



**Universidad Nacional del Comahue**  
**Centro Regional Universitario Bariloche**

**FACILITACIÓN EN COMUNIDADES DE PLANTAS  
A LO LARGO DE GRADIENTES ALTITUDINALES  
EN LOS ANDES AUSTRALES**



**Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología**

**Lic. Sabrina Soledad Gavini**

**Director: Dr. Marcelo A. Aizen**

**Codirector: Dra. Cecilia Ezcurra**

**2020**

## Resumen

El ecosistema alpino se encuentra en las alturas de regiones montañosas de todo el mundo, donde las condiciones ambientales son extremas y en consecuencia estresantes tanto para las poblaciones de animales como de plantas. No obstante, se ha postulado que bajo estos escenarios de estrés abiótico las interacciones positivas o de facilitación prevalecen, siendo considerablemente más importantes que las interacciones negativas o de competencia. Las plantas con forma de crecimiento en cojín son uno de los organismos más notables en estos ecosistemas, siendo una de las formas de vida mejor adaptadas a la alta montaña. Además, modifican localmente el entorno abiótico y crean microhábitats favorables que facilitan el establecimiento y supervivencia de muchas otras especies vegetales y, por lo tanto, actúan como plantas nodrizas. El conocimiento que tenemos sobre la incidencia y magnitud de la facilitación planta-planta en el ambiente altoandino del norte de la Patagonia es escaso, siendo imperativo investigar el comportamiento y la fuerza de la facilitación directa e indirecta a través de gradientes altitudinales, especialmente bajo una perspectiva comunitaria. El objetivo principal de la presente tesis es evaluar las implicancias ecológicas y evolutivas de las interacciones planta-planta sobre los patrones de diversidad de plantas en uno de los ambientes más inhóspitos del mundo, el ecosistema alpino. Me propuse estudiar la facilitación directa, mediada a través del efecto nodriza de las plantas en cojín a crecientes escalas espaciales, y la facilitación indirecta, mediada por polinizadores, en ambientes de alta montaña. Específicamente estudié la diversidad de plantas asociada a cojines de angiospermas (Capítulo I) y a cojines de musgos (Capítulo II) en el noroeste de la Patagonia. Además, exploré los efectos de las interacciones planta-planta (competencia – neutralidad - facilitación) sobre los patrones de diversificación de plantas en los ambientes alpinos del mundo a partir de una revisión bibliográfica (Capítulo III). Por último, puse a prueba y cuantifiqué la facilitación planta-planta indirecta, aquella mediada por polinizadores, a partir de la caracterización de las cargas de polen depositadas en flores a distintas alturas del ambiente altoandino de la Patagonia, con el objetivo de analizar la relación entre la recepción de polen conespecífico y la diversidad de polen heteroespecífico (Capítulo IV). Encontré que la presencia de plantas en cojín estuvo asociada a una mayor riqueza de especies en todas las escalas espaciales analizadas, desde la escala de parche hasta la escala de comunidad. Además, la facilitación por plantas en cojín incrementó su importancia con la altitud, donde las

condiciones ambientales se tornan más severas. Mis hallazgos sugieren que aproximadamente un tercio de la flora altoandina de la región debe su presencia a la existencia de plantas en cojín, desafiando la idea de que los factores abióticos por sí solos son suficientes para determinar completamente la incidencia de especies a grandes escalas espaciales, y proporcionado conjuntamente evidencia de que procesos ecológicos a escala local pueden ser cruciales para promover y mantener la biodiversidad a diversas escalas espaciales. Nuestra comprensión de las interacciones planta-planta, no obstante, se basa casi exclusivamente en plantas vasculares, a pesar de que el rol de planta nodriza y, por lo tanto, como organismo facilitador, puede ser también desempeñado por otros grupos taxonómicos en la región altoandina, además de angiospermas. Específicamente encontré distintas especies de briofitas formando matas o cojines en cercanía a lagunas en la alta montaña, ambientes caracterizados por frío y humedad extremos. Los cojines de musgo albergaron una mayor riqueza de especies, abundancia y cobertura de plantas vasculares en comparación a los parches de suelo sin musgos, desempeñándose muy similarmente a los cojines de angiospermas. Por otro lado, evalué a nivel global si géneros de plantas alpinas caracterizadas por especies excluidas competitivamente (creciendo en suelo desprovisto de plantas nodriza) o facilitadas (creciendo asociadas a plantas nodriza) son considerablemente más diversos que los géneros caracterizados por especies generalistas en cuanto a hábitat. A partir de una extensa revisión bibliográfica, comprendiendo estudios en los distintos ambientes alpinos del mundo, se reveló que los géneros de plantas en las categorías de exclusión competitiva y de facilitación tienen, en promedio, más del doble de especies que los géneros en la categoría neutral, proporcionando así evidencia de que la especialización relativa al hábitat, suscitada por las interacciones planta-planta, puede representar una fuerza importante de diversificación en los ecosistemas alpinos. Es decir, las interacciones planta-planta negativas y positivas parecen ser clave para comprender la extraordinaria diversidad de especies de plantas que existe en uno de los ecosistemas más inhóspitos del mundo. Por último, evalué cómo la diversidad vegetal influye sobre el éxito de la polinización mediante el estudio y caracterización de las cargas de polen depositadas en los estigmas de las flores. En particular, examiné el signo de la relación entre la recepción de polen conespecífico y las cargas de polen de múltiples especies (es decir, la riqueza de donantes heterospecíficos), y cómo esta relación varía con el estrés ambiental. Mis resultados mostraron que la recepción de polen conespecífico aumentó con la diversidad de polen heteroespecífico depositada en los estigmas, siendo esta

relación positiva una evidencia de facilitación planta-planta indirecta. Además, ninguna especie mostró una relación negativa, y el porcentaje de especies que mostraron relaciones positivas aumentó con la altitud y por lo tanto con el estrés ambiental. Estos hallazgos sugieren que la diversidad de plantas mejora el éxito de la polinización de las comunidades de plantas alpinas, lo cual es crucial para su reproducción sexual considerando las inherentemente bajas tasas de polinización que caracterizan a estos ecosistemas debido a la escasez de polinizadores. En conclusión, a partir de la presente tesis se confirma la importancia de las interacciones de facilitación como fuerzas promotoras de diversidad de plantas en la alta montaña de la región noroeste de la Patagonia, proceso mediado por un amplio ensamble de especies que pueden desempeñarse como plantas nodrizas, y de la diversidad vegetal como potencial mecanismo subyacente a la facilitación de la polinización. Mis hallazgos también sugieren que las interacciones planta-planta actúan como un impulsor evolutivo de la diversidad vegetal alpina en el mundo.

## Summary

The alpine ecosystem occurs in the high mountain regions around the world where environmental conditions are extreme and, thus, stressful for animal and plant populations. However, it has been proposed that under this abiotic stress scenario facilitative interactions prevail, being more important than negative or competitive interactions. Plants with a cushion growth form are one of the most extraordinary organisms in these environments, being one of the life forms best adapted to the high mountains. Moreover cushions locally modify the abiotic environment and create more favorable microhabitats facilitating the establishment and survival of many plant species and, therefore, act as nurse plants. Our knowledge about the diversity patterns of alpine plants, the prevalence and strength of plant-plant facilitation in the high Andean environment in the north of Patagonia is scarce, being imperative to explore the behavior of direct and indirect facilitation through altitudinal gradients, especially from a community perspective. The main objective of this thesis is to evaluate the ecological and evolutionary implications of plant-plant interactions on the patterns of plant diversity in one of the most inhospitable environments of the world, the alpine ecosystem. I explored direct plant-plant facilitation mediated through the nurse effect at increasing spatial scales, and indirect plant-plant facilitation mediated by pollinators in the high mountain. Specifically, I studied the plant diversity associated with angiosperm cushion plants (Chapter I) and with moss cushions (Chapter II) in northwestern Patagonia. In addition, I explored the effects of plant-plant interactions (competition-neutrality-facilitation) on plant diversification patterns in the alpine environments around the world through an extensive literature review (Chapter III). Finally, I tested and quantified indirect plant-plant facilitation by characterizing the pollen loads deposited on flowers at different elevations in the high mountain of Patagonia, in order to analyze the relationship between the receipt of conspecific pollen and the diversity of heterospecific pollen (Chapter IV). I found that the presence of cushion plants was associated with a considerable increase of plant species richness at all spatial scales analyzed, from the patch scale to the community scale. Furthermore, facilitation by cushion plants became considerably stronger with increasing altitude, where environmental conditions become more severe. My findings suggest that approximately one third of the region's high-Andean flora owes its presence to the existence of cushion plants, challenging the view that abiotic factors alone are enough to fully determine

species incidence at larger spatial scales, hence providing evidence that ecological processes at the local scale can be crucial in promoting and maintaining biodiversity at increasing spatial scales. Our understanding of plant-plant interactions is, however, based almost exclusively on vascular plants, despite the fact that the role of nurse plant and, therefore, as a facilitating organism may be also played by other taxonomic groups in the Andean region, besides angiosperms. Specifically, I found different species of bryophytes growing with a cushion form in the high mountain near lagoons; periglacial environments characterized by extreme wet and cold conditions. Patches dominated by moss cushions harbored greater species richness, abundance, and cover of vascular plants compared to soil patches without mosses, being their nurse performance very similar to the one of angiosperm cushion species. Also, I evaluated whether alpine plants genera characterized by competitively excluded species (growing in the bare soil) or facilitated species (growing associated with nurse plants) are considerably more diverse than the genera characterized by generalists. From an extensive literature review including studies from different alpine environments of the world, it was revealed that plant genera in the categories of competitive exclusion and facilitation have, on average, more than twice as many species as genera in the neutral category, thus suggesting that habitat specialization, driven by plant-plant interactions, can be a major force for diversification in alpine ecosystems. Hence, negative and positive plant-plant interactions seem to be key to understanding the extraordinary diversity of plant species that exists in one of the most inhospitable ecosystems in the world. Finally, I assessed how plant diversity influences pollination success by characterizing the pollen loads deposited on flower stigmas. In particular, I examined the sign of the relationship between conspecific pollen receipt and pollen loads from multiple species (i.e., heterospecific pollen richness), and how this relationship varies with environmental stress. My results showed that receipt of conspecific pollen increased with the diversity of heterospecific pollen deposited on the stigmas, being this positive relationship evidence of indirect plant-plant facilitation. No plant species showed a negative relationship. Furthermore, the percentage of species showing positive relationships increased with altitude and, therefore, with environmental stress. These findings suggest that plant diversity enhances pollination success in alpine plant communities, which is crucial for the sexual reproduction of plants considering the inherently low pollination rates that characterize these environments due to the scarcity of pollinators. In conclusion, this thesis highlights the importance of facilitation as a promoter of alpine

plant diversity in the high mountains of NW Patagonia, involving a large number of species with the potential of acting as nurse plants, and of plant diversity as a potential mechanism underlying pollination facilitation. My work also suggests that plant-plant interactions can act as evolutionary drivers of alpine plant diversity in the world.

# Contenidos

Resumen .....	2
Summary .....	5
Introducción General.....	10
<b>Capítulo I: Facilitación por cojines de angiospermas a través de múltiples escalas espaciales en el ambiente altoandino .....</b>	<b>18</b>
RESUMEN .....	19
INTRODUCCIÓN .....	20
MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
RESULTADOS.....	30
DISCUSIÓN .....	45
APÉNDICE.....	52
<b>Capítulo II: Facilitación de plantas vasculares por cojines de musgos en ambientes periglaciales de la alta montaña .....</b>	<b>56</b>
RESUMEN .....	57
INTRODUCCIÓN .....	58
MATERIALES Y MÉTODOS.....	60
RESULTADOS.....	65
DISCUSIÓN .....	78
<b>Capítulo III: Interacciones planta-planta como fuerzas promotoras de la diversificación.....</b>	<b>84</b>
RESUMEN .....	85
INTRODUCCIÓN .....	86
MATERIALES Y MÉTODOS.....	89
RESULTADOS.....	96
DISCUSIÓN .....	109
APÉNDICE.....	114
<b>Capítulo IV: Facilitación indirecta: Interacciones planta-planta mediadas a través de polinizadores en comunidades del ambiente altoandino .....</b>	<b>121</b>

RESUMEN .....	122
INTRODUCCIÓN .....	123
MATERIALES Y MÉTODOS.....	126
RESULTADOS.....	132
DISCUSIÓN .....	142
APÉNDICE.....	152
Conclusiones Finales.....	156
Publicaciones y comunicaciones científicas en el marco de esta tesis.....	163
Agradecimientos .....	165
Referencias bibliográficas .....	167

## Introducción General

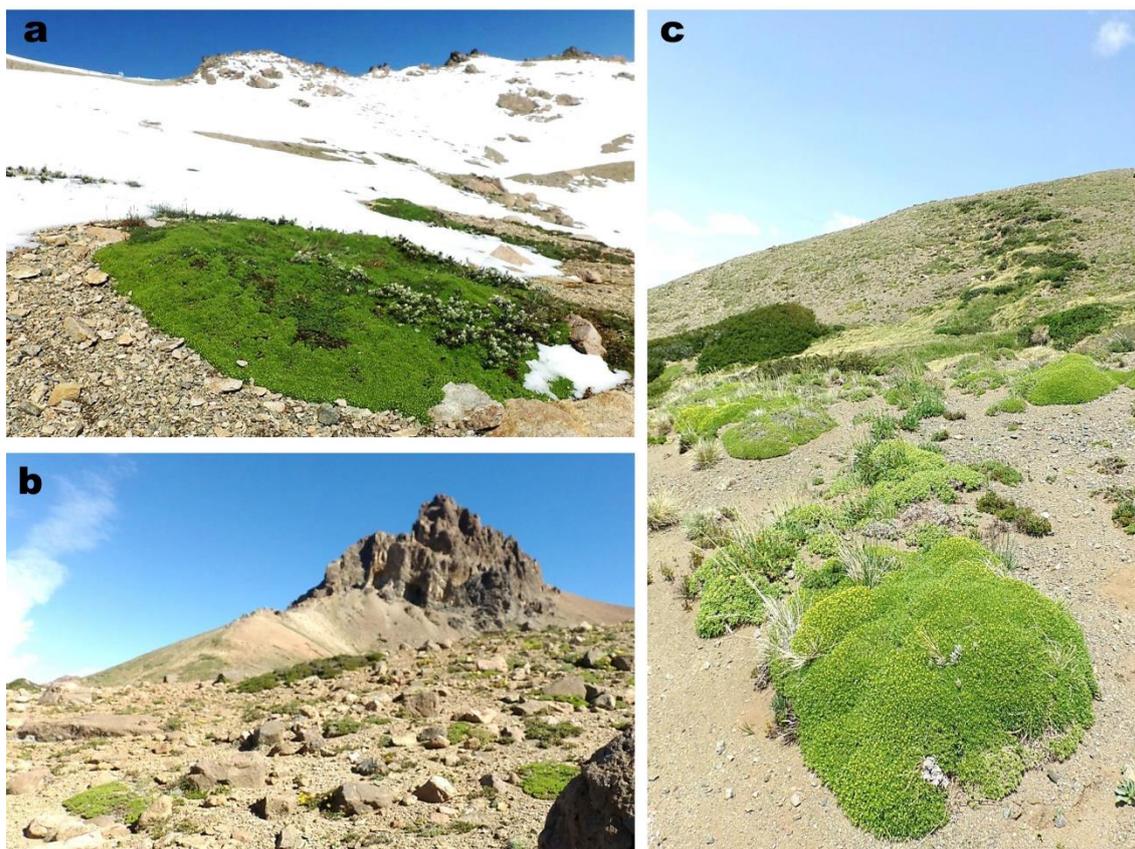
La competencia, la relación depredador-presa, el parasitismo y el mutualismo son clásicos ejemplos de diferentes tipos de interacciones entre organismos vivos. Específicamente, las interacciones bióticas son los efectos que un organismo tiene sobre otro, sean negativos, neutros o positivos. Sin embargo, el resultado y la magnitud de estos efectos dependen en gran medida de las condiciones ambientales (Callaway et al. 2002). Esta dependencia ambiental se ha formalizado como la "Hipótesis del gradiente de estrés" (Bertness y Callaway 1994) la cual sostiene que ante condiciones ambientales benignas prevalecen las interacciones negativas como la competencia, mientras que en condiciones de mayor estrés biótico (ej. consumo por herbívoros) o abiótico (ej. clima), las interacciones positivas como la facilitación son más frecuentes y, por lo tanto, más importantes (Bertness y Callaway 1994; Choler et al. 2001; Callaway et al. 2002; He et al. 2013). Estas últimas constituyen interacciones no tróficas en las cuales la aptitud promedio de al menos una de las especies involucradas aumenta debido a la presencia de otra/s (Callaway 1995, 2007). El proceso de "facilitación" incluye los efectos favorables de la presencia de vecinos, por ejemplo, a través de la mejora del microhábitat, un beneficio que, ante mayor estrés ambiental, supera el costo de vivir cerca de otros individuos con la resultante competencia por los recursos (Callaway 2007; Brooker et al. 2008). De esta forma, la competencia y la facilitación actúan de forma simultánea, pero su importancia relativa varía inversamente a través de gradientes de estrés abiótico (Bertness y Callaway 1994; Brooker y Callaghan 1998; Choler et al. 2001).

Actualmente se reconoce que la estructura, composición y dinámica de ciertas comunidades de plantas están fuertemente influenciadas por interacciones positivas (Callaway 1995, 2007; Mulder et al. 2004; Brooker et al. 2008; Arredondo-Núñez et al. 2009; Butterfield 2009), especialmente en ambientes dominados por estrés abiótico como ocurre en los ecosistemas árticos y alpinos (Bertness y Callaway 1994; Brooker y Callaghan 1998). En particular, los ambientes alpinos representan entornos altamente estresantes para los organismos (Bliss 1962). Por ejemplo, las plantas deben hacer frente a temperaturas extremadamente bajas, cortas temporadas de crecimiento, niveles excesivos de radiación, vientos fuertes, como también suelos pobres en nutrientes y

sustratos inestables como resultado de avalanchas locales y la escorrentía asociada con el deshielo (Bliss 1962; Körner 2003). Las plantas en cojín son uno de los organismos más conspicuos en estos ambientes, siendo una de las formas de vida mejor adaptadas a los entornos severos de la alta montaña (Foto 1). La baja estatura y forma compacta de estas plantas les permite disminuir la abrasión del viento y amortiguar las temperaturas extremas durante el día y la noche. Además los suelos debajo del cojín retienen más agua y contienen más nutrientes que el suelo circundante (ej., Pysek y Liska 1991; Cavieres et al. 1998; Nuñez et al. 1999; Molina-Montenegro et al. 2000; Arroyo et al. 2003; Cavieres et al. 2006, 2007, 2008; Arredondo-Nuñez et al. 2009). Debido a que las plantas en cojín modifican el entorno abiótico creando microhábitats más favorables que el ambiente que las rodea, son consideradas plantas nodrizas. Las plantas nodrizas son organismos que facilitan el establecimiento, el crecimiento y/o la supervivencia de otros organismos (Callaway 2007; Ren et al. 2008). Esta interacción representa el tipo clásico de facilitación planta-planta, en el que los efectos positivos de los vecinos amortiguan o atenúan a otros organismos de las condiciones adversas. Ciertamente, varios estudios han reportado una mayor presencia, abundancia y riqueza de plantas creciendo dentro de cojines en comparación con parches de suelo sin cojín (revisado por Liczner y Lortie 2014).

La magnitud de la facilitación por plantas en cojín, si bien está relacionada con las condiciones ambientales, no tiene una clara relación con la altitud. En algunos estudios se ha encontrado un incremento de la facilitación con la altura (Badano et al. 2007; Anthelme et al. 2012; Michalet et al. 2014), no obstante en otros se ha reportado una disminución de la facilitación con la altitud (Cavieres et al. 2006; De Bello et al. 2011; Dvorsky et al. 2013) o patrones de tipo unimodales, es decir que la facilitación disminuye en los extremos del gradiente (López-Angulo et al. 2018). La diferencia entre estudios podría deberse a que la importancia de la facilitación y/o los patrones de diversidad de plantas dependen de múltiples factores como el rango altitudinal de las montañas en cuestión, la magnitud de los gradientes de temperatura y estrés hídrico asociados con la altitud, y de la identidad de las plantas en cojín debido a su capacidad diferencial de amortiguar esos estresores abióticos. En última instancia, debido al poco conocimiento que tenemos sobre los patrones de diversidad de plantas alpinas, pero más concretamente sobre la incidencia y magnitud de la facilitación planta-planta en el ambiente altoandino de la región Patagónica, es imperativo realizar más estudios que

nos permitirán dilucidar el comportamiento y la fuerza de la facilitación a través de los gradientes altitudinales.



**Foto 1** Ejemplos del ambiente alpino de la región donde se destacan las plantas en cojín. (a) Cerro Catedral a 2000m luego de una nevada en marzo del 2020, (b) Cerro Negro en Villa Traful (Neuquén) a 1900m, y (c) Cerro Challhuaco a 1600m.

Nuestra comprensión de las interacciones planta-planta se basa casi exclusivamente en las plantas vasculares. Si bien esto ocurre para la gran mayoría de los ecosistemas del mundo, también existen ambientes muy extremos en los cuales la facilitación ha sido identificada como un proceso frecuente donde, no obstante, especies de plantas vasculares crecen asociados a parches dominados por musgos o incluso líquenes. En particular, la interacción plantas vasculares – musgo es un fenómeno que ha sido descrito en ambientes muy extremos como la tundra ártica (Gornall et al. 2011) y antártica (Casanova-Katny y Cavieres 2012; Casanova-Katny et al. 2016) ubicándose en estos ecosistemas la gran mayoría de los estudios a la fecha, resaltando la importancia de considerar otras formas de crecimiento o grupos taxonómicos como potenciales organismos facilitadores y que, consecuentemente, estructuran las comunidades.

Teniendo en cuenta que los ambientes extremadamente fríos y húmedos no son exclusivos de los polos, pudiendo estar presentes en la alta montaña (Körner 2003), resulta interesante indagar si el rol de planta nodriza podría ser también desempeñado por otros grupos taxonómicos en la región altoandina, más allá de los cojines de angiospermas.

La facilitación suscitada por el efecto directo de plantas en cojín es un fenómeno ubicuo que ocurre en todas las regiones alpinas del mundo (Reid et al. 2010; Cavieres et al. 2016). De hecho, en las últimas décadas han surgido varios estudios con el objetivo de cuantificar la magnitud de la facilitación a nivel de especie y a nivel de comunidad, como también elucidar como cambia la facilitación a través de gradientes de estrés ambiental (ej., Badano et al. 2007; le Roux y McGeoch 2010; Kikvidze et al. 2011; Anthelme et al. 2012; Lin et al. 2012; Butterfield et al. 2013; Dvorsky et al. 2013; Michalet et al. 2013; Schob et al. 2014; Cavieres et al. 2014; Soliveres y Maestre 2014; Cavieres et al. 2016). En Sudamérica, si bien existen algunos estudios como aquellos desarrollados en el ecosistema alpino tropical de Ecuador (Anthelme et al. 2012), la gran mayoría de los estudios de facilitación por plantas en cojín se corresponden a los Andes del centro de Chile (ej., Cavieres et al. 1998, 2002, 2006; Molina-Montenegro et al. 2000; Badano et al. 2002; Arroyo et al. 2003) encontrándose que entre el 30-50% de las especies de plantas crecen con mayor frecuencia dentro de cojines que fuera de ellos. En los Andes Patagónicos los estudios de patrones de asociación a plantas nodrizas son aún muy escasos (Nuñez et al. 1999), a pesar de las grandes extensiones de ambiente alpino que alberga la región. En particular, Nuñez et al. (1999) mostraron que parches dominados por cojines presentaban una mayor riqueza de especies que parches de suelo sin plantas en cojín. Además, la gran mayoría de los estudios se han enfocado en los mecanismos por los cuales una especie puede ser facilitadora y/o en los efectos sobre la riqueza de plantas a escala de parche (ej. Pysek y Liska 1991; Cavieres et al. 1998; Nuñez et al. 1999; Molina-Montenegro et al. 2000; Badano et al. 2002; Arroyo et al. 2003; Cavieres et al. 2006, 2007, 2008; Liczner y Lortie 2014). Por lo tanto, las implicancias ecológicas y evolutivas de la facilitación como fuente generadora y preservadora de diversidad a nivel de comunidad y global han sido comparativamente poco exploradas (Butterfield et al. 2013; Cavieres et al. 2016).

