A., Milbau, A., Albiñ, A., Alexander, J., Burgess, T., Daehler, C., *et al.* (2016). Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation. *Biol. Invasions*, 18, 345–353.
- Pauchard, A. & Shea, K. (2006). Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biol. Invasions*, 8, 399–413.
- Pearson, D.E. (2008). Invasive plant architecture alters trophic interactions by changing predator abundance and behavior. *Oecologia*, 159, 549–558.
- Peng, S., Kinlock, N.L., Gurevitch, J. & Peng, S. (2019). Correlation of native and exotic species richness: a global meta-analysis finds no invasion paradox across scales. *Ecology*, 100, 1–10.
- Pepin, N., Bradley, R.S., Diaz, H.F., Baraer, M., Caceres, E.B., Forsythe, N., *et al.* (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nat. Clim. Chang.*, 5, 424–430.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., *et al.* (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 61, 167–234.
- Pérez, F.L. (1992). The ecological impact of cattle on caulescent Andean rosettes in a high Venezuelan Paramo. *Mt. Res. Dev.*, 12, 29–46.
- Perrigo, A., Hoorn, C. & Antonelli, A. (2020). Why mountains matter for biodiversity. *J. Biogeogr.*, 47, 315–325.
- Petitpierre, B., McDougall, K., Seipel, T., Broennimann, O., Guisan, A. & Kueffer, C. (2016). Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? *Ecol. Appl.*, 26, 530–544.
- Pickering, C.M. & Mount, A. (2010). Do tourists disperse weed seed? A global review of unintentional human-mediated terrestrial seed dispersal on clothing, vehicles and horses. *J. Sustain. Tour.*, 18, 239–256.
- Pickering, C.M. & Norman, P. (2017). Comparing impacts between formal and informal recreational trails. *J. Environ. Manage.*, 193, 270–279.

- Pollnac, F., Seipel, T., Repath, C. & Rew, L.J. (2012). Plant invasion at landscape and local scales along roadways in the mountainous region of the Greater Yellowstone Ecosystem. *Biol. Invasions*, 14, 1753–1763.
- Pollnac, F.W. & Rew, L.J. (2014). Life after establishment: Factors structuring the success of a mountain invader away from disturbed roadsides. *Biol. Invasions*, 16, 1689–1698.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Pergl, J. & Wild, J. (2011). Colonization of high altitudes by alien plants over the last two centuries. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 108, 439–440.
- Quinn, L.D., Quinn, A., Kolipinski, M., Davis, B., Berto, C., Orcholski, M., *et al.* (2010). Role of horses as potential vectors of non-native plant invasion: An overview. *Nat. Areas J.*, 30, 408–416.
- Quiroga, M.P., Premoli, A.C. & Ezcurra, C. (2002). Morphological and isozyme variation in *Cerastium arvense* (Caryophyllaceae) in the southern Andes. *Can. J. Bot.*, 80, 786–795.
- Quiroz, C.L., Cavieres, L.A. & Pauchard, A. (2011). Assessing the importance of disturbance, site conditions, and the biotic barrier for dandelion invasion in an Alpine habitat. *Biol. Invasions*, 13, 2889–2899.
- R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Available at: <https://www.r-project.org/>. Last accessed 31 August 2020.
- Rada, F., Squeo, F.A., Aura, A. & Cabrera, H.M. (1999). Water and carbon relations in the genus *Adesmia* (Papilionaceae) at different altitudes in the high north-central Chilean Andes. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 72, 211.
- Rangwala, I. & Miller, J.R. (2012). Climate change in mountains: A review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Clim. Change*, 114, 527–547.
- Rew, L.J., Brummer, T.J., Pollnac, F.W., Larson, C.D., Taylor, K.T., Taper, M.L., *et al.* (2018). Hitching a ride: Seed accrual rates on different types of vehicles. *J. Environ. Manage.*, 206, 547–555.
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D.M., Hornik, K., Gebhardt, A. & Firth, D. (2021). Package MASS: Support functions and datasets for Venables and Ripley's MASS.
- Roig, F.A., Abraham, E.M. & Méndez, E. (2007). Vegetation belts, cold and soil freezing in the Central Andes of Mendoza, Argentina. *Phytocoenologia*, 37, 99–114.
- Roley, S.S., Tank, J.L., Grace, M.R. & Cook, P.L.M. (2018). The influence of an invasive plant on denitrification in an urban wetland. *Freshw. Biol.*, 353–365.
- Roswell, M., Dushoff, J. & Winfree, R. (2021). A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos*, 130, 321–338.
- Le Roux, J.J., Ellis, A.G., van Zyl, L.M., Hosking, N.D., Keet, J.H. & Yannelli, F.A. (2018). Importance of soil legacy effects and successful mutualistic interactions during Australian acacia invasions in nutrient-poor environments. *J. Ecol.*, 106, 2071–2081.
- Rundel, P. & Millar, C. (2016). Alpine Ecosystems. In: *Ecosystems of California* (eds. Moone, H. & Zavaleta, E.). University of California, Oakland, CA, USA, pp. 613–634.
- Rundel, P.W., Gibson, A.C., Midgley, G.S., Wand, S.J.E., Palma, B., Kleier, C., *et al.* (2002). Ecological and ecophysiological patterns in a pre-altiplano shrubland of the Andean Cordillera in northern Chile. *Plant Ecol.*, 169, 179–193.
- San Martín, C., Sandoval, V., Álvarez, M., Vidal, O., Pérez, Y. & Solís, L. (2014). Comparación de etapas de degradación vegetal con manejo pecuario utilizando valores bioindicadores de Ellenberg en la