Por otro lado, el efecto nodriza por plantas en cojín no necesariamente representa el único mecanismo de facilitación que puede establecerse entre plantas. La facilitación a través de la polinización puede ser otro mecanismo (Braun y Lortie 2019). Esta es una interacción planta-planta de tipo indirecta, dado que el efecto de una especie de planta sobre otra(s) especie(s) es mediada por la presencia de un tercer actor, en este caso por los polinizadores. La gran mayoría de las plantas con flor (angiospermas) dependen de animales para su polinización (Ollerton et al. 2011), y las plantas alpinas no son la excepción. Esta dependencia puede ser un factor limitante de la reproducción de las plantas con flor. Se estima que entre el 62 y el 73% de las especies o poblaciones de angiospermas están limitadas por polen (Larson y Barrett 2000; Knight et al. 2005), es decir su éxito reproductivo se ve disminuido por un inadecuado suministro de polen. La limitación polínica es particularmente crónica en los ambientes de la alta montaña (García-Camacho y Totland 2009), dado que la abundancia, diversidad y actividad de insectos polinizadores es muy baja (Arroyo et al. 1982, 1985; Totland 1994; Stone y Jenkins 2008). Esto deriva en que muchas de las plantas subsisten a expensas de la reproducción asexual (Bliss 1962; Körner 2003). Aunque la facilitación a través de la polinización ha sido previamente explorada (Thomson 1978, 1982; Sih y Baltus 1987; Moeller 2004; Feldman et al. 2004; Ghazoul 2006; Hansen et al. 2007), pocos estudios han sido realizados en ambientes sujetos a estrés abiótico (Sieber et al. 2011; Wirth et al. 2011; Tur et al. 2016). Ciertamente, la escasa actividad de insectos polinizadores en la alta montaña, sumado a las condiciones ambientales rigurosas y muy variables, obstaculizan el estudio de las interacciones mutualistas planta-polinizador en el ecosistema alpino. Esto demanda el uso de metodologías más eficientes en estos ambientes. Por ejemplo, un estudio reciente a través de la caracterización de la abundancia e identidad del polen en los estigmas de las flores demostró que la facilitación mediada por polinizadores podría ser un fenómeno generalizado en ambientes de alta montaña (Tur et al. 2016). Es decir que a partir de este tipo de enfoques, se podría cuantificar la magnitud de la facilitación indirecta planta-planta dentro y entre las comunidades de plantas alpinas.

La presente tesis está estructurada en una Introducción General, y Capítulos I a IV. Cada capítulo es una unidad independiente, abordando un objetivo particular, y compuesto por un Resumen, Introducción, Materiales y Métodos, Resultados, Discusión. Por último, se presenta una síntesis con los principales hallazgos obtenidos a partir de este estudio, con una discusión general y conclusiones.

**El objetivo principal de esta tesis** es comprender la importancia ecológica y evolutiva de las interacciones planta-planta sobre los patrones de diversidad vegetal en el ambiente alpino, uno de los ecosistemas más inhóspitos del mundo. Específicamente propongo estudiar la facilitación directa, mediada a través del efecto nodriza, y la facilitación indirecta, mediada por polinizadores, en ambientes de alta montaña del noroeste de Patagonia (ver Esquema). Para ello se analizará y comparará la diversidad de plantas asociada a cojines (de angiospermas y musgos) con la del suelo circundante desprovisto del efecto nodriza. Además, se analizará la relación entre las interacciones planta-planta (competencia – neutralidad – facilitación) y los patrones de diversificación de plantas en los ambientes alpinos del mundo. Por último, se pondrá a prueba y cuantificará la facilitación mediada por polinizadores, dentro y entre comunidades, a partir del estudio de las cargas de polen en flores de especies altoandinas (ver Esquema).

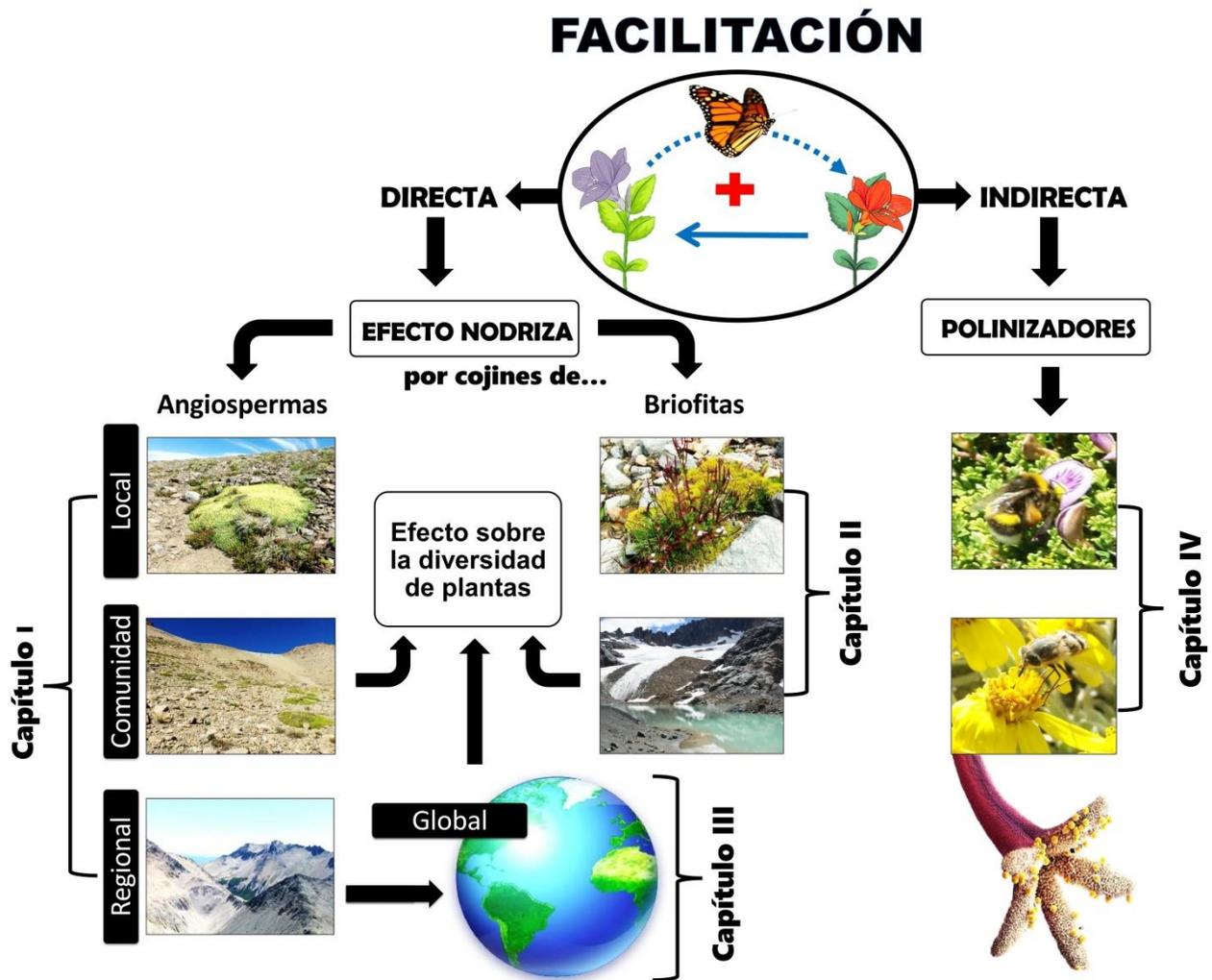
**Los objetivos particulares son:**

1. Determinar si la facilitación por plantas en cojín, en particular angiospermas, influye sobre los patrones de diversidad de plantas a crecientes escalas espaciales en el ambiente altoandino del noroeste de Patagonia. Me propongo identificar las especies que se desempeñan como plantas nodriza en la región, y estimar la importancia de la presencia de estas nodrizas sobre la diversidad vegetal a escala de parche, comunidad, montaña y región (**Capítulo I, Facilitación por cojines de angiospermas a través de múltiples escalas espaciales en el ambiente altoandino**).

2. Examinar la interacción entre cojines de musgos y plantas vasculares en ambientes periglaciales de la alta montaña. En particular, me propongo identificar y comparar el ensamble y diversidad de plantas vasculares asociadas a cojines de musgos y microhabitats sin musgos, como también estimar la efectividad de éstos como plantas nodrizas en comparación con los cojines de angiospermas descritos en el capítulo I (**Capítulo II, Facilitación de plantas vasculares por cojines de musgos en ambientes periglaciales de la alta montaña**).

3. Analizar la relación entre las interacciones planta-planta y los patrones de diversificación de linajes de plantas en las regiones alpinas del mundo. A partir de una revisión bibliográfica y dentro un marco filogenético, propongo determinar si los géneros de plantas caracterizadas por especies excluidas competitivamente (creciendo en suelo desprovisto de plantas nodriza) o facilitadas (asociadas a plantas nodriza) son más diversos que géneros caracterizados por especies generalistas en cuanto a hábitat (**Capítulo III, Interacciones planta-planta como fuerzas promotoras de la diversificación**).

4. Relacionar la diversidad vegetal y el éxito de la polinización de plantas alpinas a partir de la caracterización de las cargas de polen depositadas en los estigmas. Concretamente, propongo estimar la relación entre la diversidad del polen heteroespecífico depositado con la recepción de polen conoespecífico, y analizar si esta relación varía con el estrés ambiental (es decir, a través de un gradiente altitudinal), para así poder inferir el signo y la magnitud de las interacciones planta-planta mediadas por polinizadores (**Capítulo IV, Facilitación indirecta: Interacciones planta-planta mediadas a través de polinizadores en comunidades del ambiente altoandino**).



**Esquema** Temas a tratar en cada capítulo de la presente tesis. Por un lado, la **facilitación directa**, mediada por el efecto nodriza y por otro la **facilitación indirecta** mediada por polinizadores. Se pretende estudiar el efecto de plantas nodrizas sobre la diversidad de plantas debido a cojines de angiospermas a diferentes escalas espaciales (**Capítulo I**), y por cojines de musgos en zonas de deshielo en la alta montaña (**Capítulo II**). Además, se explorarán los efectos de los cojines sobre los patrones de diversidad de plantas en los ambientes alpinos en el mundo (**Capítulo III**). Por último, se pondrá a prueba la facilitación indirecta mediante el estudio de las cargas de polen en estigmas de especies alpinas de la región (**Capítulo IV**).

## Capítulo I

### Facilitación por cojines de angiospermas a través de múltiples escalas espaciales en el ambiente altoandino



## RESUMEN

Los efectos locales de los ingenieros de ecosistemas pueden escalar hasta el nivel de paisaje, destacándose la importancia de procesos ecológicos de escala local como determinantes de la biodiversidad a escalas espaciales más grandes. En ambientes sujetos a estrés abiótico, las plantas en cojín a menudo actúan como ingenieros de ecosistemas dada su capacidad de amortiguar las condiciones estresantes extremas, proporcionando así nichos únicos y más favorables para el establecimiento de otras especies de plantas. En este capítulo, evalué si la facilitación por cojines de angiospermas influye en los patrones de diversidad de plantas a escalas espaciales crecientes en el ambiente altoandino del norte de la Patagonia. Con este objetivo, comparé el número de especies observadas y esperadas que ocurren en parches con y sin plantas en cojín, versus exclusivamente en parches sin plantas en cojín, a distintas escalas espaciales (comunidad, montaña, región). La presencia de plantas en cojín aumentó la riqueza de especies en todas las escalas espaciales analizadas. A nivel de parche, encontré un número mayor de especies creciendo dentro de plantas en cojín que en parches sin cojín de tamaño similar. Consistentemente, comunidades que hipotéticamente carecen de plantas en cojín mostraron una riqueza de especies significativamente menor que comunidades con plantas en cojín. Estas diferencias en la riqueza de especies tanto a escala de parche como de comunidad aumentaron con la altitud, porque la facilitación se vuelve más importante en comunidades que se desarrollan a mayor altura, donde las condiciones ambientales se tornan más severas. Además, según estimadores asintóticos no paramétricos, las plantas en cojín podrían estar aumentando la riqueza de especies a escala regional hasta un 40%. Mis hallazgos sugieren que aproximadamente un tercio de las especies de la flora altoandina de la región deben su presencia a la existencia de plantas en cojín, desafiando la idea de que los factores abióticos por sí solos sean suficientes para determinar completamente la incidencia de especies a grandes escalas espaciales. Este capítulo proporciona evidencia de que los procesos ecológicos a escala local pueden ser cruciales para promover y mantener la biodiversidad a diversas escalas espaciales.

## INTRODUCCIÓN

Múltiples procesos ecológicos, evolutivos y biogeográficos pueden promover la diversidad de especies; sin embargo, entender los mecanismos subyacentes que impulsan los patrones de diversidad local y regional sigue siendo un desafío. De hecho, la importancia relativa de estos procesos y su relación con la diversidad a diferentes escalas espaciales han sido temas centrales de debate en ecología y evolución (Ricklefs y Schluter 1993; Godfray y Lawton 2001; Noda 2004). La visión predominante sostiene que los procesos biogeográficos y/o evolutivos a gran escala explican y determinan la riqueza de especies a cualquier escala, siendo el número de especies en las comunidades locales un reflejo de la riqueza de especies a nivel regional (Ricklefs 1987; Cornell y Lawton 1992; Ricklefs y Schluter 1993; Cornell y Karlson 1997; Lawton 1999; Loreau y Mouquet 1999; Cornell 1999). Los procesos a gran escala que determinan la riqueza regional de especies incluyen la dispersión a larga distancia, la especiación y la extinción (Ricklefs 1987; Wiens y Donoghue 2004; Harrison y Cornell 2007, 2008). Aunque no se comprende bien como la riqueza regional impacta en la riqueza local (Zobel 1997), la explicación más plausible es que es el resultado de un proceso neutral, de un equilibrio entre colonizaciones y extinciones (He et al. 2005). Esta visión de “arriba hacia abajo” (*top-down*) de factores que determinan la diversidad local está respaldada por fuertes relaciones positivas entre la riqueza de especies regional y local (Witman et al. 2004; Shurin y Srivastava 2005; Freestone y Harrison 2006; Cornell et al. 2008). Además, estas relaciones positivas han sido interpretadas como evidencia de que las comunidades locales están "insaturadas" y, por lo tanto, su diversidad se ve débilmente afectada por las interacciones entre especies locales (Cornell 1999; Fukami 2004).

Una alternativa mucho menos explorada y no excluyente a este paradigma de “arriba hacia abajo” (*top-down*) es una perspectiva de “abajo hacia arriba” (*bottom-up*) donde los factores ecológicos de escala local son los determinantes de la riqueza de especies a cualquier escala espacial (Huston 1999; Michalet et al. 2006). Sin embargo, la complejidad de evaluar las interacciones entre múltiples especies coexistentes ha obstaculizado, en parte, dicha extrapolación de “abajo hacia arriba” (Ricklefs 2004, 2008; Harrison y Cornell 2008). Otro factor que no favorece esta perspectiva ha sido el supuesto de que la competencia por recursos limitantes es la fuerza ecológica que

determina el número máximo de especies que pueden coexistir localmente (Shurin y Allen 2001; Herzog y Kessler 2006). No obstante, este paradigma predominante de “arriba hacia abajo” puede no ser suficiente, o incluso relevante, para explicar los patrones de biodiversidad en biomas estructurados por interacciones de facilitación, las cuales promueven diversidad (Cavieres et al. 2016).

Las interacciones bióticas pueden desempeñar un papel esencial como determinantes de la estructura y dinámica de las comunidades. En particular, la presencia de ingenieros de ecosistemas puede afectar en gran medida los patrones locales de biodiversidad, los cuales pueden escalar hasta el nivel del paisaje (Jones et al. 1994; Crooks 2002; Wright et al. 2002; Romero et al. 2015). Los ingenieros de ecosistemas son organismos que crean, modifican y mantienen parches de hábitat que no están presentes en otras partes del paisaje (Jones et al. 1994; Wright y Jones 2006). Si los nuevos nichos asociados con estos microhábitats permiten el establecimiento de especies que no se encuentran en otros lugares, entonces los ingenieros de ecosistemas podrían permitir que coexistan más especies localmente. En la medida en que estas especies no puedan persistir fuera de los hábitats creados por estos ingenieros, este incremento en la diversidad local aumentaría hasta el nivel de paisaje (Wright et al. 2002; Wright 2009; Badano y Cavieres 2006a,b; Cavieres y Badano 2009; Romero et al. 2015). Por lo tanto, este enfoque desafía la visión establecida de que los procesos a gran escala son los factores principales que determinan la riqueza de especies a escala local.

Las plantas con formas de crecimiento de tipo cojín frecuentemente actúan como ingenieros de ecosistemas en ambientes estresantes debido a su capacidad de amortiguar las condiciones ambientales extremas, favoreciendo el establecimiento y la supervivencia de otras especies (Badano et al. 2007; Callaway 2007; Cavieres et al. 2007). Este tipo de interacción biótica, en la cual los organismos asociados se benefician de la disminución del estrés físico por parte de otros organismos coexistentes, se conoce como facilitación (Bertness y Callaway 1994). Por lo tanto, las plantas en cojín actúan como especies facilitadoras. Las plantas que adoptan esta forma de crecimiento, compacta y achaparrada contra el suelo, generalmente facilitan el establecimiento de otras especies al proveer un sustrato más rico en nutrientes, manteniendo mayor humedad debajo de ellas, y también son capaces de amortiguar las temperaturas extremas que caracterizan las regiones alpinas (Bertness y Callaway 1994;

Callaway et al. 2002; Cavieres et al. 2014; Cavieres et al. 2016). Dada la capacidad de las plantas en cojín de nodrizar otras plantas menos tolerantes al estrés, los cojines se consideran especies fundamentales en la sucesión ecológica de los ecosistemas alpinos (Reid y Lortie 2012; Schöb et al. 2012) y como especies clave para el mantenimiento y fuerza generadora de diversidad de plantas alpinas (Butterfield et al. 2013; Cavieres et al. 2016; Gavini et al. 2019). Sin embargo, la mayoría de los estudios que evalúan el rol de facilitación por plantas en cojín se han llevado a cabo a escala local, lo que hace que las extrapolaciones a escalas espaciales más grandes sean una cuestión de mera especulación (pero ver Cavieres y Badano 2009; Cavieres et al. 2016). Más específicamente, esta extrapolación a mayores escalas espaciales no estaría garantizada debido al hecho de que muchas especies de plantas que normalmente son nodrizadas por plantas en cojín a veces pueden establecerse sobre el suelo desnudo cuando las condiciones ambientales son menos estresantes (Cavieres et al. 2002; Arroyo et al. 2003; Cavieres et al. 2006; Badano et al. 2007). Por lo tanto, debido a que la facilitación por plantas en cojín parece ser una interacción facultativa, la consecuencia de esta interacción local en promover diversidad a escalas más grandes es incierta y merece más investigación.

En este capítulo evalué la hipótesis de que las interacciones bióticas a escala local determinan los patrones de diversidad de especies de plantas a escala regional. Específicamente, determiné si la facilitación por plantas en cojín, las cuales se comportan como ingenieros ecosistémicos, influye en los patrones de riqueza de especies tanto a escala local como regional. Siguiendo esta propuesta, espero que las plantas en cojín alberguen un mayor número de especies que parches de suelo, es decir carentes del efecto nodriza por cojines, y la riqueza de especies a escala regional disminuirá en la hipotética ausencia de plantas en cojín. Implícito en esta hipótesis está el supuesto de que muchas plantas alpinas solo se encuentran asociadas a plantas en cojín, a pesar de los fuertes gradientes ambientales que caracterizan al ambiente de la alta montaña. De esta manera, examinaré en qué medida la facilitación es crucial para promover y mantener la biodiversidad a diversas escalas espaciales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

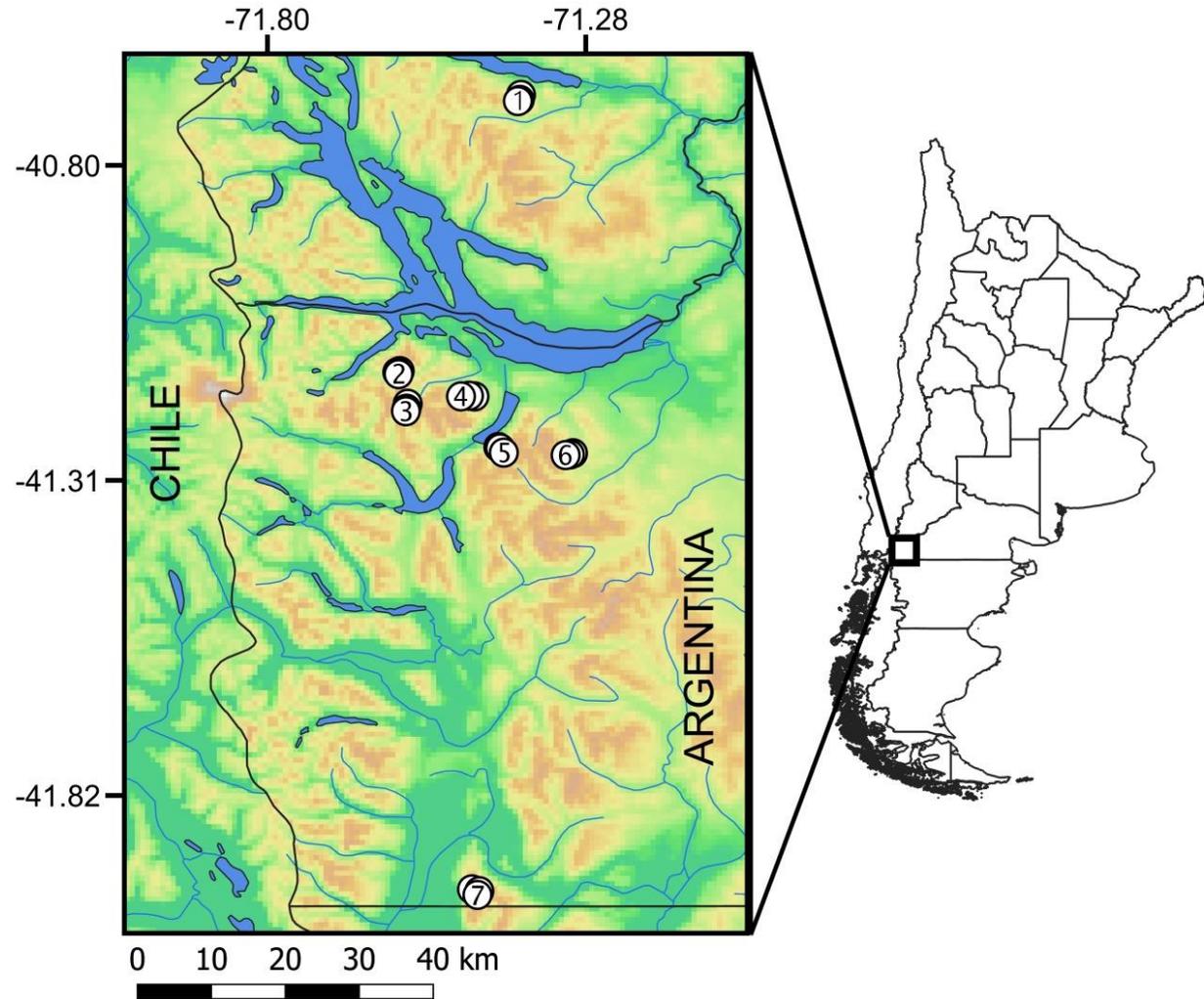
Este estudio se realizó en comunidades altoandinas, la mayoría dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi (Argentina), ubicado a ~ 41°S en el noroeste de la Patagonia, Argentina. La región se caracteriza por un fuerte gradiente de precipitación de aproximadamente 4000 mm en el lado occidental de los Andes en Chile, a aproximadamente 500 mm en el lado oriental más seco de los Andes en Argentina (Wardle et al. 2001; Daniels y Veblen 2004). Generalmente, hay bosques caducifolios de *Nothofagus pumilio* desde los ~ 1000 m hasta el límite del bosque que ocurre a los ~ 1600 m, donde esta especie de árbol crece postrado y formando lo que se denomina 'krummholz' (Wardle et al. 2001). La zona alpina se encuentra por encima de esta línea de árboles (Ferreyra et al. 1998a,b). La altura de la mayoría de los picos montañosos oscila entre los 2000 y 2700 m, con algunos picos por encima de 3000 m (Daniels y Veblen 2004). La temperatura media anual (obtenido de georeferenciar y promediar los valores obtenidos de las comunidades estudiadas, para más información ver Tabla A1.1) es de 3,7°C aprox., con veranos cortos y secos, e inviernos fríos y húmedos (temperatura media del trimestre más frío es de -1,5°C, temperatura media del trimestre más cálido 8,9°C), y con una precipitación anual promedio de 860 mm aprox., la mayor parte de la cual cae en forma de nieve entre mayo y octubre (precipitación del trimestre más frío de 395 mm, precipitación del trimestre más cálido de 93 mm) (Worldclim, Fick y Hijmans 2017; ver Tabla A1.1). En la región altoandina, la cobertura vegetal es extremadamente baja (entre 5 y 20%) debido a las severas condiciones climáticas, generando un paisaje representado principalmente por una matriz de suelo desnudo de arenas y rocas, y parches aislados de plantas en cojín. A pesar de la baja cobertura vegetal se han registrado más de 230 especies de plantas vasculares en las zonas altoandinas del Parque Nacional Nahuel Huapi en los Andes Patagónicos, siendo Asteraceae, Poaceae y Apiaceae las familias de angiospermas mejor representadas (Ferreyra et al. 1998a,b). En general, las formas de vida predominantes comprenden hierbas y arbustos perennes, que comúnmente son de estatura enana o adoptan forma de cojín. Aunque existen más de 15 especies de plantas en cojín en la región (resultado del muestreo de este trabajo), las más frecuentes son *Oreopolus glacialis* y *Azorella nivalis* (*ex* *Mulinum leptacanthum*) (Nuñez et al. 1999).

## Muestreo de vegetación

Realicé censos de vegetación en siete montañas desde enero hasta marzo del 2017 y del 2018 (Figura 1.1). En cada montaña, trabajé a tres alturas (1600, 1800 y 2000 m). Estos sitios fueron elegidos en función de la accesibilidad y disponibilidad de plantas en cojín. Por lo tanto, mi muestreo resultó en un total de 21 comunidades (es decir, 7 montañas x 3 alturas) dominadas por plantas en cojín (Tabla A1.1). En cada comunidad, seleccioné al azar 50 plantas en cojín dentro de un área de aprox. 0,5 hectáreas, pareando cada parche de cojín con un área adyacente sin cojín a 50 cm de distancia en una dirección aleatoria. Para muestrear una superficie de tamaño similar en ausencia de un potencial efecto nodriza, se moldeó un aro de alambre para que coincidiera con el tamaño y la forma del cojín bajo observación, el cual luego fue colocado sobre el suelo aledaño. Al momento de situar el aro de alambre me cercioré de que esta área aledaña no incluyera otras plantas en cojín así como grandes rocas que puedan haber impedido el establecimiento de plantas. Registré el número y la identidad de todas las especies de plantas en las parcelas pareadas, con y sin cojines. Para la nomenclatura de las especies, seguí a Zuloaga et al. 2008. Dado que las plantas en cojín son, generalmente, más o menos circulares a ovaladas, los cojines se definieron como parcelas elípticas y, por lo tanto, medí el eje más largo y el más corto de cada cojín para tener una estimación aproximada de su área. Este muestreo resultó en un total de 2100 parches (1050 parches con planta en cojín vs. 1050 parches de suelo sin planta en cojín).

**Figura 1.1**

Mapa indicando los sitios de estudio. Se muestra la ubicación de las siete montañas en el noroeste de los Andes de Patagonia, Argentina. Cada punto numerado representa una montaña: (1) Negro I (provincia de Neuquén); (2) Negro II (provincia de Río Negro); (3) Cella; (4) Catedral; (5) Confluencia; (6) Challhuaco; y (7) Piltriquitrón (provincia de Río Negro, frontera con la provincia de Chubut).



## Efecto de los cojines sobre la riqueza de especies a diferentes escalas espaciales

Con base a las especies registradas dentro y fuera de plantas en cojín, evalué cómo la diversidad de plantas depende de la facilitación a escalas espaciales de comunidad, montaña y región. Específicamente, para cada una de estas escalas, calculé el número total de especies registradas en ambos tipos de microhábitat (es decir, parches con y sin plantas en cojín) y lo comparé con el número de especies registradas únicamente en parches de suelo sin plantas cojín (Badano y Cavieres 2006a,b). Estas estimaciones se basan en las especies registradas en los 50 (escala de comunidad), 150 (escala de montaña) y 1050 (escala de región) parches pareados con y sin plantas en cojín, en comparación con solamente los parches sin plantas en cojín.

Dado que los conteos de riqueza de especies son muy sensibles al número, tamaño y disposición espacial de las unidades muestrales (Gotelli y Colwell 2011), también estimé la riqueza de especies mediante el uso de estimadores no paramétricos. Los estimadores no paramétricos de riqueza de especies, que utilizan información de las especies raras para calcular el número de especies presentes pero no detectadas, son los más adecuados para estimaciones del número de especies (Gotelli y Colwell 2011).

Los estimadores no paramétricos han demostrado ser más precisos en comparación con estimadores paramétricos o métodos de rarefacción (Gotelli y Colwell 2011). Para datos de incidencia, el estimador más apropiado de la riqueza de especies es el Chao 2 (Chao 1987; Colwell 2013), que tiene en cuenta las especies raras y el número total de especies observadas en la muestra para estimar la riqueza esperada de especies. Utilizando el programa EstimateS (V.9.1.0, Colwell 2013) calculé los valores de Chao2 de la riqueza de especies a diferentes escalas espaciales para ambos escenarios, es decir, en presencia y ausencia de plantas en cojín. Una característica útil de EstimateS es que proporciona estimaciones de riqueza de especies para diferentes tamaños de muestra, importante por lo que voy a explicar a continuación. Las estimaciones de riqueza en ausencia de plantas en cojín se basan en tamaños de muestra reducidos a la mitad (por ejemplo, el muestreo de una comunidad incluye 100 parches, 50 son parches de plantas en cojín y 50 son parches de suelo desprovisto de cojines, y la comunidad hipotética carente del efecto nodriza comprende solamente los 50 parches de suelo desprovisto de plantas en cojín), por esta razón también calculé la riqueza esperada en presencia de plantas en cojín para

tamaños de muestra equivalentes al escenario carente de ellos. Siguiendo con el ejemplo a escala de comunidad, estimé la riqueza esperada en comunidades con y sin cojines, y por lo tanto el muestreo es “completo” (100 vs 50 parches) y también estimé la riqueza esperada en comunidades con cojines para tamaños de muestra equivalentes a las comunidades carentes de ellos (es decir, 50 vs 50 parches). Esto me permite verificar si una disminución en la riqueza de especies en ausencia de plantas en cojín se debe a un menor esfuerzo de muestreo, y no a la ausencia de plantas en cojín. En todas las estimaciones de riqueza, las especies de plantas en cojín se excluyeron del conteo y solo se tuvieron en cuenta si fueron nodrizadas por otras especies. Sin embargo, en ninguna comunidad se observó que una especie de cojín sea nodriza y a su vez nodrizada por otras en otros parches cercanos, por lo que las comparaciones entre la riqueza del paisaje (plantas cojín + suelo carente de plantas en cojín) versus la riqueza de especies solo en suelo carente de plantas cojín en la comunidad, y a escalas espaciales más grandes, no están sesgadas por la inclusión de cojines en el conteo de especies.

### **Patrones de diversidad beta**

Estimé la disimilitud del ensamble de especies (es decir, la diversidad beta; Whittaker 1960) para comparar la composición de especies de plantas entre y dentro de parches con y sin plantas en cojín. La diversidad beta puede reflejar dos fenómenos aditivos y antitéticos: recambio o rotación de especies y anidación o pérdida (Baselga 2010). El recambio o rotación de especies es causado por el reemplazo de algunas especies por otras de un sitio a otro (Gaston y Blackburn 2000) como consecuencia de la especialización de nicho (Qian et al. 2005). Por otro lado, la anidación implica diferencias en el número de especies, donde sitios más pobres en especies representan subconjuntos no aleatorios de las especies presentes en sitios más ricos (Ulrich y Gotelli 2007). Esta última propiedad refleja un proceso no aleatorio de pérdida de especies como consecuencia de, por ejemplo, factores abióticos que promueven la desagregación ordenada de los ensambles (Gaston y Blackburn 2000). Dado que los patrones de disimilitud pueden revelar diferentes procesos, es importante separar estos dos componentes de la diversidad beta (Baselga 2010).

Estimé la diversidad beta total y sus dos componentes previamente ya descritos, comparando el ensamble de especies asociadas a plantas en cojín versus el ensamble de especies en áreas de suelo carentes de plantas en cojín. Estos análisis requieren del uso

de matrices de incidencia de especies (es decir, de presencia-ausencia). Utilicé las herramientas proporcionadas por Baselga (2010) tal como se implementaron en el paquete betapart (V1.4, Baselga 2010; Baselga 2012) en el programa R (R Core Development Team 2017) para estimar la diversidad beta (índice de disimilitud de Sorensen,  $\beta_{\text{SOR}}$ ): un índice que varía de 0 (es decir, entre sitios existe el mismo ensamble de especies) a 1 (es decir, entre sitios el ensamble de especies es totalmente diferente) (ver formula 1). A su vez,  $\beta_{\text{SOR}}$  se descompuso en la componente debido al recambio de especies (índice de disimilitud de Simpson,  $\beta_{\text{SIM}}$ ) y anidamiento o pérdida de especies ( $\beta_{\text{NES}}$ ).

$$\text{[Formula 1]} \quad \beta_{\text{SOR}} = \beta_{\text{SIM}} + \beta_{\text{NES}}$$

Primero evalué la diversidad beta dentro de las comunidades, estimando la diferencia en el ensamble de especies entre los dos tipos de microhabitats, es decir, el conjunto de todas las especies encontradas en los 50 parches de cojín con respecto a los 50 parches sin cojines. Esta comparación pareada me permitió examinar si las plantas en cojín albergan especies únicas no presentes en la matriz de suelo circundante, requisito necesario para que las plantas en cojín incrementen la diversidad regional. Utilizando la función "beta.pair" del paquete betapart estimé la diversidad beta entre microhabitats, con sus respectivos componentes, para cada una de las 21 comunidades. La misma partición aditiva se puede realizar para comparar múltiples sitios mediante el uso de la función "beta.multi". De esta forma, puedo comparar el ensamble de especies entre parches de un mismo tipo de microhabitat. Estimé la diversidad beta, y sus componentes de recambio y anidación, (i) entre las 21 comunidades; (ii) entre las tres alturas (colapsando los datos de montañas); y (iii) entre las siete montañas (colapsando los datos de alturas). Esto se hizo para comparar el ensamble de especies entre los datos de plantas en cojín y entre los datos de suelo por separado. La comparación entre parches pertenecientes al mismo tipo de microhabitat me permite evaluar si los procesos subyacentes a diferencias en el ensamble de especies son distintos según el microhábitat. Por último, con el objeto de determinar si el ensamble de especies varía entre las distintas plantas en cojín, y si las diferencias se deben a recambio o a pérdida de especies, comparé el ensamble de especies nodrizadas entre las distintas especies de plantas en cojín estimando la diversidad beta y sus componentes; esto además se realizó para cada montaña por separado.

## Análisis estadísticos

Los efectos de las plantas en cojín sobre la riqueza de especies a diferentes escalas espaciales fueron examinados mediante el uso de modelos lineales mixtos generalizados (GLMM) en el programa R (R Core Development Team 2017). Para comparar la riqueza de especies entre microhábitats, utilicé un GLMM (función `glmer` del paquete `lme4`, Bates et al. 2015) donde el tipo de hábitat (parche con planta cojín vs. parche suelo sin planta cojín), altura (1600, 1800 y 2000 m), y la interacción entre estos dos efectos fueron incluidos como factores fijos, considerando el área del parche como una covariable y la “comunidad” anidada dentro de la “montaña” como efectos aleatorios. Por otro lado, utilizando exclusivamente los datos del microhabitat plantas en cojín, comparé la variación en la riqueza de especies entre especies de cojines mediante un análisis que incluyó la altura como un efecto fijo, y la “especie de cojín” y la “comunidad” anidada dentro de la “montaña” como efectos aleatorios cruzados. De esta forma, evalué si la inclusión de la “especie de cojín” como un efecto aleatorio mejora significativamente el ajuste del modelo. Este modelo se puso a prueba con y sin el tamaño del cojín como una covariable, para determinar si la calidad de una determinada especie de nodriza depende, en realidad, de su tamaño. Es decir, si la clasificación de una determinada especie como la más o menos eficiente está determinada por su superficie.

Usando un GLMM, también comparé la riqueza observada y la riqueza estimada (Chao 2) en presencia y ausencia de cojines a escala de comunidad y de montaña. A nivel de comunidad, en el modelo consideré las plantas en cojín (presencia, es decir que comprende parches de cojines y suelo vs. ausencia, comprende solo suelo), la altura (1600, 1800 y 2000 m), y la interacción entre estos dos efectos como factores fijos, considerando la “comunidad” anidada dentro de la “montaña” como efectos aleatorios. A nivel de montaña, consideré las plantas en cojín (presencia vs. ausencia) como un factor fijo y la “montaña” como un efecto aleatorio. Para analizar el número de especies observadas, los GLMM presentaron una distribución de Poisson (no se detectó sobredispersión) y una función de enlace logarítmico (Zuur et al. 2009), mientras que para el número estimado de especies se utilizó una distribución gaussiana y una función de enlace de identidad. Por último, analicé los índices pareados de disimilitud (es decir, ensamble de especies en las plantas en cojín vs. ensamble en áreas de superficie

equivalente sin plantas en cojín) siendo las variables respuestas (i) la disimilitud total (índice de Sorensen), (ii) el recambio de especies y (iii) el anidamiento (o pérdida de especies) mediante un GLMM, con una distribución beta con la función `glmmadmb` del paquete `glmmADMB` (V.0.8.3.3, Skaug et al. 2016), utilizando la altura como factor fijo y la “montaña” como efecto aleatorio. Para todos los análisis, en caso de encontrar diferencias significativas realicé pruebas de comparaciones múltiples de Tukey.

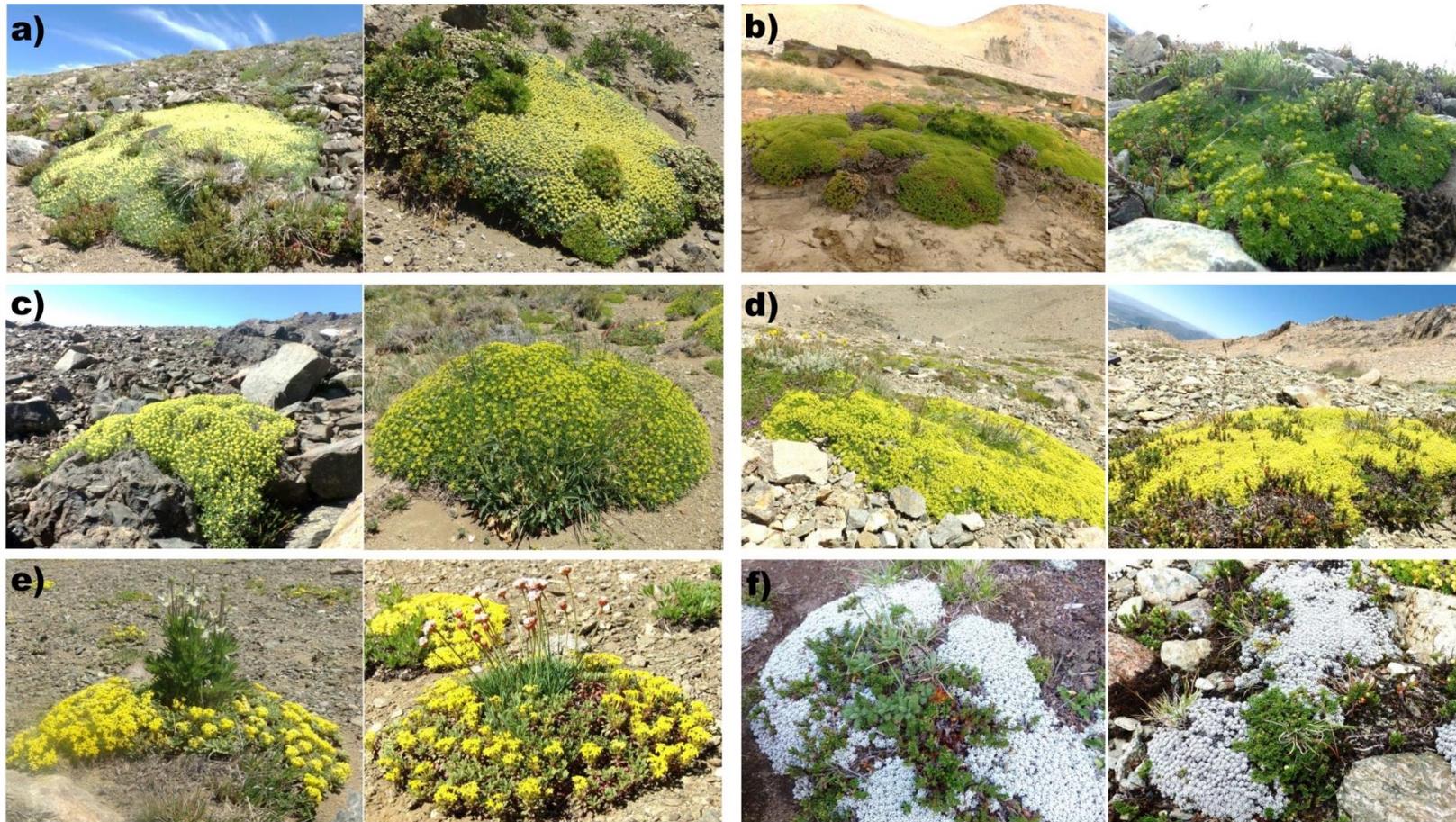
## RESULTADOS

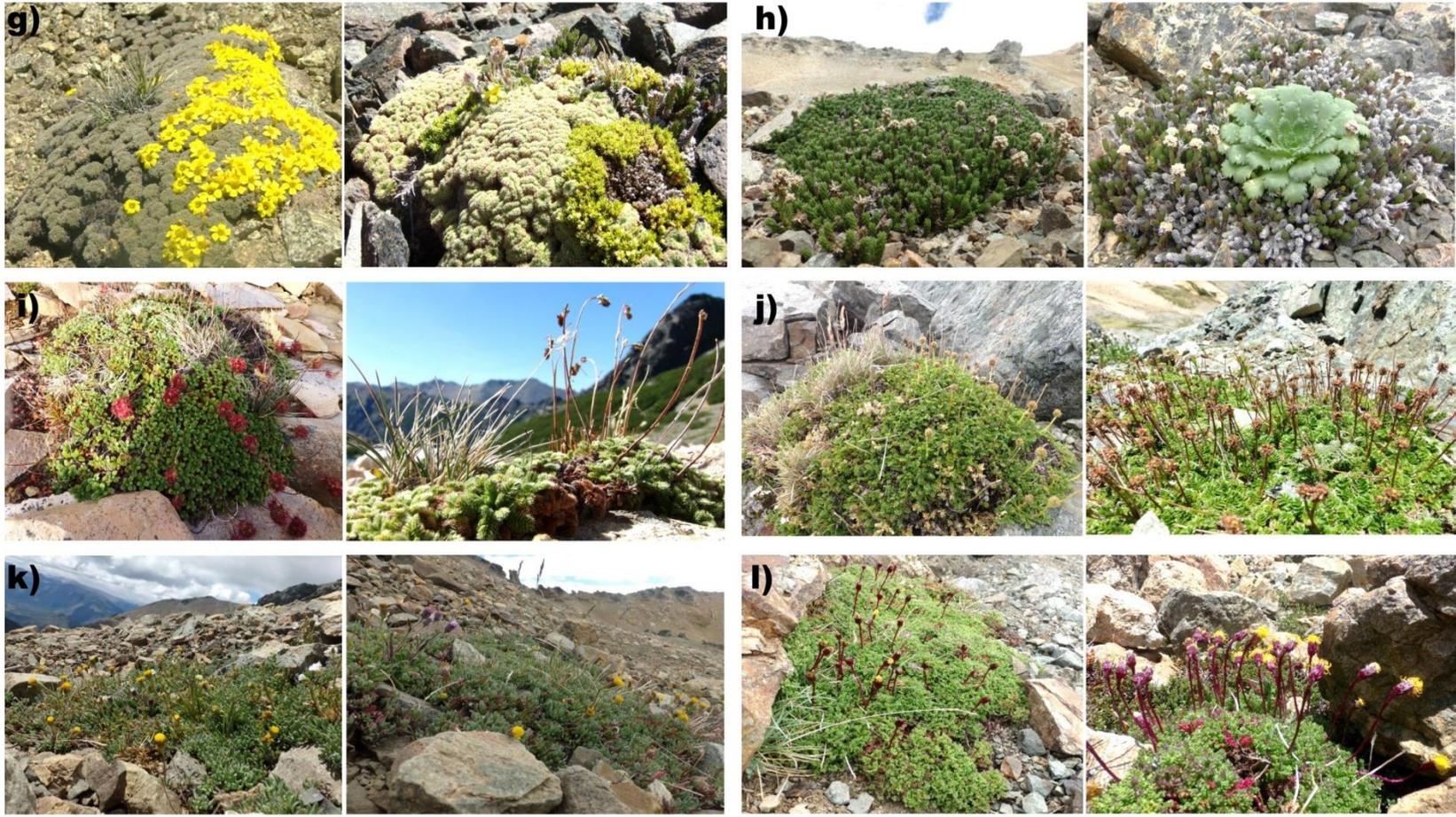
Entre las 21 comunidades estudiadas, identifiqué un total de quince especies de cojines de angiospermas desempeñándose como plantas nodrizas (Tabla A1.1). Entre estas especies, *Azorella nivalis* (Apiaceae) y *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) fueron las más frecuentes, representando el 34% y el 17% de todos los cojines muestreados, respectivamente. Además, en algunas comunidades, típicas especies herbáceas o sub arbustivas pertenecientes a los géneros *Acaena* (Rosaceae), *Gaultheria* (Ericaceae), *Nassauvia* (Asteraceae) y *Baccharis* (Asteraceae) adoptaron un hábito de crecimiento en forma de cojín, albergando a otras especies de plantas en su interior (Tabla A1.1, Figura 1.2); por lo tanto el rol de planta nodriza no es exclusivo de unas pocas especies.