- Patagonia Chilena Comparison of vegetation stages degradation with livestock management using Ellenberg 's bioindicators in Chilean, 35, 141–154.
- Sandoya, V., Pauchard, A. & Cavieres, L.A. (2017). Natives and non-natives plants show different responses to elevation and disturbance on the tropical high Andes of Ecuador. *Ecol. Evol.*, 7, 7909–7919.
- Schloerke, B., Cook, D., Larmarange, J., Briatte, F., Marbach, M., Edwin, T., *et al.* (2021). Package Ggally: Extension to ggplot2.
- Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I. & Pugnaire, F.I. (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *J. Ecol.*, 101, 753–762.
- Seipel, T., Kueffer, C., Rew, L.J., Daehler, C.C., Pauchard, A., Naylor, B.J., *et al.* (2012). Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 21, 236–246.
- Simberloff, D., Martin, J., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., *et al.* (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.*, 28, 58–66.
- Souza-Alonso, P., Guisande-Collazo, A. & González, L. (2015). Gradualism in *Acacia dealbata* link invasion: Impact on soil chemistry and microbial community over a chronological sequence. *Soil Biol. Biochem.*, 80, 315–323.
- Speziale, K.L. & Ezcurra, C. (2011). Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *J. Arid Environ.*, 75, 890–897.
- Squeo, F.A., Ibacache, E., Warner, B., Espinoza, D., Aravena, R. & Gutiérrez, J.R. (2006a). Productividad y diversidad florística de la vega Tambo, Cordillera de Doña Ana. In: *Geoecología de los Andes desérticos. La alta montaña del Valle del Elqui* (ed. Cepeda, P.J.). pp. 325–351.
- Squeo, F.A., Warner, B., Aravena, R. & Espinoza, D. (2006b). Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 79, 245–255.
- Törn, A., Siikamäki, P. & Tolvanen, A. (2010). Can horse riding induce the introduction and establishment of alien plant species through endozoochory and gap creation? *Plant Ecol.*, 208, 235–244.
- Trombotto, D., Buk, E. & Hernández, J. (1997). Monitoring of mountain permafrost in the central Andes, Cordon del Plata, Mendoza, Argentina. *Permafr. Periglac. Process.*, 8, 123–129.
- Trombotto, D., Sileo, N. & Dapeña, C. (2020). Periglacial water paths within a rock glacier-dominated catchment in the Stepanek area, central Andes, Mendoza, Argentina. *Permafr. Periglac. Process.*, 31, 311–323.
- Turner, M.G. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91, 2833–2849.
- Valtonen, A., Jantunen, J. & Saarinen, K. (2006). Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges. *Biol. Conserv.*, 133, 389–396.
- Vavra, M., Parks, C.G. & Wisdom, M.J. (2007). Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *For. Ecol. Manage.*, 246, 66–72.
- Vavrek, M.C. (1998). Within-population genetic diversity of *Taraxacum officinale* (Asteraceae): Differential genotype response and effect on interspecific competition. *Am. J. Bot.*, 85, 947–954.
- Verrall, B. & Pickering, C.M. (2020). Alpine vegetation in the context of climate change: A global review of past research and future directions. *Sci. Total Environ.*, 748, 141344.
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., *et al.* (2011a). Ecological impacts of

- invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Lett.*, 14, 702–708.
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., *et al.* (2011b). Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Lett.*, 14, 702–708.
- Vitousek, P. (1994). Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*, 75, 1861–1876.
- Vittoz, P., Randin, C., Dutoit, A., Bonnet, F. & Hegg, O. (2009). Low impact of climate change on subalpine grasslands in the Swiss Northern Alps. *Glob. Chang. Biol.*, 15, 209–220.
- Weaver, T. & Dale, D. (1978). Trampling effects of hikers, motorcycles and horses in meadows and forests. *J. Appl. Ecol.*, 15, 451–457.
- Wells, F.H. & Lauenroth, W.K. (2007). The potential for horses to disperse alien plants along recreational trails. *Rangel. Ecol. Manag.*, 60, 574–577.
- Willard, B.E. & Marr, J.W. (1970). Effects of human activities on alpine tundra ecosystems in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Biol. Conserv.*, 2, 257–265.
- Wilson, J.B. (2011). Cover plus: Ways of measuring plant canopies and the terms used for them. *J. Veg. Sci.*, 22, 197–206.
- Yang, M., Lu, Z., Fan, Z., Liu, X., Hens, L., De Wulf, R., *et al.* (2018). Distribution of non-native plant species along elevation gradients in a protected area in the eastern Himalayas, China. *Alp. Bot.*, 128, 169–178.
- Zedler, J.B. & Kercher, S. (2004). Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Rev. Plant Sci.*, 23, 431–452.
- Zuur A. F; Ieno E. N; Walker N.J; Saveliev A.A; and Smith G.M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.