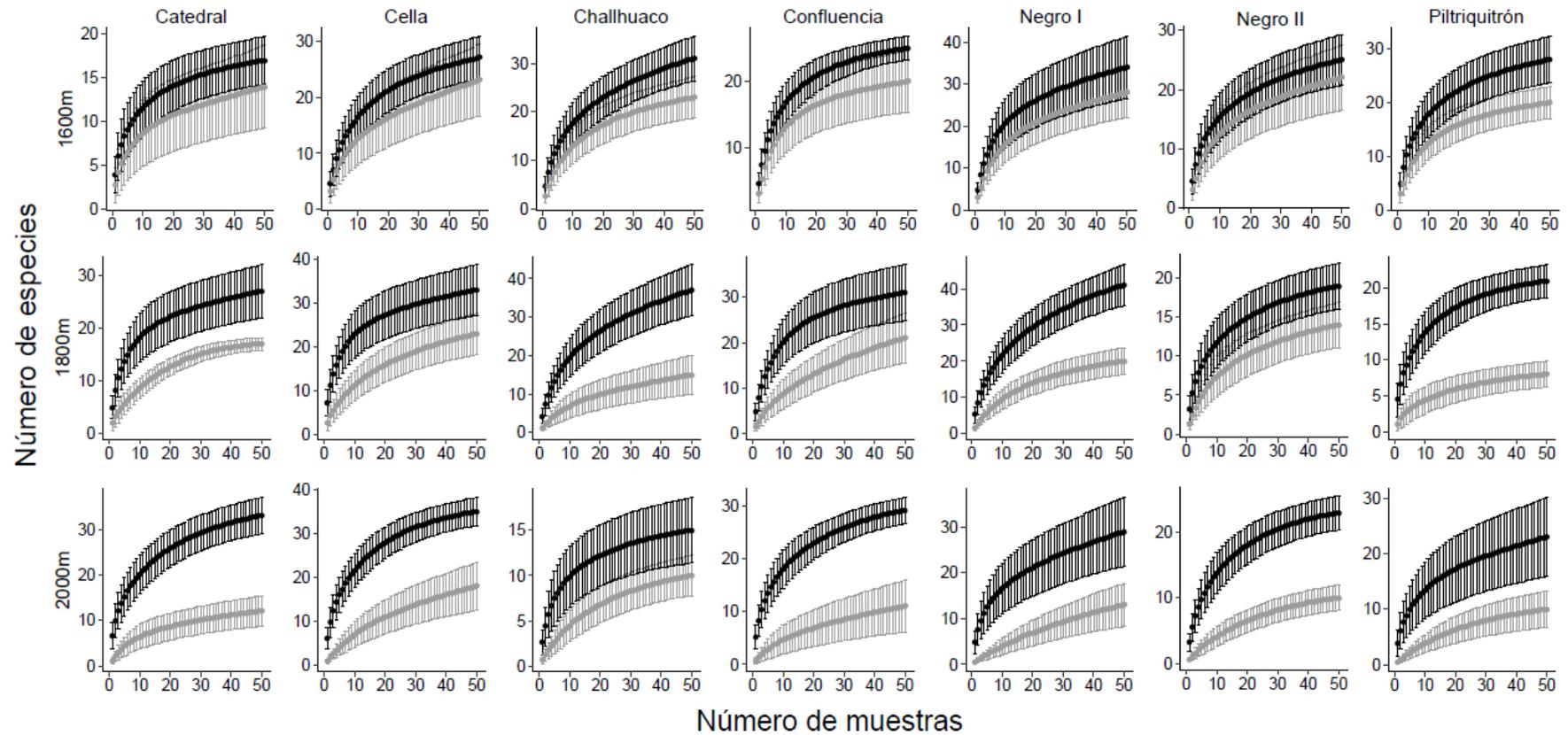
Las plantas en cojín favorecieron el establecimiento de muchas especies de plantas dado que se encontró un mayor número de especies asociadas a plantas en cojín que a parches de suelo sin plantas en cojín de tamaño similar ( $X^2_{\text{microhabitat}} = 1034$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,0001$ ). El número de especies de plantas creciendo dentro de un cojín varió entre 0 y 12 (mediana = 4), mientras que en parches de suelo sin plantas en cojín de igual tamaño varió entre 0 y 7 (mediana = 2). Según las curvas de acumulación de especies (Figura 1.3), estas diferencias entre microhábitats en la riqueza de especies persistieron incluso al considerar el número creciente de unidades de muestreo dentro de la comunidad. Sólo un 1,7% de los cojines no albergaron especies en su interior, mientras que este porcentaje aumentó a un 27% en parches de suelo carentes de cojines. En promedio, el número de especies disminuyó con la altura ( $X^2_{\text{altura}} = 21,4$ ;  $gl = 2$ ;  $P < 0,0001$ ). Sin embargo, esto se debió a una fuerte disminución en el número de especies que se encuentran creciendo en suelo carente de cojines, mientras que el número de especies dentro de cojines permaneció relativamente constante a lo largo del gradiente de altitud (Figura 1.4). Por lo tanto, las diferencias en la riqueza de especies entre microhábitats con y sin cojín aumentaron con la altura ( $X^2_{\text{microhabitat} \times \text{elevación}} = 370,2$ ;  $gl = 2$ ;  $P < 0,0001$ ).

Además, el número de especies aumentó con el tamaño del parche ( $X^2_{\text{área}} = 124,2$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,0001$ ). En consecuencia, la relevancia del efecto nodriza aumentó con la altura, dependiendo también del tamaño de las plantas nodrizas. La consideración de la especie de planta nodriza o cojín como un efecto aleatorio en el modelo mejoró ligeramente su ajuste ( $X^2 = 4,2$ ;  $P = 0,04$ ), pero no cuando el tamaño de la planta en cojín también se incluyó como covariable ( $X^2 = 1,92$ ;  $P = 0,16$ ). Esto revela que las diferentes especies de plantas en cojín albergaron un número similar de especies en su interior, una vez que se tuvieron en cuenta las diferencias de tamaño (Figura 1.5) y por lo tanto son, en promedio, igualmente efectivas como plantas nodrizas.

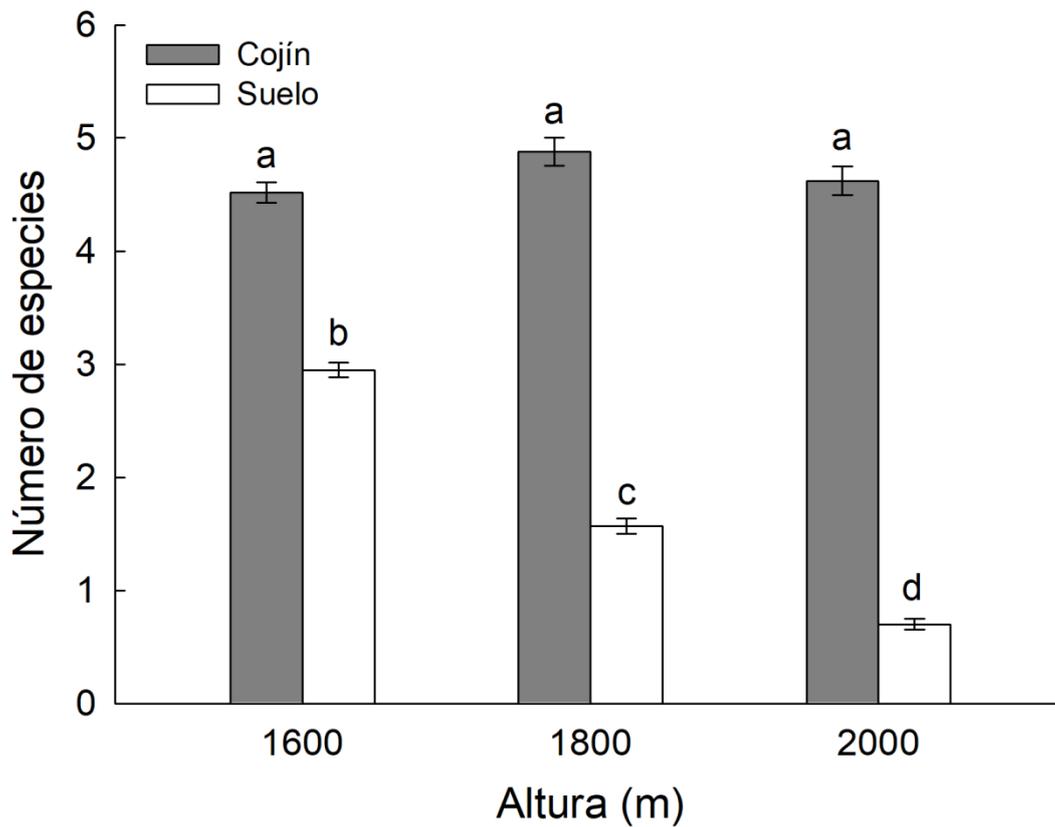
**Figura 1.2** Algunas de las especies de plantas en cojín muestreadas que actúan como nodriza de otras especies de plantas en los sitios estudiados: a) *Azorella monantha*, b) *Azorella lycopodioides*, c) *Azorella prolifera* (ex *Mulinum echinus*), d) *Azorella nivalis* (ex *Mulinum leptacanthum*), e) *Oreopolus glacialis*, f) *Belloa nivea* (ex *Belloa chilensis*), g) *Oxalis erythrorhiza*, h) *Nassauvia pygmaea*, i) *Acaena macrocephala*, j) *Acaena antártica*, k) *Senecio crithmoides*, l) *Senecio subdiscoideus* [esta especie no fue estudiada, pero sí la observé nodrizando otras plantas].



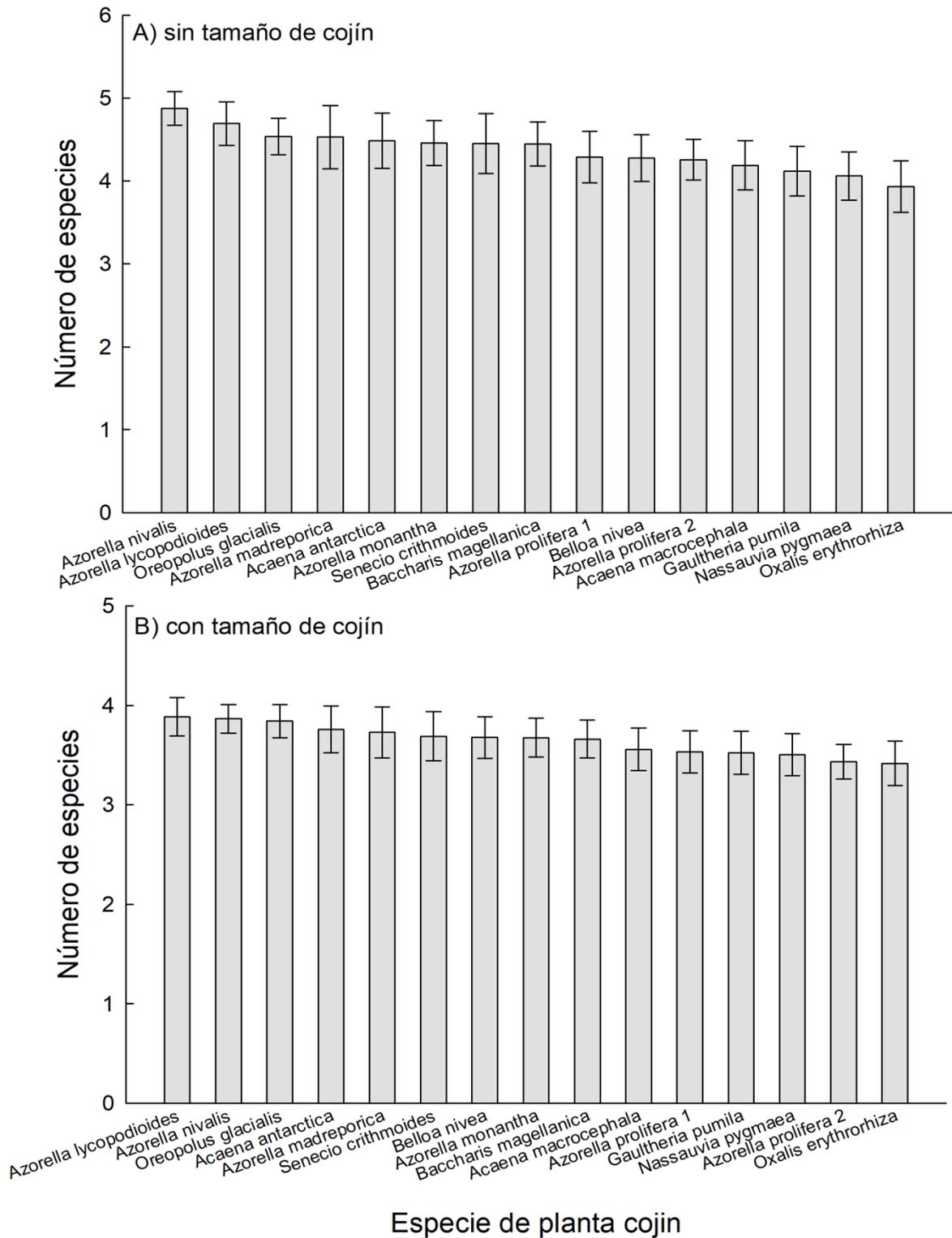




**Figura 1.3** Curvas de acumulación de especies dentro de parches de plantas en cojín (curvas e intervalos de color negro) y parches de suelo (curvas e intervalos de color griss) para las 21 comunidades, la fila superior comprende las comunidades a la menor altitud muestreada (1600 m), la fila intermedia a la altura intermedia (1800 m) y la última fila a la altura más alta (2000 m). Los paneles muestran los números esperados de especies con intervalos de confianza del 95% en función del esfuerzo de muestreo para ambos tipos de microhábitat.



**Figura 1.4** Patrón de riqueza de especies a escala local. Se muestra el número de especies (media  $\pm$  1EE) en parches de plantas en cojín y en parches de suelo sin plantas en cojín a lo largo del gradiente de altura. Letras diferentes denotan diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) según pruebas de Tukey.

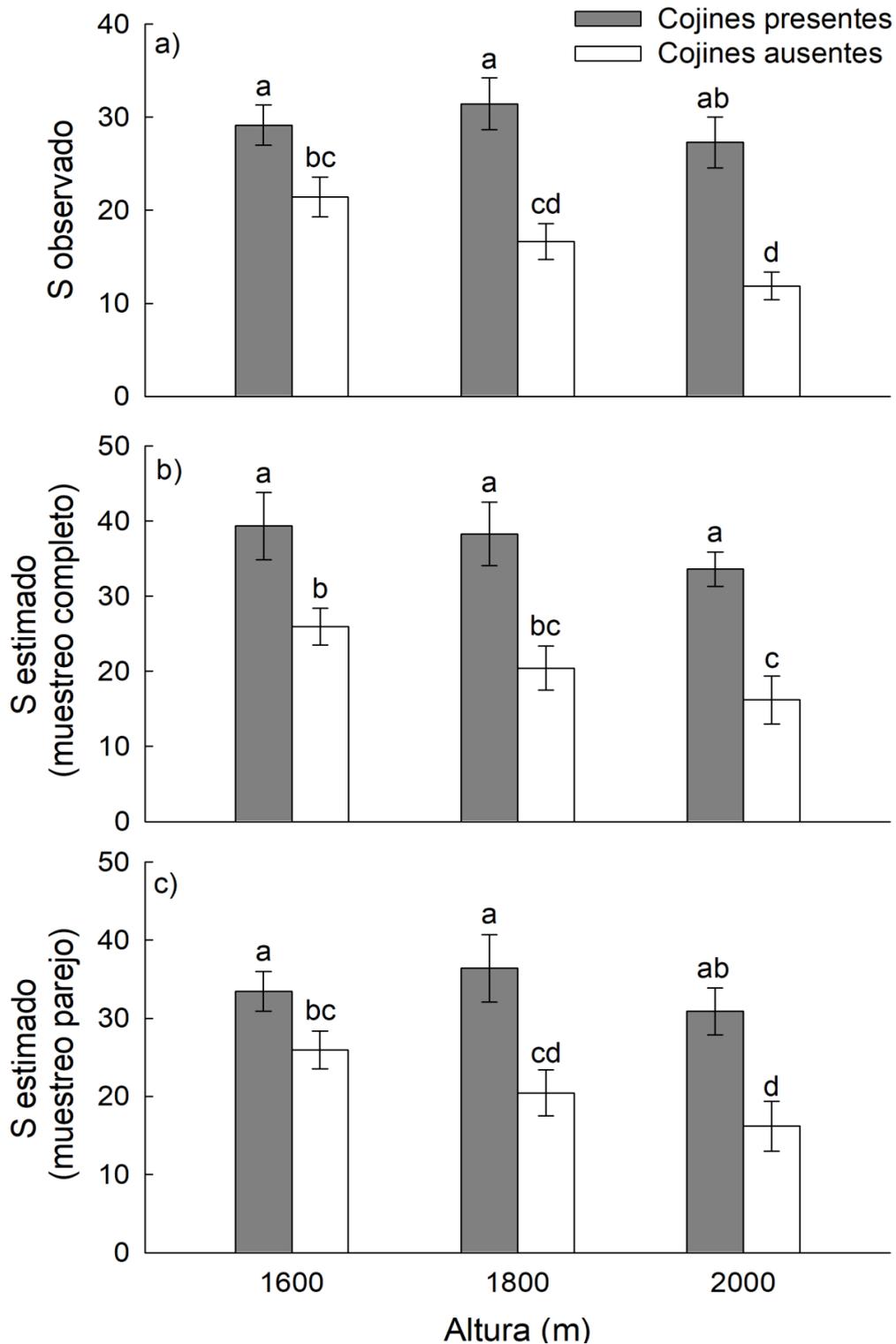


**Figura 1.5** Número estimado de especies (media re-transformada, media +1EE y media -1EE) dentro de las distintas especies de plantas en cojín estudiadas de acuerdo con modelos de efectos mixtos (A) excluyendo e (B) incluyendo el tamaño del cojín como una covariable. *Azorella prolifera 1* = ex *Mulinum spinosum*, *Azorella prolifera 2* = ex *Mulinum echinus*.

La presencia de cojines aumentó considerablemente la riqueza de especies a nivel comunitario. Comunidades hipotéticas “carentes” de plantas en cojín mostraron una menor riqueza de especies, tanto observada como esperada, que las comunidades con plantas en cojín (Tabla 1.1, Figura 1.6), incluso cuando se controló el esfuerzo de muestreo (Figura 1.6c). Las diferencias en la riqueza de especies entre comunidades con y sin plantas en cojín aumentaron con la altura (Figura 1.6), como lo indica la interacción significativa entre la presencia de plantas en cojín y la altura (Tabla 1.1). En particular, la riqueza de especies en las comunidades hipotéticas carentes de plantas en cojín disminuyó con la altura (Figura 1.6). Por lo tanto, en términos del número de especies observadas en el campo, la presencia de plantas en cojín se asoció con un aumento en la riqueza de especies en la comunidad, en promedio, en un 36% en las elevaciones más bajas (~1600 m) y en un 128% en las elevaciones más altas (~2000 m) (Figura 1.6a), con un incremento promedio del 86% entre las 21 comunidades estudiadas. Del mismo modo, cuando se tienen en cuenta las diferencias en los tamaños de muestra, la presencia de plantas en cojín aumentó la riqueza esperada de especies en la comunidad en un 54% en las elevaciones más bajas y en un 113% en las elevaciones más altas (Figura 1.6b), con un incremento promedio del 89% entre las 21 comunidades estudiadas.

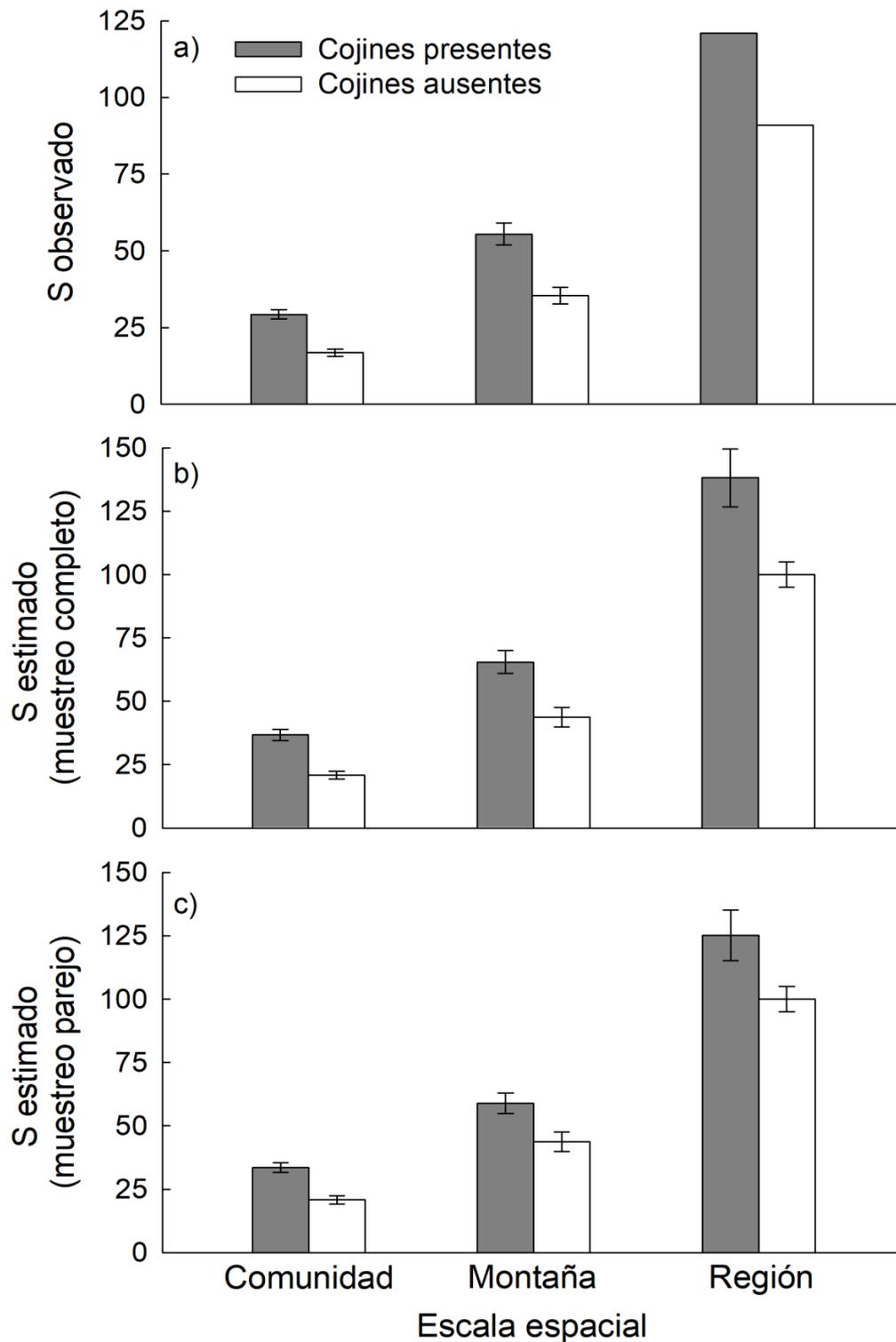
**Tabla 1.1** Resultados del modelo mixto lineal generalizado que pone a prueba el efecto de las plantas en cojín (presencia vs ausencia), altura (1600, 1800 y 2000 m) y su interacción, sobre el número de especies en la comunidad. Este análisis se realizó para el número observado y estimado de especies (Chao), y para este último caso para valores de riqueza de un muestreo completo y un muestreo parejo.

	Número de especies			Número de especies Estimado			
	Observado			Muestreo completo	Muestreo parejo		
	df	X <sup>2</sup>	P	X <sup>2</sup>	P	X <sup>2</sup>	P
Cojín	1	67,7	<0,0001	80,2	<0,0001	101,7	<0,0001
Altura	2	6,6	0,036	4,4	0,11	3,9	0,14
Cojín x Altura	2	9,8	0,007	1,1	0,57	8,7	0,013



**Figura 1.6** Patrón de riqueza de especies a escala de comunidad a lo largo del gradiente de altura. Se muestra el número de especies o “S” (media  $\pm$  1EE) (a) observadas, y estimadas considerando un esfuerzo de muestreo (b) completo y (c) parejo [cuando se controla por esfuerzo de muestreo] cuando las plantas en cojín están presentes y ausentes (comunidades hipotéticas). Diferentes letras denotan diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) según pruebas de Tukey.

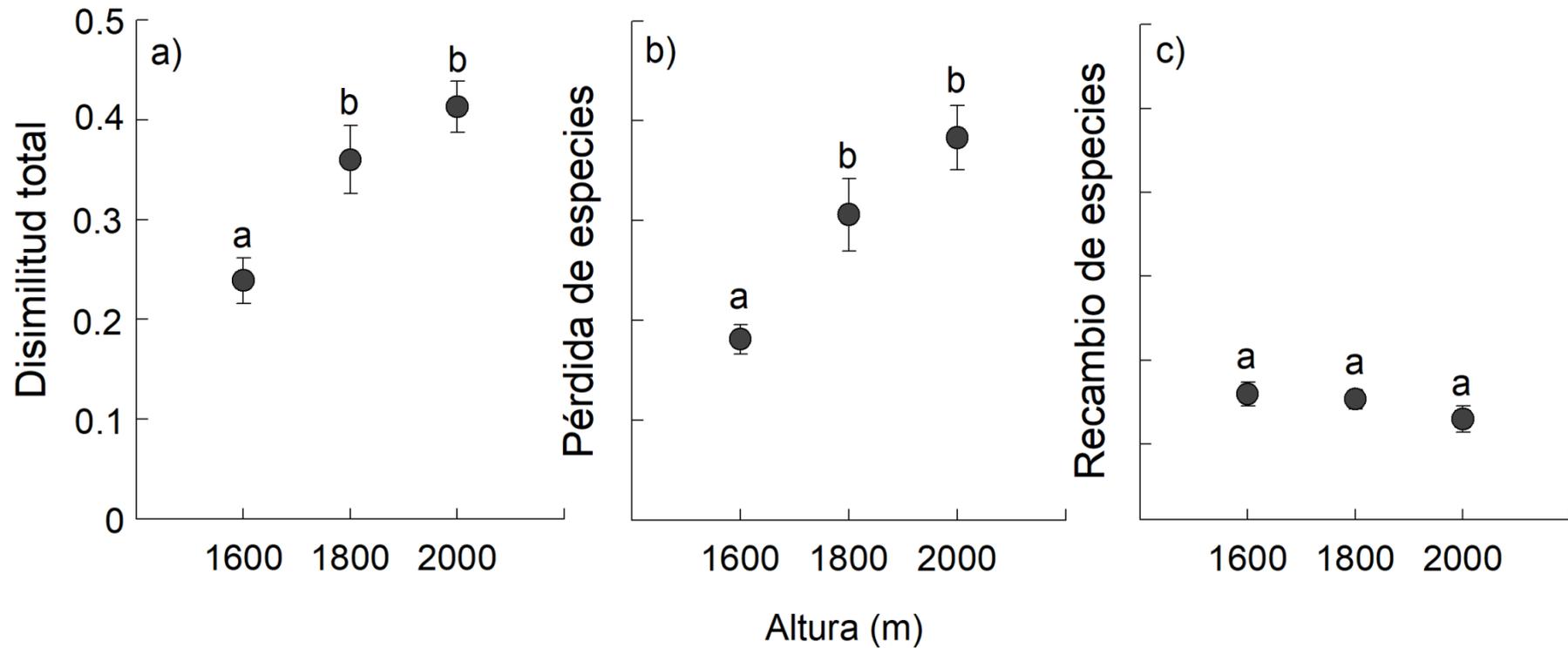
El aumento de la riqueza de especies atribuido a la presencia de plantas en cojín persistió en las escalas de montaña y región. Al agrupar los datos dentro de las montañas, encontré que la presencia de cojines aumentó el número observado de especies en un 57% ( $X^2_{\text{observado}} = 30,3$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,0001$ ; Figura 1.7a) y el número esperado de especies en un 50% y 35% respecto a un muestreo completo y parejo, respectivamente ( $X^2_{\text{muestreo completo}} = 19,1$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,0001$  /  $X^2_{\text{muestreo parejo}} = 14,6$ ;  $gl = 1$ ;  $P = 0,0001$ ; Figura 1.7b, c) a escala de montaña. A su vez, al agrupar los datos de todas las montañas, mis resultados muestran que la presencia de las plantas en cojín está asociada a un aumento de la diversidad de plantas de alrededor del 33% a escala regional (Figura 1.7a). No obstante, según las estimaciones Chao del número esperado de especies, las plantas en cojín podrían aumentar la riqueza regional incluso hasta en un 40% de acuerdo al esquema de muestreo completo (Figura 1.7b), y en aproximadamente un 26% de acuerdo al muestreo parejo (Figura 1.7c). Por lo tanto, los efectos positivos de la presencia de las plantas en cojín sobre la riqueza de especies a escala local persistieron a escalas espaciales más grandes.



**Figura 1.7** Patrón de riqueza de especies a diferentes escalas espaciales. Se muestra el número de especies o "S" (a) observadas, y estimadas considerando un esfuerzo de muestreo (b) completo y (c) parejo en el paisaje con plantas en cojín presentes y en escenarios hipotéticos carentes de plantas en cojín. Para la escala de comunidad y de montaña, se muestra la media  $\pm$  1 EE, mientras que para la escala de región las barras de error representan las desviaciones analíticas estándar de las estimaciones de Chao.

El análisis de diversidad beta confirmó que las plantas en cojín albergan especies que no se encuentran creciendo en el suelo circundante carente de plantas cojín. Según las estimaciones pareadas de diversidad beta dentro de las comunidades, la disimilitud general entre microhabitats, es decir entre el ensamble de plantas dentro y fuera de cojines, aumentó con la altura ( $X^2 = 31$ ;  $gl = 2$ ;  $P < 0,0001$ ; Figura 1.8a). Este aumento en la diversidad beta o disimilitud fue causado por la pérdida no aleatoria de especies ( $X^2 = 34$ ;  $gl = 2$ ;  $P < 0,0001$ ) y no por el recambio de especies ( $X^2 = 3,5$ ;  $gl = 2$ ;  $P = 0,17$ ). En particular, la pérdida de especies explicó un 75% de la diferencia del ensamble de plantas entre las plantas cojines y el suelo en las comunidades más bajas, aumentando hasta un 92% en las comunidades más altas (Figura 1.8b). Al contrario, el recambio de especies contribuyó muy poco a la disimilitud entre microhabitats, permaneciendo relativamente constante en todo el gradiente altitudinal (Figura 1.8c). La pérdida de especies en parches de suelo indica que hay muchas especies que se encuentran exclusivamente asociadas a plantas en cojín, mientras que sólo hay unas pocas especies creciendo exclusivamente en el suelo.

Con respecto a las comparaciones de sitios múltiples (entre parches de un mismo tipo de microhabitat), la diversidad beta siempre fue mayor en el exterior que en el interior de plantas en cojín, ya sea comparando entre comunidades, alturas o montañas (Tabla 1.2). Estas diferencias en la diversidad beta parecen atribuirse principalmente a diferencias en el recambio de especies, debido a que los ensambles de especies asociadas a plantas en cojín exhiben consistentemente un menor recambio de especies que los ensambles asociados a la matriz de suelo circundante, mientras que la pérdida de especies (o anidación) no contribuyó en dar forma a los patrones de diversidad beta a estas escalas espaciales más grandes (Tabla 1.2).



**Figura 1.8** Diversidad beta o disimilitud del ensamble de especies entre microhabitats (plantas en cojín vs suelo sin plantas en cojín) a lo largo del gradiente de altura. Se muestra la media  $\pm$  1EE para (a) la diversidad beta o la disimilitud total, medida como el índice de Sorensen, y sus dos componentes (b) pérdida de especies o anidación, y (c) recambio o rotación de especies, medido como el índice de Simpson. Diferentes letras denotan diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) según pruebas de Tukey.

**Tabla 1.2** Valores de disimilitud o diversidad beta (Índice de Sorensen) y sus componentes: recambio de especies (Índice de Simpson) y pérdida de especies o anidación, entre las 21 comunidades, entre las tres alturas (1600, 1800 y 2000 m), y entre las siete montañas. Las estimaciones se realizaron para cada tipo de microhábitat por separado.

<b>Escala espacial</b>	<b>Microhábitat</b>	<b>Diversidad beta</b>	<b>Recambio de especies</b>	<b>Pérdida de especies</b>
Comunidades	Cojín	0,881	0,850	0,031
	Suelo	0,903	0,870	0,033
Alturas	Cojín	0,360	0,304	0,057
	Suelo	0,480	0,386	0,094
Montañas	Cojín	0,651	0,585	0,066
	Suelo	0,723	0,670	0,053

Por último, encontré diferencias en los ensambles de especies asociados a diferentes especies de plantas en cojín (Tabla 1.3). La disimilitud o la diversidad beta promedio ( $\pm$  EE) entre las especies de cojines, discriminando por montañas, fue de  $0,65 \pm 0,02$  ( $\beta_{SIM} = 0,42 \pm 0,06$ ,  $\beta_{NES} = 0,23 \pm 0,04$ ). Mientras que la diversidad beta general (es decir, agrupando todos los datos sin discriminar entre montañas) fue de  $0,852$  ( $\beta_{SIM} = 0,693$ ,  $\beta_{NES} = 0,159$ ). Por lo tanto, el recambio de especies, en lugar de la pérdida de especies, fue el determinante más importante de las diferencias en los ensambles de plantas asociadas a diferentes especies de plantas en cojín.

**Tabla 1.3** Valores de disimilitud o diversidad beta (Índice de Sorensen) y sus componentes: recambio de especies (Índice de Simpson) y pérdida de especies o anidación, entre las distintas especies de plantas en cojín en cada montaña, y comparando a todas las especies de cojín (es decir, los datos de montañas están todos agrupados). La información sobre la identidad y el número de especies de plantas en cojín se proporciona en la Tabla A1.

<b>Montaña</b>	<b>Diversidad beta</b>	<b>Recambio de especies</b>	<b>Pérdida de especies</b>
Challhuaco	0,707	0,486	0,221
Catedral	0,553	0,150	0,403
Piltriquitrón	0,662	0,528	0,134
Negro II	0,751	0,600	0,151
Cella	0,621	0,503	0,118
Confluencia	0,635	0,344	0,291
Negro I	0,621	0,345	0,276
<b>GENERAL</b>	0,852	0,693	0,159

## DISCUSIÓN

La facilitación, un proceso de escala local, puede ser un determinante clave de la riqueza de especies a escalas espaciales más grandes (Cavieres y Badano 2009; Cavieres et al. 2014, 2016; Chen et al. 2015). Los resultados muestran que la presencia de plantas en cojín se asocia con aumentos significativos de la riqueza de especies en todos los niveles espaciales analizados, y que la magnitud de este efecto depende en gran medida de la escala espacial y las condiciones ambientales. Estos hallazgos proveen evidencia a favor de la hipótesis de trabajo propuesta en este capítulo dado que las plantas en cojín ciertamente determinan los patrones de diversidad vegetal desde escalas locales a incluso regionales.

### **Efectos de facilitación sobre la riqueza de especies: del parche a la comunidad**

Las plantas en cojín albergaron más del doble de especies de plantas que los parches de suelo sin cojín de tamaño similar (Figura 1.4), hallazgos que concuerdan con estudios previos que evalúan el efecto de las plantas en cojín a escalas locales o de “parche” (Nuñez et al. 1999; Cavieres et al. 2002, 2008; Arroyo et al. 2003; Kikvidze et al. 2015). Este efecto positivo se debe, en gran parte, a la modificación del ambiente abiótico por parte de plantas con formas de vida de tipo cojín (Nuñez et al. 1999; Badano et al. 2006; Cavieres et al. 2007, 2008), facilitando el reclutamiento, crecimiento y supervivencia de muchas especies de plantas (Badano et al. 2007; Cavieres et al. 2007, 2008). Por otro lado, encontré que las diferentes especies de plantas en cojín parecen ser igualmente eficientes y por lo tanto importantes porque, en promedio, no sólo albergan un número similar de especies, patrón encontrado una vez que se tienen en cuenta las diferencias de tamaño de las nodrizas (Figura 1.5), sino que además facilitan a distintas especies. De esta forma, independientemente de la especie de nodriza, las plantas en cojín en las comunidades altoandinas funcionan como ingenieros de ecosistemas (Badano y Cavieres 2006a, b).

Los efectos locales de los ingenieros ecosistémicos pueden influir sobre la biodiversidad del paisaje (Crooks 2002; Wright et al. 2002; Wright y Jones 2004; Romero et al. 2015). En la medida en que los ingenieros de ecosistemas crean nuevos hábitats ocupados por otras especies que no podrían subsistir fuera de ellos, los efectos a nivel de parche pueden escalar y enriquecer el ensamble de especies de comunidades enteras que

ocurren en el paisaje (Jones et al. 1994, 1997; Wright et al. 2002; Cavieres y Badano 2009). Si bien la evaluación de los efectos de fenómenos de escala local en los patrones a nivel de paisaje es un desafío, la comparación de comunidades que comprenden tanto parches modificados (resultado de la presencia de ingenieros ecosistémicos como las plantas en cojín) y no modificados (el ambiente circundante), con comunidades hipotéticas carentes de parches modificados, puede servir como punto de partida para estudiar los efectos de los ingenieros de ecosistemas a diferentes escalas espaciales (Badano y Cavieres 2006a, b). De hecho, las plantas en cojín resultaron tener una importante influencia en la diversidad de plantas en el paisaje alpino de los Andes del noroeste de Patagonia. En particular, mis resultados revelan que la presencia de plantas nodrizas se asocia con incrementos significativos de la riqueza de especies a nivel de comunidad (Figura 1.6), como ya se ha reportado para otras áreas alpinas u otros biomas (Valiente-Banuet y Verdú 2007; Cavieres y Badano 2009; Cavieres et al. 2016). Por ejemplo, estudios realizados en el lado occidental de los Andes del Sur, en su mayoría del centro de Chile, reportaron que las plantas en cojín aumentan el número de especies de plantas en las comunidades entre un 10 y 144% (Badano y Cavieres 2006a; Cavieres y Badano 2009). Mi estudio, realizado en el lado oriental de los Andes, mostró aumentos relativamente similares en la riqueza de especies en la comunidad con la presencia de plantas en cojín, que oscilan entre el 25 y el 175%.

Los factores ambientales pueden determinar en gran medida la fuerza del efecto facilitador de las plantas en cojín a escala de comunidad (Wright y Jones 2004; Wright et al. 2006). Debido a que los ingenieros de ecosistemas afectan a las comunidades al modificar las condiciones ambientales locales, es probable que su impacto e importancia cambien a través de gradientes de estrés ambiental (Brooker y Callaghan 1998; Callaway et al. 2002; Wright et al. 2006), siendo las interacciones facilitadoras más frecuentes con el aumento del estrés ambiental (Bertness y Callaway 1994). En mi sitio de estudio, la importancia del efecto nodriza ejercida por las plantas en cojín, tanto a nivel de parche como de comunidad, aumentó considerablemente con la altitud, probablemente asociado con los gradientes de disminución de temperatura, el aumento de las oscilaciones de temperatura y la disminución de la capacidad de retención de agua en el suelo (Körner 2003). En consecuencia, la capacidad de las plantas en cojín para amortiguar el estrés ambiental no generó cambios observables en el número de especies dentro de los cojines a lo largo del gradiente altitudinal, mientras que si se

observó una fuerte disminución en el número de especies en parches de suelo carentes de plantas en cojín de tamaño similar (Figura 1.4). Esta creciente importancia del efecto nodriza con la altura también se observó a nivel de comunidad (Figura 1.6), indicando que muchas especies no podrán sobrevivir sin la presencia de plantas nodrizas, en particular a medida que las condiciones ambientales se vuelven más rigurosas.

La fuerza del efecto nodriza en las comunidades alpinas, sin embargo, no siempre aumenta o cambia monótonicamente con la altitud (Cavieres et al. 2006; De Bello et al. 2011). De hecho, un estudio de alcance global encontró que las plantas en cojín aumentan la diversidad total de la comunidad en promedio un 7% en elevaciones más altas, mientras que este efecto aumentó hasta un 27% en elevaciones más bajas (Cavieres et al. 2016), porque el estrés ambiental puede ser considerablemente más alto a más baja altitud debido a la sequía que ocurre durante el verano (Cavieres et al. 2006). Otro estudio realizado en los andes de Chile (López-Angulo et al. 2018) encontró que la riqueza de especies exhibía una relación unimodal con la altitud, con valores máximos en elevaciones medias, y valores mínimos en los extremos del gradiente. Esto podría explicarse porque el estrés ambiental es más intenso en ambos extremos del gradiente de altura por el frío en las elevaciones más altas y por la extrema sequía de verano en las elevaciones más bajas, presentando condiciones más benignas en elevaciones intermedias y, consecuentemente, resultando en una mayor riqueza de especies. De hecho, López-Angulo et al. (2018) indican que sus resultados son consistentes con otros estudios obtenidos en regiones mediterráneas (Giménez-Benavides et al. 2007; Reverter et al. 2010). El contraste de hallazgos entre estos estudios y el mío sugiere que la importancia de los efectos nodriza son contexto-dependiente. En particular, el cambio en su importancia a través de gradientes altitudinales dependerá del rango altitudinal que se está examinando, la magnitud de los gradientes de temperatura y estrés hídrico asociados, y la capacidad de las plantas en cojín para amortiguar esos estresores.

### **Efectos de la facilitación sobre la riqueza de especies a escalas espaciales más grandes**

Los estudios que examinan la importancia de la facilitación más allá de la escala de parche no sólo son escasos, sino que tampoco han evaluado su influencia en la biodiversidad más allá de la escala de comunidad (Cavieres y Badano 2009; Cavieres et al. 2014, 2016; Chen et al. 2015). Aquí muestro que el efecto positivo de las plantas en

cojín sobre la riqueza de plantas a nivel de parche puede escalar, y en particular el efecto facilitador de los cojines puede influir sobre la riqueza de especies de la montaña e incluso de la región (Figura 1.7). Teniendo en cuenta todas las escalas estudiadas y los valores de riqueza de especies, sean observados o estimados, encontré que la presencia de cojines se asocia con un aumento del número de especies de plantas del; > 100%, 70-80%, 50-60% y 30-40% a la escala de parche, comunidad, montaña y región, respectivamente. Esta tendencia decreciente del efecto de las plantas en cojín sobre la riqueza de especies refleja que a medida que aumenta la escala espacial, también hay una mayor posibilidad de que algunas especies de plantas asociadas exclusivamente a cojines en una comunidad puedan encontrarse creciendo afuera de los cojines en otras comunidades. Ciertamente, las interacciones bióticas que determinan si una especie prospera o se marchita en un dado entorno podrían ser neutrales en otro sitio, climática- o edáficamente diferente. Por lo tanto, la importancia de estas interacciones en determinar la incidencia y persistencia de especies se puede diluir o perder a escalas espaciales más amplias (Whittaker et al. 2001; Pearson y Dawson 2003; McGill 2010).

A pesar de este efecto de dilución, mis resultados sugieren que alrededor de un tercio de la flora alto andina de la región estudiada debe su presencia a la existencia de plantas en cojín, lo que desafía la visión de que solo el clima es suficiente para determinar completamente la presencia de especies a grandes escalas (Whittaker et al. 2001; Pearson y Dawson 2003). Por lo tanto, y como lo sugieren algunos modelos teóricos, las interacciones bióticas pueden dejar una huella a gran escala en lo que respecta a la coexistencia de especies y, consecuentemente, en la presencia y distribución de especies (Meier et al. 2010; Bateman et al. 2012; Madon et al. 2013; Araújo y Rozenfeld 2014). Sin embargo, la evidencia empírica de los efectos a gran escala debido a interacciones bióticas todavía es escasa (Valiente-Banuet et al. 2006; Chalcoff et al. 2012). Un estudio teórico, no obstante, ha proporcionado nuevos conocimientos sobre si la marca geográfica de las interacciones bióticas puede mantenerse a través de escalas espaciales (Araújo y Rozenfeld 2014). Específicamente, estos autores encontraron que las interacciones negativas como la competencia no se manifiestan en escalas más grandes, mientras que las interacciones que comprenden dependencias positivas entre especies tienen más probabilidades de manifestarse en todas las escalas espaciales (Araújo y Rozenfeld 2014). Esto podría explicar por qué el efecto de los ingenieros ecosistémicos, aunque locales, puede detectarse a escalas espaciales más amplias. En última instancia,

este capítulo puede demostrar el potencial de las interacciones bióticas positivas como promotores de la diversidad a múltiples escalas espaciales.

### **Recambio y pérdida de especies**

Explorar la variación en la composición del ensamble de especies puede proporcionar información valiosa sobre la causalidad de los procesos subyacentes a los patrones de biodiversidad. Curiosamente, las diferencias en el ensamble de especies dentro de las comunidades, es decir entre el microhábitat de cojín y de suelo, fueron causadas casi por completo por la pérdida de especies (anidación) y no por el recambio de especies (Figura 1.8). De esta forma, los análisis de diversidad beta confirman que muchas especies están restringidas a crecer dentro del microhábitat proporcionado por las plantas en cojín, mientras que muy pocas especies se encuentran creciendo exclusivamente en la matriz de suelo circundante. De hecho, la casi ausencia de recambio de especies para explicar las diferencias entre microhábitats podría indicar que especies especializadas en hábitats de suelo son ciertamente raras en estas comunidades alto andinas. Estos hallazgos respaldan el supuesto subyacente a mi hipótesis de trabajo, que existe una gran proporción de especies que no sobrevivirían fuera de los hábitats proporcionados por cojines. El hecho de que algunas especies estén exclusivamente presentes, o se encuentren con mayor frecuencia, dentro de cojines, posiblemente está relacionado con que en la matriz circundante de suelo exista una tasa de extinción local mucho mayor que la de colonización (Ulrich et al. 2009). Estas son posiblemente las especies menos tolerantes al estrés, que serían excluidas de la comunidad en ausencia de plantas en cojín (Cavieres et al. 2016). Incluso algunas especies de plantas que crecen en el suelo circundante podrían no ser capaces de persistir sin el subsidio de propágulos de individuos conespecíficos que prosperan dentro de las plantas en cojín. En consecuencia, para las poblaciones de estas especies, las plantas en cojín y la matriz circundante podrían representar hábitats fuente y sumidero, respectivamente (Eriksson 1996; Kadmon y Tielborger 1999). Por otro lado, el aumento de la anidación (o pérdida de especies) a mayores alturas implica una disminución de especies generalistas de hábitat a medida que las condiciones ambientales se vuelven más severas. En consecuencia, el papel de las plantas en cojín como refugios de biodiversidad aumenta considerablemente con la altitud, dado que un número creciente de especies se vuelven completamente dependientes de estos microhábitats para su supervivencia.

Por otro lado, encontré una menor diversidad de plantas (Figura 1.4) pero también un mayor recambio de especies en la matriz de suelo circundante (Tabla 1.2), lo que podría ser impulsado por los factores abióticos (Shurin 2007). Consistente con estos resultados, el modelo de Shurin mostró que existe una relación negativa entre la diversidad a nivel de parche y el recambio de especies, porque el recambio de especies se rige por el grado de heterogeneidad ambiental y el rango de tolerancia de las especies. Específicamente, una mayor variación ambiental promueve un mayor recambio de especies a través del tiempo y el espacio (Stegen et al. 2013; Stein et al. 2014; Stein y Krefl 2015). Por lo tanto, la variabilidad en, por ejemplo, la duración de la capa de nieve, la humedad y la temperatura del suelo expuesto (Löffler y Finch 2005; Löffler 2007), en comparación con el microhábitat amortiguado proporcionado por plantas en cojín, posiblemente hayan contribuido a los valores de recambio más altos en el suelo (Tabla 1.2, Kikvidze et al. 2015). Esto se debe a que la mayoría de las especies tienden a prosperar en diferentes hábitats en lugar de existir en todo el gradiente o paisaje; un factor clave que también podría explicar por qué el efecto facilitador de las plantas en cojín, incluso si es fuerte, se diluye a mayores escalas espaciales.

Los análisis de diversidad beta también revelaron que las diferentes especies de plantas nodrizas tienden a albergar, en promedio, distintos ensambles de especies de plantas, dado que la rotación de especies, en lugar de la pérdida diferencial de especies, fue el determinante más importante de las diferencias entre especies de nodrizas (Tabla 1.3). Esto último, demuestra la importancia de todas las especies de plantas en cojín estudiadas, debido a que no se destaca una especie nodriza en particular, sino que todas, en cierta forma, contribuyen a facilitar distintos ensambles de plantas en las comunidades altoandinas.

### **Futuras líneas de investigación**

Según lo hallado en el presente capítulo, los cojines promueven a una mayor diversidad de plantas, independientemente de si nos referimos a la diversidad a escala de parche, de la comunidad o de toda la región. Sin embargo un aspecto pendiente e interesante a explorar son los efectos sobre el benefactor, es decir si las especies facilitadas influyen sobre la especie nodriza, y así determinar si el éxito reproductivo de los cojines se ve favorecido, perjudicado o le es indiferente albergar plantas en su interior. Por otro lado, algunas de las especies de cojines estudiadas en este capítulo pueden presentar sexos

separados, un ejemplo es *Azorella*, un género cuyas especies pueden ser andromonoicas (que presenta flores hermafroditas y flores unisexuales masculinas en la misma planta) o androdioicas (algunas plantas tienen flores hermafroditas y otras plantas tienen sólo flores masculinas). Debido a que la asignación de recursos para la reproducción es más costosa para las plantas femeninas o hermafroditas (Antos y Allen 1999; Turcotte y Houle 2001; Torimaru y Tomaru 2006), se esperarían diferencias intersexuales en el crecimiento, defensa y herbivoría de las plantas, pudiendo tener consecuencias en su efectividad como plantas nodrizas. Es decir, sería importante analizar la variación intra-específica en la eficiencia como especie nodriza.

Por otro lado, en esta tesis me enfoqué en estudiar el efecto de cojines sobre la diversidad de plantas, sin embargo, los cojines también representan un microhabitat de gran relevancia para la comunidad de invertebrados (ej, refugio y fuente de alimento) siendo un aspecto interesante identificar la diversidad de invertebrados asociados a cojines (Reid y Lortie 2012). Una asociación planta-animal frecuentemente observada es la que entablan cojines y hormigas. De hecho, durante los muestreos en la alta montaña, observé nidos de hormigas del género *Camponotus* establecidos debajo de cojines, más frecuentemente de *Oreopolus glacialis* y en menor medida de especies de Apiaceae, como *Azorella nivalis* (ex *Mulinum leptacanthum*) o *Azorella monantha*.

# APÉNDICE

**Tabla A1.1** Información geográfica y climática de los 21 sitios de estudio. La información climática se extrajo de WorldClim (Fick y Hijmans 2017; <http://www.worldclim.org>) e incluye la temperatura media anual (BIO1), la temperatura media del trimestre más cálido (BIO10), la temperatura media del trimestre más frío (BIO11), la precipitación anual (BIO12), la precipitación del trimestre más cálido (BIO18) y la precipitación del trimestre más frío (BIO19). Además se muestra el tamaño promedio del cojín en m<sup>2</sup> ( $\pm$  EE), y la identidad de las especies de plantas cojín presentes (número de cojines) en cada sitio.

Fecha	Montaña	Altura (m)	Latitud	Longitud	Orientación	Pendiente	T° Anual (°C)	T° trimestre más cálido (°C)	T° trimestre más frío (°C)	Precipitación anual (mm)	Precipitación trimestre más cálido (mm)	Precipitación trimestre más frío (mm)	Tamaño de cojín $\pm$ EE	Especie de cojín
18/1/2017	CHALLHUACO	1600	-41.266	-71.301	64°	12.4°	4.6	10.1	-0.7	768	80	357	0.165 $\pm$ 0.01	OG (23), AMo (22), AN (5)
15/1/2017		1800	-41.268	-71.306	80°	19.3°	4.1	9.4	-1.3	758	80	352	0.132 $\pm$ 0.01	AMo (22), OG (20), AN (5), AP2 (3)
14/1/2017		2000	-41.269	-71.313	80°	17.7°	3	8.3	-2.3	748	80	345	0.127 $\pm$ 0.01	AP2 (33), OE (14), AMa (3)
27/1/2017	CATEDRAL	1600	-41.174	-71.462	70°	16.7°	4.7	10	-0.5	902	97	415	0.200 $\pm$ 0.01	AN (32), AP2 (11), OG (7)
29/1/2017		1800	-41.173	-71.471	43°	21.8°	4	9.3	-1.2	888	96	408	0.150 $\pm$ 0.02	OG (29), AN (21)
28/1/2017		2000	-41.174	-71.484	68°	19.3°	2.5	7.7	-2.6	863	95	394	0.316 $\pm$ 0.03	AN (50)

05/2/2017	PILTRIQUETRÓN	1600	-41.972	-71.466	281°	17.7°	3.7	9	-1.7	800	92	356	0.178 ± 0.02	AP2 (29), OG (21)
02/2/2017		1800	-41.975	-71.454	4°	12.4°	3.5	8.8	-1.9	790	91	352	0.124 ± 0.01	OG (50)
04/2/2017		2000	-41.981	-71.457	11°	19.3°	2.3	7.5	-3	771	90	342	0.117 ± 0.01	NP (27), AL (18), SC (5)
12/2/2017	NEGRO II	1600	-41.133	-71.584	102°	5°	3.5	8.6	-1.6	966	106	441	0.161 ± 0.01	AL (35), AMc (15)
10/2/2017		1800	-41.135	-71.588	54°	21.8°	3.3	8.4	-1.7	960	105	437	0.144 ± 0.01	BM (28), GP (16), AN (6)
11/2/2017		2000	-41.138	-71.586	338°	30.9°	3.3	8.4	-1.7	960	105	437	0.133 ± 0.01	BM (18), AMc (13), GP (10), NP (5), AA (4)
23/2/2017	CELLA	1600	-41.186	-71.571	202°	5°	4.2	9.4	-0.9	979	108	445	0.088 ± 0.01	BN (34), AA (11), AL (5)
21/2/2017		1800	-41.194	-71.573	338°	31°	3.2	8.3	-1.8	942	104	428	0.190 ± 0.02	AN (26), AL (16), BN (8)
22/2/2017		2000	-41.198	-71.574	80°	21.8°	3.2	8.3	-1.8	942	104	428	0.286 ± 0.03	AN (25), BM (25)

24/3/2017	CONFLUENCIA	1600	-41.256	-71.423	320°	22°	4.9	10.2	-0.4	867	92	400	0.177 ± 0.01	AP1 (50)
24/3/2017		1800	-41.258	-71.420	5°	22°	4.9	10.2	-0.4	867	92	400	0.140 ± 0.01	AN (27), AP1 (9), AP2 (9), OG (5)
21/3/2017		2000	-41.265	-71.414	170°	6°	3.1	8.4	-2.1	818	89	375	0.186 ± 0.01	AN (50)
13/1/2018	NEGRO I	1600	-40.686	-71.386	45°	16.7°	4.4	9.6	-0.8	850	87	400	0.233 ± 0.01	AN (26), AMo (14), OG (10)
13/1/2018		1800	-40.694	-71.388	120°	8.6°	3.7	8.9	-1.4	834	85	392	0.255 ± 0.02	AN (39), OG (11)
12/1/2018		2000	-40.696	-71.391	105°	26.3°	3.7	8.9	-1.4	834	85	392	0.225 ± 0.03	AN (50)

**Referencias** AA (*Acaena antarctica*), AMc (*Acaena macrocephala*), AL (*Azorella lycopodioides*), AMa (*Azorella madreporica*), AMo (*Azorella monantha*), AN (*Azorella nivalis*, ex *Mulinum leptacanthum*), AP1 (*Azorella prolifera* 1, ex *Mulinum spinosum*), AP2 (*Azorella prolifera* 2, ex *Mulinum echinus*), BM (*Baccharis magellanica*), BN (*Belloa nivea*), GP (*Gaultheria pumila*), NP (*Nassauvia pygmaea*), OG (*Oreopolus glacialis*), OE (*Oxalis erythrorhiza*), SC (*Senecio crithmoides*).

## Capítulo II

### Facilitación de plantas vasculares por cojines de musgos en ambientes periglaciales de la alta montaña



## RESUMEN

Los musgos conforman una cobertura de suelo dominante en una amplia gama de ecosistemas, especialmente en aquellos que se desenvuelven bajo ambientes sometidos a estrés abiótico como el intenso frío y la humedad extrema generados por el continuo deshielo, fenómeno frecuente en los ambientes periglaciales en la alta montaña. En consecuencia, los musgos pueden influir en la distribución y éxito de otras plantas. En este capítulo, exploré la interacción entre plantas vasculares y musgos con forma de cojín en tres comunidades alpinas de la región. Registré el número de especies, la abundancia y la cobertura de plantas vasculares dentro y fuera de cojines de musgo, midiendo también el área del parche y la profundidad del colchón de musgo. Para determinar el efecto de los musgos en el ensamble de plantas vasculares, calculé el Índice de Interacción Relativo (IIR) en términos de riqueza, abundancia y cobertura de todas las plantas vasculares (medida de la facilitación a nivel de comunidad) y para cada especie por separado (a nivel de especie). Los cojines de musgo albergaron una mayor riqueza de especies, abundancia y cobertura de plantas vasculares en comparación con los parches de suelo sin musgos. En general, la diversidad de plantas vasculares aumentó con el área y la profundidad del cojín de musgo. Los valores de IIR revelaron que los efectos de los cojines de musgo sobre las plantas vasculares vecinas fueron predominantemente positivos para las tres comunidades examinadas. Este capítulo resalta el papel de los musgos como potenciales plantas nodrizas en el ambiente alpino y, por lo tanto, como ingenieros de ecosistemas que pueden ser clave para el mantenimiento de la diversidad de las plantas vasculares en los ambientes altamente estresantes de la alta montaña.

## INTRODUCCIÓN

Las interacciones bióticas son impulsores clave de la composición y dinámica de las comunidades de plantas. Como ya se ha referido en el capítulo anterior, en ambientes hostiles, la importancia de la facilitación sobre la diversidad de plantas es ampliamente reconocida (Brooker et al. 2008). A diferencia de la competencia, las interacciones facilitadoras planta-planta ocurren cuando una especie aumenta la aptitud de otra mediante, por ejemplo, la modificación del entorno local abiótico o biótico (Bertness y Callaway 1994; Brooker y Callaghan 1998). Si bien la facilitación y la competencia son procesos que pueden ocurrir entre plantas vecinas dentro de una misma comunidad, la facilitación es más frecuente en ambientes severos, tornándose competencia a medida que las condiciones abióticas se vuelven más benignas (Bertness y Callaway 1994; Callaway et al. 2002). Sin embargo, las interacciones planta-planta también pueden depender de rasgos intrínsecos de las especies que interactúan, tanto del beneficiario como del benefactor (Gómez-Aparicio 2009; Navas y Violle 2009; Schöb et al. 2013; Bonanomi et al. 2015). En particular, se sabe que las especies de plantas con una forma de crecimiento en cojín son eficientes "plantas nodrizas" en los ambientes alpinos y árticos del mundo (Butterfield et al. 2013; Cavieres et al. 2014) porque modifican el entorno abiótico creando microhábitats más favorables que el ambiente circundante, facilitando el establecimiento, el crecimiento y/o la supervivencia de otras plantas (Callaway 2007; Arredondo-Nuñez et al. 2009). Sin embargo, gran parte del conocimiento actual sobre las interacciones planta-planta se basa en las interacciones que se entablan entre plantas vasculares, destacando la necesidad de explorar el papel de otros grupos taxonómicos como posibles ingenieros ecosistémicos, es decir que puedan determinar la estructura, composición y diversidad de la comunidad vegetal.

Los musgos representan una cobertura de suelo dominante en una amplia gama de ecosistemas, especialmente en aquellos que se desarrollan en entornos muy fríos y húmedos, como la tundra ártica y antártica, donde generalmente adoptan una forma de cojín. En consecuencia, los musgos pueden afectar la distribución y la aptitud de las plantas vasculares a través de vías abióticas y bióticas. Algunos estudios recientes han abordado la facilitación de plantas vasculares por briofitas (Groeneveld et al. 2007; Gornall et al. 2011; Casanova-Katny y Cavieres 2012; Rayburn et al. 2012; Sand-Jensen et al. 2015). Además, en la tundra polar los musgos pueden actuar como ingenieros

ecosistémicos dada su influencia en el microclima y los procesos del suelo (Malmer et al. 2003; Gornall et al. 2007). De hecho, como muchas plantas vasculares con una forma de crecimiento de tipo cojín (ver capítulo I), los musgos pueden proporcionar mejores microhábitats que el entorno circundante, reteniendo mayor humedad en el suelo y aumentando la concentración de nutrientes, reduciendo además el daño por heladas que experimentan las plántulas y las raíces de las plantas y, por último, amortiguando las temperaturas extremas (Smith 1988; Carlsson y Callaghan 1991; Groeneveld y Rochefort 2005; Gornall et al. 2007; Groeneveld et al. 2007; Startsev et al. 2007; Roberts et al. 2009). Asimismo, la estructura física de los musgos, además de favorecer la retención de semillas, puede proporcionar sitios seguros que protegen a las semillas contra la depredación (Jeschke y Kiehl 2008). Por lo tanto, el microambiente proporcionado por colchones o cojines de musgos puede mejorar el establecimiento, crecimiento y/o supervivencia de otra(s) especie(s) de planta(s) (Carlsson y Callaghan 1991; Groeneveld et al. 2007; Casanova-Katny y Cavieres 2012).

Por otro lado, también se han reportado interacciones negativas entre musgos y plantas vasculares (Hobbie et al. 1999; Bret-Harte et al. 2004; Jeschke y Kiehl 2008; Gornall et al. 2011; Doxford et al. 2013). Ciertamente, varios estudios indican que la competencia entre musgos y plantas vasculares es la interacción prevalente en la Antártida (Block et al. 2009; Krna et al. 2009). Específicamente, se ha observado que el crecimiento del musgo disminuye debido a la deposición de hojarasca y el sombreado que generan las plantas vasculares asociadas (Malmer et al. 2003; Van der Wal et al. 2005; Startsev et al. 2008). Asimismo, se ha encontrado que los musgos pueden obstaculizar la emergencia de plántulas y el crecimiento de plantas vasculares al actuar como barreras físicas obstaculizando el acceso a la luz o al sustrato (Bai y Romo 1995; Hobbie et al. 1999; Donath y Eckstein 2010; Gornall et al. 2011; Doxford et al. 2013). Por otro lado, se ha demostrado que la profundidad del colchón de musgo es crucial en determinar el signo y la magnitud de estas interacciones planta-planta (Van der Wal y Brooker 2004; Jeschke y Kiehl 2008; Gornall et al. 2011) ya que los musgos poco profundos o muy profundos tienden a afectar positiva- y negativamente, respectivamente, el crecimiento de plantas vasculares, patrón reportado para la tundra ártica. Esto se debe a que los cojines de musgos profundos pueden disminuir la temperatura local del suelo y la disponibilidad de nutrientes, creando microhábitats aún más estresantes (Van der Wal y Brooker 2004; Gornall et al. 2007, 2011). En síntesis, los cojines de musgos pueden

ejercer efectos tanto positivos como negativos sobre las plantas vasculares.

La mayoría de los estudios sobre interacciones planta-planta que involucran musgos se han realizado en ecosistemas polares, es decir en la tundra ártica y antártica. No obstante, los ambientes alpinos pueden ser tan estresantes como la tundra polar (Bliss 1962; Körner 2003), ya que ambos se caracterizan por suelos extremadamente fríos y pobres al tener baja disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, las regiones alpinas de latitudes altas presentan mayor precipitación y radiación UV, así como mayores fluctuaciones estacionales y diurnas en la radiación solar y la temperatura que las regiones polares (Bliss 1962; Ambach et al. 1991; Gardes y Dahlberg 1996; Margesin 2009; Donhauser y Frey 2018). Por lo tanto, la naturaleza de las interacciones musgo-plantas vasculares puede variar entre ecosistemas. Sin embargo, hasta donde sabemos, no se ha realizado ningún estudio sobre las interacciones musgos-plantas vasculares en el ambiente altoandino.

En este capítulo, examiné la naturaleza de las interacciones musgo - plantas vasculares en tres comunidades alpinas en los Andes del Noroeste de Patagonia. La hipótesis de trabajo es que los cojines de musgo funcionan como plantas nodrizas facilitando el establecimiento y supervivencia de otras especies de plantas debido a su capacidad de proveer microhabitats más favorables. Este capítulo busca responder a las siguientes preguntas: **(i)** ¿Son los parches de musgo más ricos en especies y cantidad de plantas que los parches de suelo sin musgos de tamaño similar? **(ii)** ¿La diversidad de plantas vasculares está relacionada con el tamaño y la profundidad del cojín de musgo? **(iii)** ¿Cómo son la naturaleza y la magnitud de las interacciones cojín de musgo - plantas vasculares a nivel de comunidad y de especies? **(iv)** ¿Cuán efectivos son los musgos como plantas nodrizas en comparación con otras especies de nodrizas como lo son las angiospermas?

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Sitio y especies estudiadas**

El estudio se realizó en tres comunidades altoandinas dominadas por cojines de musgos en el noroeste de Patagonia, durante enero y febrero del 2018. Las tres comunidades se encuentran en la provincia de Río Negro, ubicadas en la (1) ladera este del Cerro López

a 1850 m (41°6'S, 71°33'W), (2) ladera este del Cerro Hielo Azul a 1820 m (41°52'S, 71°39'O), y (3) ladera este del Cerro Catedral a 1840 m (41°11'S, 71°30'W). Las comunidades bajo estudio ocurren en llanuras en cercanías de una laguna permanente, sustentada por la lluvia y el deshielo de un glaciar próximo (Hielo Azul) o por el derretimiento de parches de hielo semipermanentes y capas de nieve cercanas (López y Catedral), resultando en un paisaje de rocas, arena y cojines de musgo (Foto 2), donde la cobertura vegetal es muy baja (del 3 al 5%) debido a las severas condiciones ambientales. En consecuencia, todos los sitios se caracterizan por la acción de congelación-descongelación, procesos criogénicos y grandes variaciones en la cantidad de agua y temperatura del suelo, características típicas del ecosistema alpino (Wang et al. 2006). La temperatura media anual es de 4,5°C aproximadamente, con una precipitación anual de aproximadamente 1054 mm en López, 937 mm en Hielo Azul y 942 mm en Catedral (Worldclim, <http://www.worldclim.org>; Hijmans et al. 2005), principalmente cayendo durante el invierno en forma de nieve, y dejando montículos de hielo y nieve durante el verano.

En estas comunidades alpinas, estudié el efecto nodriza de parches de musgo que crecen en forma de cojín de tamaños variados (Foto 2). Al menos tres especies de musgos se encuentran en la comunidad de López, *Philonotis esquelensis* Matteri (Bartramiaceae), *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey y Scherb. (Bryaceae) y *Pohlia wahlenbergii* (F. Weber y D. Mohr) A.L. Andrews (Mielichhoferiaceae). No obstante, la especie de musgo más abundante formando cojines en López fue *Philonotis esquelensis*. *Philonotis* se encuentra comúnmente creciendo en rocas o suelo, generalmente asociada a sitios húmedos como bancos de ríos, desde el nivel del mar hasta los 4700 m (Gradstein et al. 2001; Jimenez y Suárez 2017; Jimenez et al. 2014, 2016). En la comunidad de Hielo Azul, se encontraron dos especies de musgos, *Bryum pseudotriquetrum* y *Pohlia wahlenbergii*; sin embargo, *B. pseudotriquetrum* fue la especie dominante. Las distribuciones de *B. pseudotriquetrum* y *P. wahlenbergii* también abarcan todo tipo de hábitats húmedos, desde prados, pantanos, riberas, y orillas de lagos, hasta praderas de alta montaña cerca de manantiales, arroyos y ríos, entre otros (Erzberger y Schröder 2013; Suárez y Schiavone 2011). En la comunidad de Catedral, solo se encontró una especie de musgo, *Bartramia patens* Brid. (Bartramiaceae), una especie endémica de América del Sur con incursiones en el continente antártico (Larraín 2007). En cada comunidad, consideré como la especie

nodriza a la especie de musgo más abundante, es decir, *Philonotis esquelensis* para López, *Bryum pseudotriquetrum* para Hielo Azul y *Bartramia patens* para Catedral.



**Foto 2** Comunidades estudiadas en el cerro (a) López, (b) Hielo Azul y (c) Catedral, observe la presencia de lagunas, y (d-g) parches de cojín de musgo con especies de plantas vasculares creciendo dentro, ver (d) *Valeriana philippiana* (Caprifoliaceae) o (f) *Epilobium australe* (Onagraceae) en flor. La gran diversidad de recursos como insectos, semillas, sustratos húmedos, tiende a atraer (g) pájaros como el yal plumizo (*Phrygillus unicolor*), diuca común (*Diuca diuca*) y diucones (*Xolmis pyrope*).

## Muestreo de Vegetación

En cada comunidad, seleccioné al azar un total de 50 cojines de musgo, pareando cada uno con un parche de suelo sin musgos ubicado a unos 50cm de distancia en dirección aleatoria. Para obtener datos comparables con el parche de suelo, se moldeó un aro de alambre para que coincidiera con el tamaño y forma del cojín, para luego colocarse en el suelo. Posteriormente, registré la riqueza (número de especies), la abundancia de plantas y la cobertura vegetal (de forma visual con una precisión del 5%) en las parcelas de cojín y de suelo. Dado que los cojines de musgo resultaron ser más o menos elípticos, los parches se definieron también como parcelas elípticas y, por lo tanto, medí el eje más largo y más corto de cada cojín para poder tener una medida aproximada de su área. También medí con una varilla la profundidad del colchón de musgo como la distancia entre el nivel del suelo y la altura máxima del cojín, registrada en su centro.

Para evaluar la eficiencia comparativa de los musgos como plantas nodrizas, re-utilicé los datos obtenidos del capítulo I, específicamente el número de especies de plantas registrado dentro y fuera de las distintas especies de cojines de angiospermas. A modo de resumen, a partir del capítulo I, identifiqué 15 especies de angiospermas con forma de cojín actuando como plantas nodrizas en 21 comunidades entre los 1600 y 2000 m en siete montañas. Con estos datos, estimé la riqueza absoluta y relativa de especies de plantas vasculares asociadas con cada una de las especies nodriza (tres especies de musgos y quince especies de angiospermas). La riqueza absoluta es el número de especies encontradas dentro del parche de cojín, mientras que la riqueza relativa considera, además, el número de especies que crecen en parches de suelo, es decir carentes de cojines, mediante el uso del Índice de Interacción Relativo (IIR).

## Análisis estadísticos

El análisis de la riqueza de especies entre parches con y sin cojines requiere esfuerzos de muestreo lo suficientemente grandes como para capturar completamente el ensamble de especies asociados con cada microhábitat (Colwell 2013). Por este motivo, construí curvas de acumulación de especies en el microhábitat de cojín y suelo para las tres comunidades, utilizando el programa EstimateS (versión 9.1.0, Colwell 2013). Además, estimé la riqueza de especies utilizando estimadores no paramétricos (Gotelli y Colwell 2011). Para datos de incidencia, el estimador más apropiado de la riqueza de especies es

el estimador Chao-2 (Colwell 2013), que tiene en cuenta las especies raras y el número total de especies observadas en la muestra para estimar la riqueza total esperada de especies (Colwell 2013). De esta forma, estimé los valores de Chao-2 para ambos microhabitats (cojines de musgo y suelo carentes de musgos) para las tres comunidades.

Mediante el uso de modelos lineales generalizados de efectos mixtos (función `glmer` en el paquete `lme4` R, Bates et al. 2015) analicé el efecto del microhabitat (musgo vs. suelo) sobre la riqueza de especies de plantas vasculares, abundancia de plantas y cobertura vegetal, usando el área del parche como una covariable. Las parcelas pareadas y la comunidad se incluyeron como efectos aleatorios. Además estimé la correlación de Pearson entre el área y la profundidad del parche de cojín, para determinar en qué medida están asociadas estas variables. El efecto de la profundidad del cojín de musgo sobre la riqueza de especies, la abundancia de plantas y la cobertura vegetal fueron analizadas también con modelos lineales generalizados de efectos mixtos, utilizando la profundidad del cojín como efecto fijo y la comunidad como un efecto aleatorio. Las variables respuesta de tipo conteo (número de especies y abundancia de plantas) se examinaron para verificar si hay o no dispersión en los datos. El número de especies o riqueza fue analizada con una distribución de Poisson (Zuur et al. 2009), mientras que la abundancia de plantas fue analizada con quasi-Poisson utilizando la función `glmmPQL` del paquete MASS. La cobertura vegetal se analizó asumiendo una distribución normal. Los valores predichos y los intervalos de confianza del 95% de estos modelos se calcularon y se representaron con la función `ggpredict` del paquete `ggeffects`. Todos los análisis se realizaron con el programa R (R Core Development Team 2017).

Para evaluar la magnitud del efecto nodriza por cojines de musgo sobre la riqueza de especies, la abundancia de plantas y la cobertura vegetal, calculé el Índice de Interacción Relativo (IIR; Armas et al. 2004) tanto a nivel de comunidad como a nivel de especie.

$$\text{[Formula 2] IIR} = (X_c - X_s) / (X_c + X_s)$$

El IIR se calcula como lo indica la “formula 2” donde “ $X_c$ ” y “ $X_s$ ” representan alguna variable de interés en cojín y suelo, respectivamente. Por ejemplo, puede ser abundancia

de plantas, cobertura, o alguna medida de rendimiento como biomasa, producción de frutos o semillas, etc. Este índice varía de -1 a 1 y, en el caso de ser expresado en abundancia un IIR = 1, representaría que todos los individuos se encuentran dentro de cojines (facilitación completa); IIR = -1, cuando todos los individuos se encuentran creciendo en suelo sin cojines; por último un IIR = 0, si los individuos están distribuidos equitativamente entre los parches de cojín y suelo. A nivel de comunidad, calculé el IIR comparando la riqueza de especies, la abundancia total de plantas y la cobertura vegetal para cada parche pareado (cojín vs. suelo), promediando los 50 valores obtenidos para cada variable. Esto se realizó para cada comunidad por separado. Realicé pruebas de *t* de una muestra, con la corrección de Bonferroni (Rice 1989), para evaluar si los valores de IIR de cada comunidad ( $IIR_{riqueza}$ ,  $IIR_{abundancia}$  y  $IIR_{cobertura}$ ), resultan ser significativamente distintos de cero, lo que permitiría determinar si la interacción general entre musgos y plantas vasculares es positiva, negativa o neutra (Yang et al. 2017). A nivel de especie, también estimé un valor de IIR para cada especie de planta, a partir de los datos de abundancia y cobertura de cada especie (Anthelme et al. 2012).

Por último, para estimar cuán efectivos son los cojines de musgo como plantas nodriza en comparación con los cojines de angiospermas, realicé un ranking ordenando las especies de nodriza de acuerdo con la riqueza promedio de especies encontradas dentro de la nodriza y un ranking en función del valor estimado de IIR. Este índice se calculó utilizando el número de especies dentro y fuera de plantas cojín, lo que permite corregir las diferencias en la riqueza de especies en toda la comunidad (Butterfield et al. 2013; Cavieres et al. 2014), obteniendo un IIR promedio para cada especie nodriza.

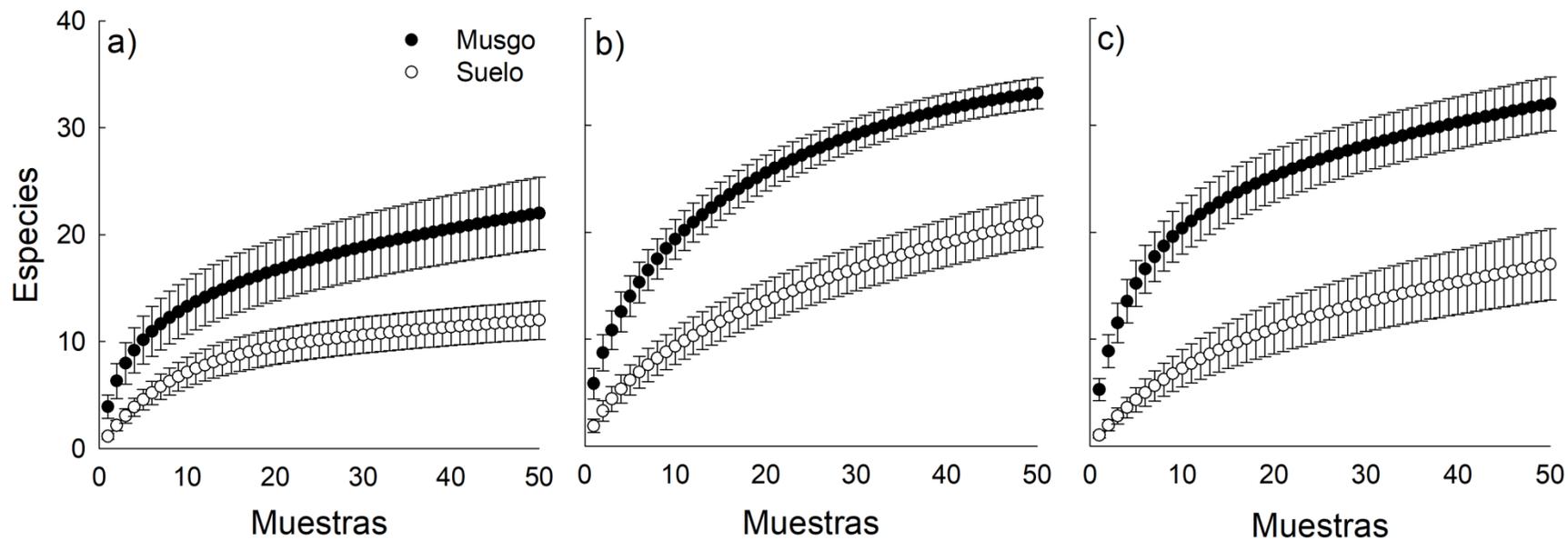
## RESULTADOS

Entre las tres comunidades, encontré un total de 56 especies de plantas vasculares, siendo las especies más frecuentes *Cardamina cordata* (Brassicaceae), *Cerastium arvense* (Caryophyllaceae), *Luzula racemosa* (Juncaceae), *Poa obvallata* (Poaceae), *Epilobium australe* (Onagraceae) y *Koeleria barbinodis* (Poaceae). La comunidad de Hielo Azul presentó la mayor riqueza, con un total de 36 especies de plantas vasculares, mientras que la comunidad de López presentó la menor riqueza, albergando solo 22 especies. Conforme va aumentando el número de parches, el número de especies aumenta a un ritmo más acelerado dentro de los musgos que en los parches de suelo sin musgos (Figura 2.1). Entre las comunidades muestreadas, la riqueza total acumulada de

especies registrada en cojines de musgo varió de 22 a 33, mientras que el número de especies en el suelo sin musgos varió de 12 a 21 especies (Tabla 2.1, Figura 2.1). A nivel de comunidad, los cojines de musgo también mantuvieron una mayor riqueza de especies que el suelo circundante, como lo indican las estimaciones de Chao 2 (Tabla 2.1).

**Tabla 2.1** Número total de especies observadas y estimadas para ambos microhabitats (musgos y suelo sin musgos) en las tres comunidades. Las estimaciones de riqueza de especies son valores de Chao-2 y sus respectivas desviaciones analíticas estándar (DE). El porcentaje representa la diferencia de riqueza entre los microhabitats para los números de especies observados y estimados.

	López			Hielo Azul			Catedral		
	Cojín	Suelo	%	Cojín	Suelo	%	Cojín	Suelo	%
Riqueza observada	22	12	45	33	21	36	32	17	47
Riqueza estimada	32,29	13,47	58	35,39	26,88	24	38,49	26,49	31
DE	10,38	2,55		2,01	5,29		5,25	12,12	

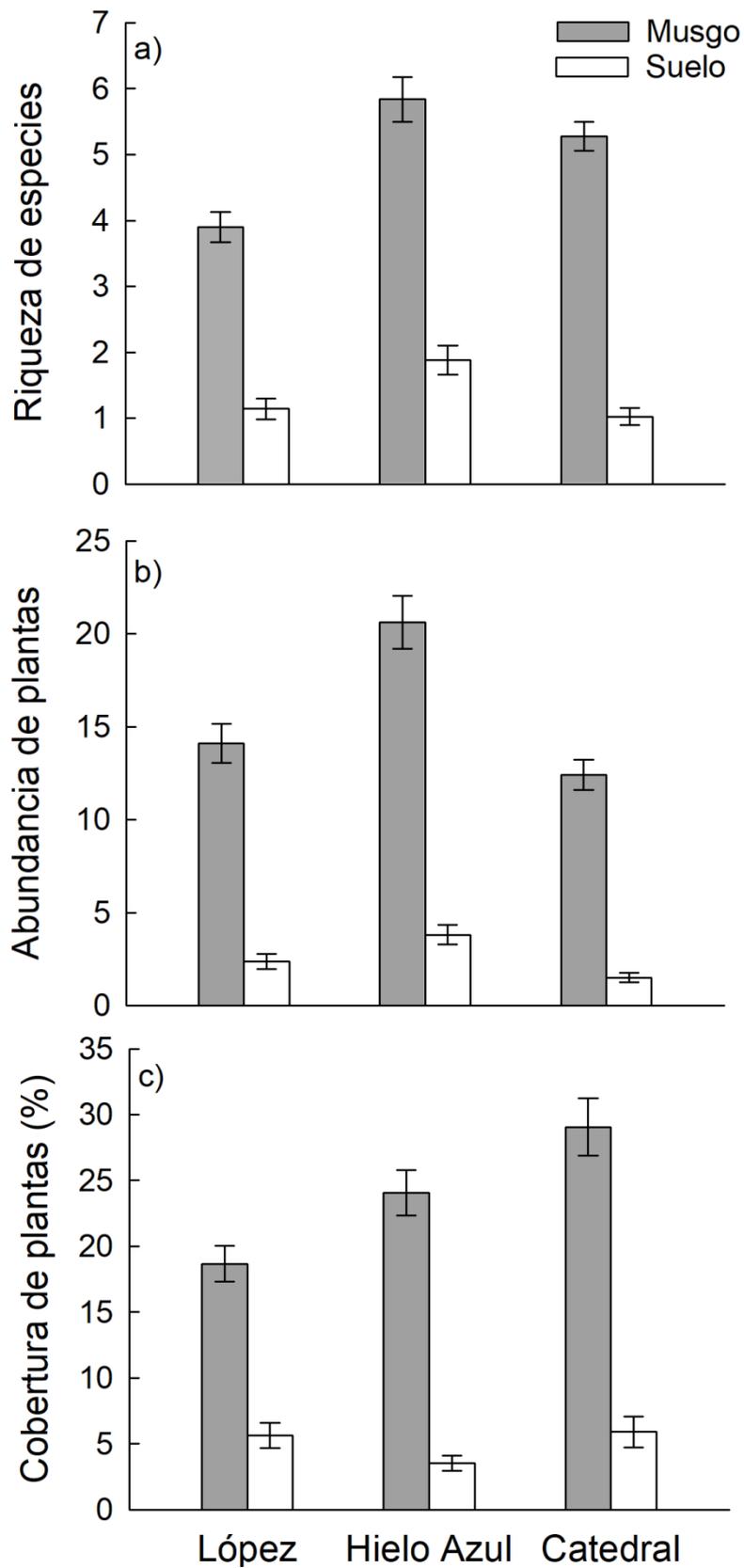


**Figura 2.1** Curvas de acumulación de especies dentro de cojines de musgo (círculos negros) y de parches de suelo sin musgos (círculos blancos). Se muestra los números esperados de especies y sus respectivas desviaciones estándar para la comunidad de (a) López, (b) Hielo Azul y (c) Catedral en función del esfuerzo de muestreo.

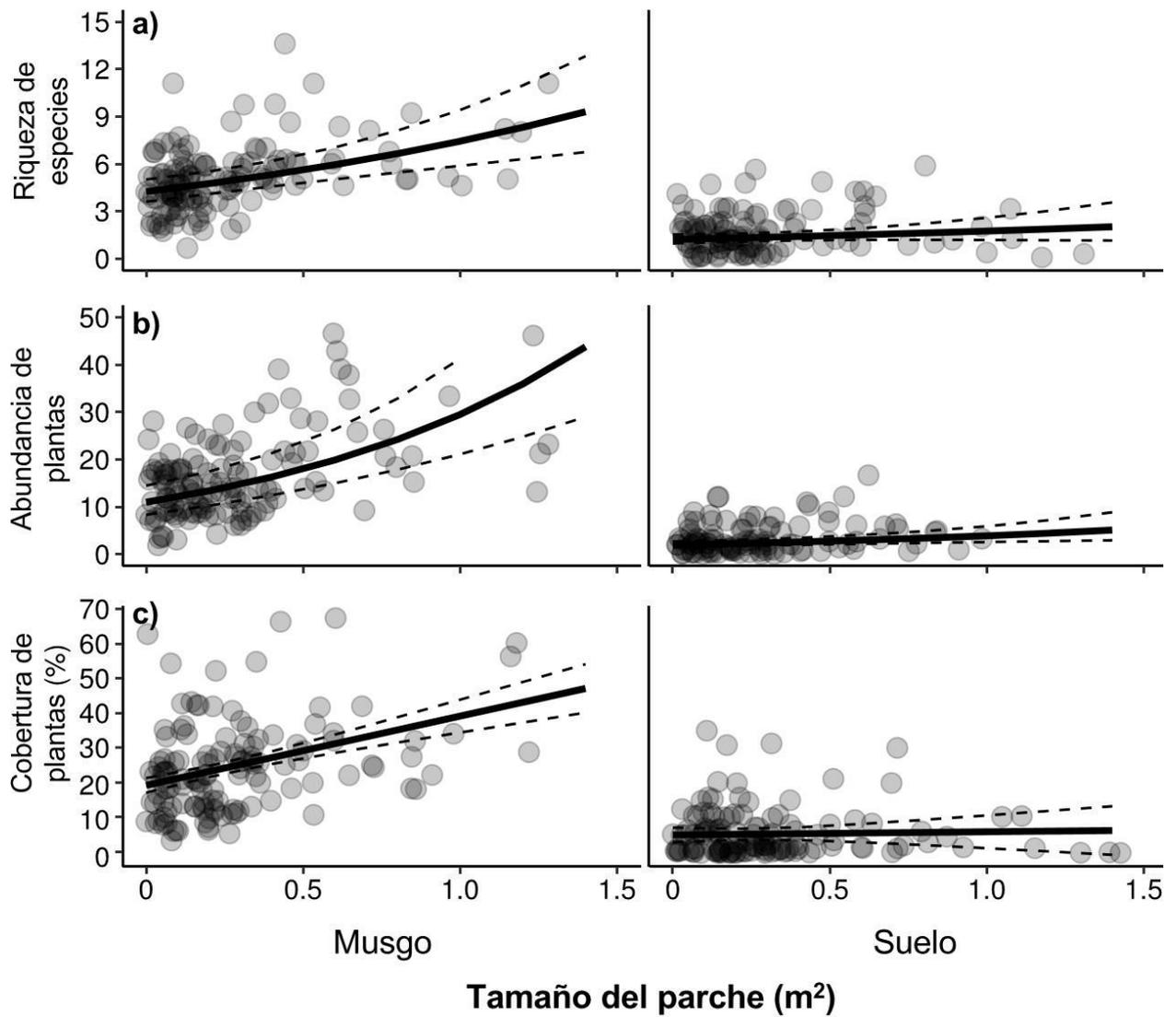
A nivel de parche, encontré un número significativamente mayor de especies, abundancia de plantas y cobertura vegetal asociadas a cojines de musgo (Tabla 2.2) que a parches de suelo sin musgos en todas las comunidades estudiadas (Figura 2.2). El área y la profundidad del cojín de musgo resultaron ser muy variables (Figura 2.3, Figura 2.4) y débilmente correlacionadas ( $r = 0,15$ ;  $n = 150$ ;  $P = 0,06$ ). El área del parche fue un predictor significativo para todas las estimaciones del ensamble de plantas (Tabla 2.2). Específicamente, la riqueza de especies, la abundancia de plantas y la cobertura vegetal aumentaron con el área del parche; sin embargo, este incremento sólo se observó para los cojines de musgo (Figura 2.3). Todas estas variables también aumentaron significativamente con la profundidad del cojín de musgo (Riqueza de especies,  $X^2 = 22,37$ ;  $P < 0,0001$ ;  $n = 50$  / Abundancia de plantas,  $X^2 = 81,25$ ;  $P < 0,0001$ ;  $n = 50$  / Cobertura vegetal,  $X^2 = 6,42$ ;  $P = 0,011$ ;  $n = 50$ ; Figura 2.4). Por lo tanto, los cojines de musgo más grandes y profundos fueron los que albergaron la mayor riqueza, abundancia de plantas y cobertura vegetal a nivel de parche.

**Tabla 2.2** Efecto del microhabitat (musgo vs. suelo) y la covariable tamaño del parche en la comunidad de plantas vasculares. La riqueza es el número de especies, la abundancia el número total de plantas y cobertura es la ocupación de plantas en el parche estimada como un porcentaje.

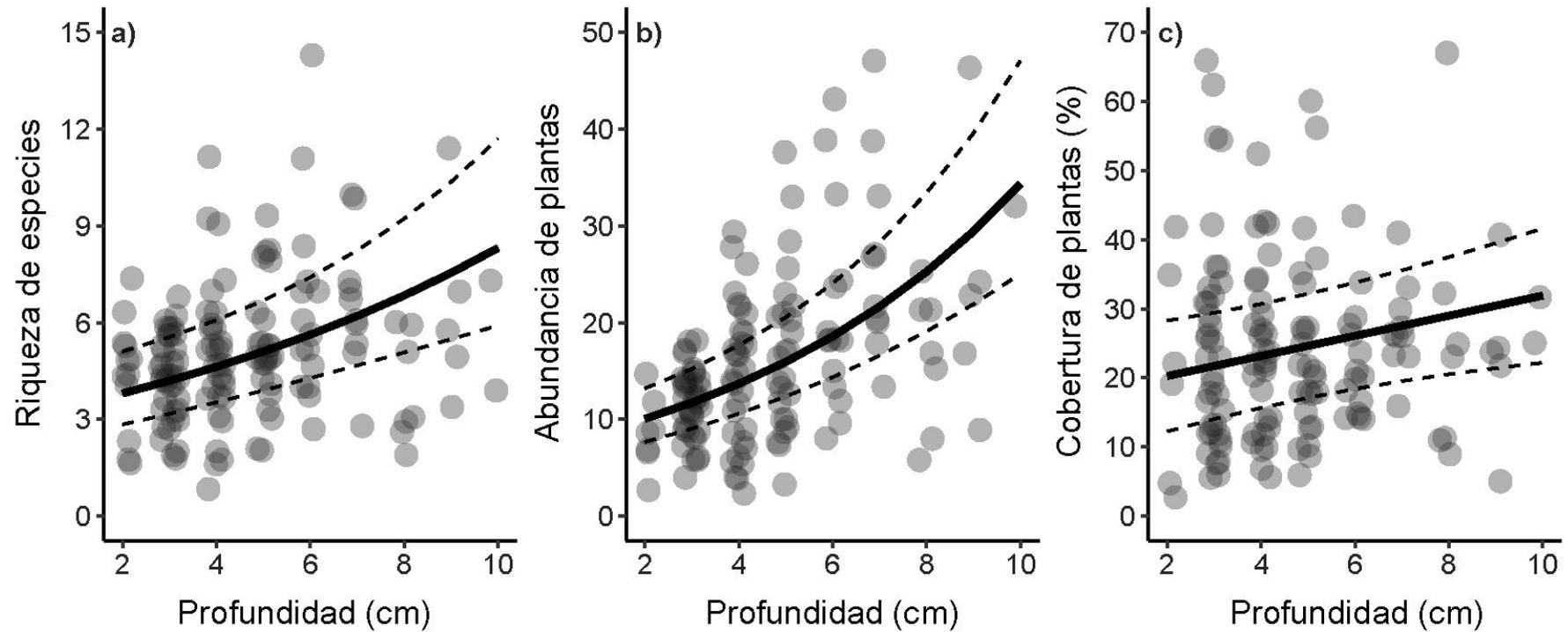
	<b>Predictor</b>	<b><math>X^2</math></b>	<b><i>P</i></b>
Riqueza	Microhabitat	135,2	<0,0001
	Area	18,48	<0,0001
	Microhabitat x Area	0,556	0,456
Abundancia	Microhabitat	266,48	<0,0001
	Area	39,27	<0,0001
	Microhabitat x Area	1,42	0,233
Cobertura	Microhabitat	106,57	<0,0001
	Area	44,32	<0,0001
	Microhabitat x Area	24,57	<0,0001



**Figura 2.2** Riqueza de especies (a), abundancia de plantas (b), y cobertura vegetal (en porcentaje) (c) asociada a cojines de musgo y parches de suelo sin musgos. Para cada medida se muestra la media  $\pm$  1EE.



**Figura 2.3** Relación entre el tamaño del parche y la (a) riqueza de especies, (b) abundancia de plantas, y (c) cobertura vegetal (en porcentaje) asociada a cojines de musgo (paneles izquierdos) y parches de suelo sin musgos (paneles derechos). Se muestran los valores predichos por el modelo (líneas continuas) y los intervalos de confianza del 95% (líneas discontinuas).



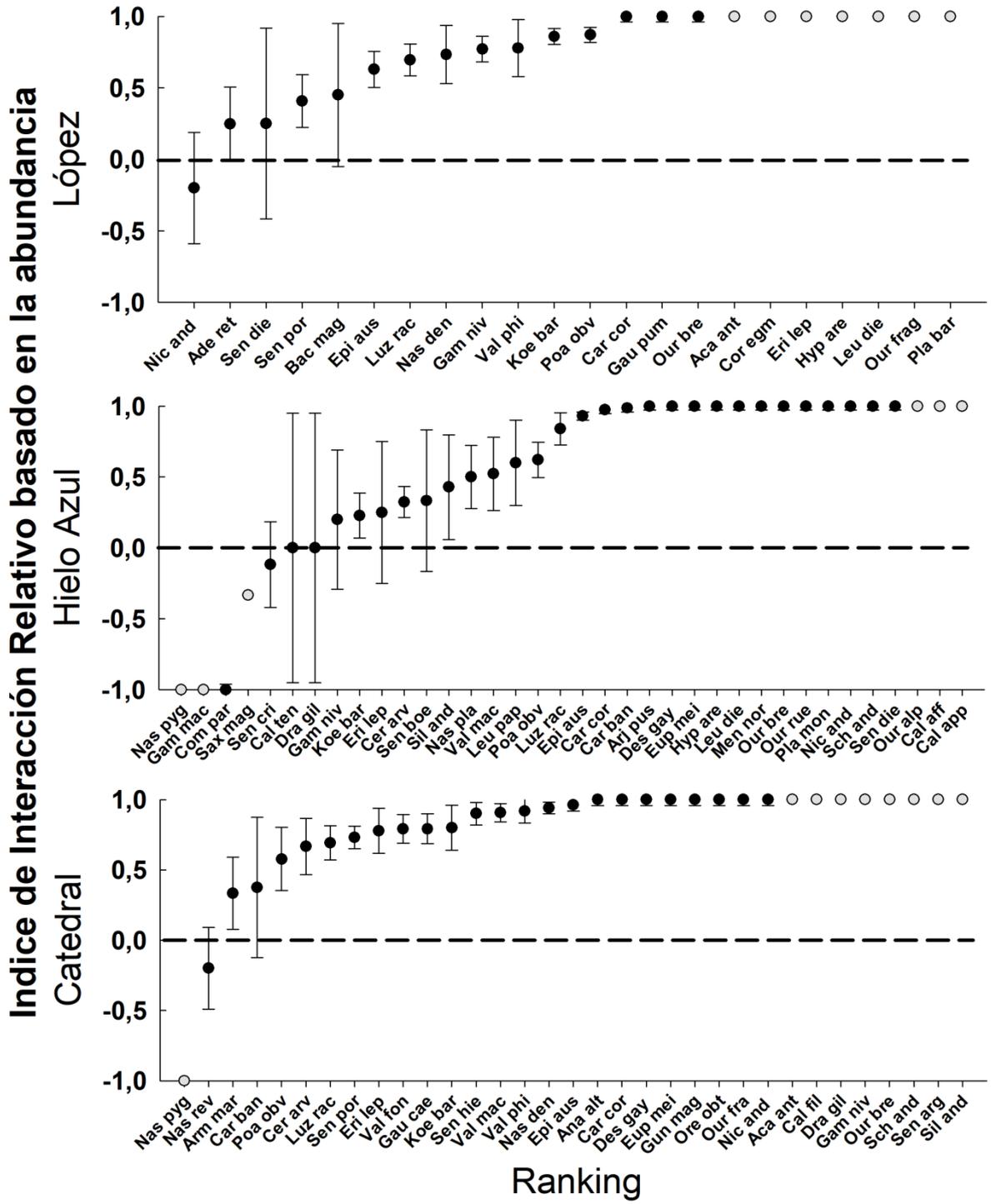
**Figura 2.4** Relación entre la profundidad del colchón de musgo (cm), medido como la altura máxima en el centro del cojín, y la (a) riqueza de especies, (b) abundancia de plantas, y (c) cobertura vegetal (en porcentaje). Se muestran los valores predichos por el modelo (líneas continuas) y los intervalos de confianza del 95% (líneas discontinuas).

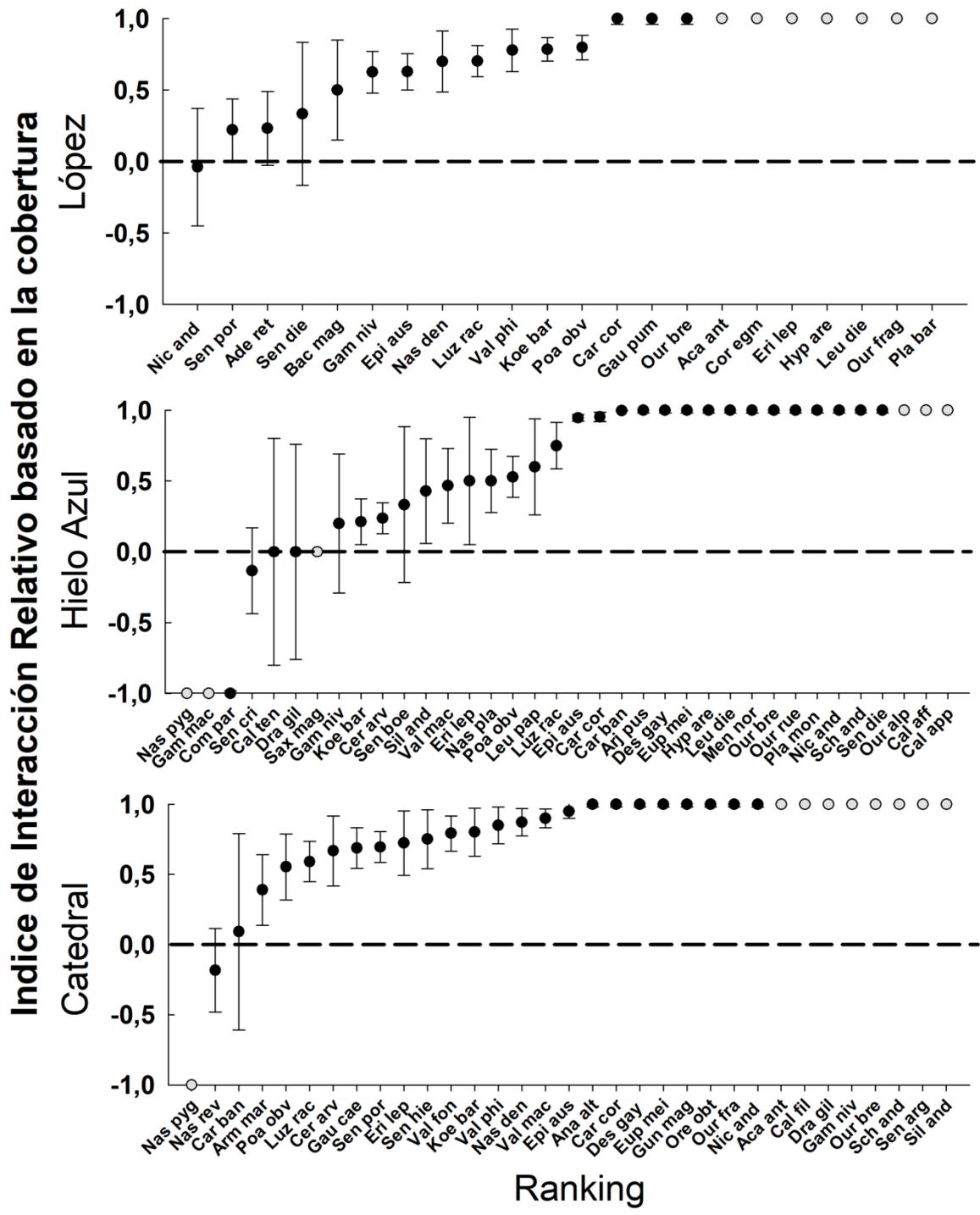
Como consecuencia de la mayor diversidad de plantas vasculares asociadas a los cojines de musgos, los valores de IIR a nivel de comunidad resultaron ser significativamente positivos tanto en términos de riqueza de especies, abundancia de plantas y cobertura vegetal (Tabla 2.3). Igualmente, los valores de IIR a nivel de especie, ya sea en base al número de individuos o de la cobertura de la especie, fueron predominantemente positivos (Figura 2.5). En base a mis resultados, alrededor del 90% de las especies de plantas vasculares registradas en los ambientes muestreados de López y Catedral, y el 75% en Hielo Azul, son facilitadas por cojines de musgos. Además, cerca del 80% de las especies encontradas solo una vez (una única planta), se encontraron asociadas exclusivamente a cojines de musgo (Figura 2.5). En consecuencia, los cojines de musgo parecen ser clave para preservar la diversidad tanto a nivel de parche como de comunidad.

**Tabla 2.3** Valores medios del Índice de Interacción Relativo (IIR)  $\pm$  1EE del ensamblaje de plantas vasculares en las tres comunidades. Se muestran los resultados de las pruebas t de una muestra para el modelo nulo de un valor de IIR = 0. La riqueza es el número de especies, la abundancia el número total de plantas individuales y la cobertura la ocupación total de plantas en el parche estimada como un porcentaje del área. Se realizaron correcciones de Bonferroni en los valores de P.

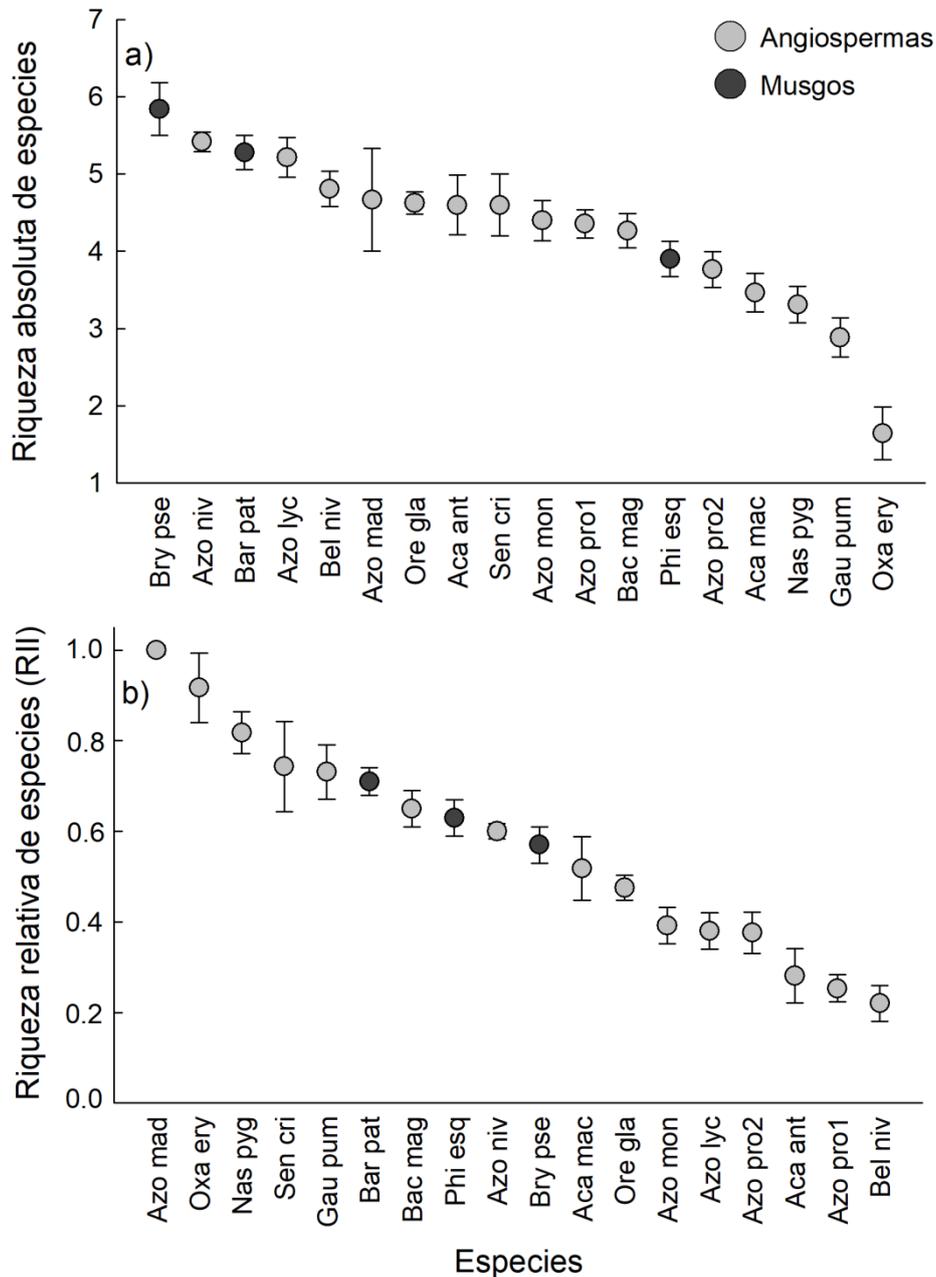
	López				Hielo Azul				Catedral			
	media	EE	$t_{49}$	P	media	EE	$t_{49}$	P	media	EE	$t_{49}$	P
Riqueza	+0,63	0,04	14,6	<0,0001	+0,57	0,04	13,9	<0,0001	+0,71	0,03	22,1	<0,0001
Abundancia	+0,74	0,04	18,9	<0,0001	+0,72	0,03	23,6	<0,0001	+0,80	0,02	29,5	<0,0001
Cobertura	+0,64	0,05	12,1	<0,0001	+0,75	0,04	19,7	<0,0001	+0,71	0,05	14,5	<0,0001

**Figura 2.5** Valores de IIR (Índice de Interacción Relativo) para las especies de plantas vasculares registradas en función de su abundancia (número de individuos) y cobertura vegetal (medido como porcentaje de ocupación en el parche). Para cada especie se muestra el IIR medio  $\pm$  1EE. En algunas especies no se logra apreciar las barras de ES por ser muy pequeñas. Los puntos grises indican las especies raras, es decir las que se encontraron solo en un par de parcelas y, por lo tanto, presentan solo un valor de IIR, sin barras de error. Aca ant (*Acaena antarctica*), Ade ret (*Adesmia retusa*), Ana alt (*Anagallis alternifolia*), Arj pus (*Arjona pusilla*), Arm mar (*Armeria maritima*), Bac mag (*Baccharis magellanica*), Cal aff (*Calandrinia affinis*), Cal fil (*Calceolaria filicaulis*), Cal ten (*Calceolaria tenella*), Cal app (*Caltha appendiculata*), Car cor (*Cardamine cordata*), Car ban (*Carex banksii*), Cer arv (*Cerastium arvense*), Com par (*Combera paradoxa*), Cor egm (*Cortaderia egmontiana*), Des gay (*Deschampsia gayana*), Dra gil (*Draba gilliesii*), Epi aus (*Epilobium australe*), Eri lep (*Erigeron leptopetalus*), Eup mei (*Euphrasia meiantha*), Gam mac (*Gamocarpha macrocephala*), Gam niv (*Gamochaeta nivalis*), Gau cae (*Gaultheria caespitosa*), Gau pum (*Gaultheria pumila*), Gun mag (*Gunnera magellanica*), Hyp are (*Hypochaeris arenaria*), Koe bar (*Koeleria barbinodis*), Leu die (*Leucheria diemii*), Leu pap (*Leucheria papillosa*), Luz rac (*Luzula racemosa*), Men nor (*Menonvillea nordenskjöldii*), Nas den (*Nassauvia dentata*), Nas pla (*Nassauvia planifolia*), Nas pyg (*Nassauvia pygmaea*), Nas rev (*Nassauvia revoluta*), Nic and (*Nicoraepoa andina*), Ore obt (*Oreobolus obtusangulus*), Our alp (*Ourisia alpina*), Our bre (*Ourisia breviflora*), Our fra (*Ourisia fragrans*), Our rue (*Ourisia ruellioides*), Pla bar (*Plantago barbata*), Pla mon (*Plantago monanthos*), Poa obv (*Poa obvallata*), Sax mag (*Saxifraga magellanica*), Sch and (*Schoenus andinus*), Sen arg (*Senecio argyreus*), Sen boe (*Senecio boelckei*), Sen cri (*Senecio crithmoides*), Sen die (*Senecio diemii*), Sen hie (*Senecio hieracium*), Sen por (*Senecio portalesianus*), Sil and (*Silene andicola*), Val fon (*Valeriana fonckii*), Val mac (*Valeriana macrorrhiza*), Val phi (*Valeriana philippiana*).





Como ya se describió en el capítulo I un total de 15 especies de cojines de angiospermas fueron encontradas actuando como plantas nodrizas entre las 21 comunidades altoandinas en la región (para más detalle ver capítulo I). La riqueza promedio de especies de plantas asociadas a los cojines de musgo resultó, tanto en términos absolutos como relativos (IIR), bastante similar a la riqueza asociada a cojines de angiospermas (Figura 2.6). De hecho, el número promedio de especies dentro de los cojines de musgo en la comunidad de Hielo Azul (*Bryum pseudotriquetrum*) y la comunidad de Catedral (*Bartramia patens*) se ubicó entre las posiciones más altas del ranking, mientras que en López el número de especies dentro del musgo *Philonotis esquelensis* clasificó en un posición intermedia (Figura 2.6a). Cuando se estima la riqueza de especies en términos relativos (IIR), los cojines de musgo resultaron ser mejores nodrizas que más de la mitad de las especies de angiospermas (Figura 2.6b).



**Figura 2.6** Ranking de riqueza entre especies de plantas en cojín actuando como plantas nodriza. Se muestra la media  $\pm$  1EE para (a) la riqueza absoluta: medida como el número total de especies encontradas dentro del cojín, y (b) la riqueza relativa: estimada por el Índice de Interacción Relativo (IIR) que contempla la riqueza dentro y fuera del cojín. **Bry pse** (*Bryum pseudotriquetrum*), Azo niv (*Azorella nivalis*, ex *Mulinum leptacanthum*), **Bar pat** (*Bartramia patens*), Azo lyc (*Azorella lycopodioides*), Bel niv (*Belloa nivea*), Azo mad (*Azorella madreporica*), Ore gla (*Oreopolus glacialis*), Aca ant (*Acaena antarctica*), Sen cri (*Senecio crithmoides*), Azo mon (*Azorella monantha*), Azo pro1 (*Azorella prolifera* 1, ex *Mulinum spinosum*), Bac mag (*Baccharis magellanica*), **Phi esq** (*Philonotis esquelensis*), Azo pro2 (*Azorella prolifera* 2, ex *Mulinum echinus*), Aca mac (*Acaena macrocephala*), Nas pyg (*Nassauvia pygmaea*), Gau pum (*Gaultheria pumila*), Oxa ery (*Oxalis erythrorhiza*).

## DISCUSIÓN

En este capítulo, estudié el efecto de cojines de musgos sobre la diversidad de plantas vasculares en ambientes periglaciales en el noroeste de los Andes Patagónicos. Encontré que los cojines de musgo albergaron una mayor riqueza de especies, abundancia de plantas y cobertura vegetal en comparación con los parches de suelo sin musgos. Además, la riqueza, abundancia y cobertura de plantas vasculares aumentó con el área y la profundidad del colchón de musgo. Mis resultados sugieren que el efecto de los cojines de musgo sobre el ensamble de plantas vasculares es predominantemente positivo tanto a nivel de comunidad como de especie. Estos hallazgos apoyan mi hipótesis de trabajo propuesta; además este estudio representa, hasta donde sé, el primer reporte de musgos actuando como plantas nodrizas en ambientes de alta montaña.

### **Efectos de los cojines de musgo sobre la diversidad**

Las plantas alpinas, en general, son capaces de producir abundantes semillas y plántulas (Marcante et al. 2013); sin embargo, la germinación, el establecimiento y el crecimiento se consideran las etapas más difíciles del ciclo de vida de una planta (Erschbamer et al. 2008; Marcante et al. 2013). De hecho, la presencia y diversidad de plantas vasculares fuera de cojines de musgo fue bastante baja (Figura 2.2), lo que sugiere que en estas comunidades altoandinas el obstáculo principal posiblemente sea la falta de sitios seguros para el establecimiento inicial y la supervivencia de las plántulas. Por el contrario, la mayor diversidad de ensambles de plantas vasculares siempre se encontró asociada a cojines de musgo, lo que indica que estos parches proporcionan nichos favorables que facilitan el establecimiento y reclutamiento de plantas vasculares. Sería interesante comparar el banco de semillas entre los microhábitats de musgo y suelo sin musgos, como también realizar experimentos que permitan evaluar la capacidad germinativa de las semillas entre los sustratos proveniente de ambos microhábitats.

Mientras que varios estudios se han centrado en el efecto de los musgos sobre la aptitud o crecimiento de determinadas especies (Gornall et al. 2011; Casanova-Katny y Cavieres 2012), pocos han evaluado los efectos sobre la diversidad de toda la comunidad (Van der Wal y Brooker 2004). Mi enfoque comunitario me permitió encontrar una alta dependencia de las especies de plantas vasculares raras a los cojines de musgo. De hecho, el 80% de las especies más raras (que solo se encontraron una vez

en estas comunidades) fueron observadas exclusivamente dentro de cojines de musgo (Figura 2.5) y, en consecuencia, estas especies serían potencialmente excluidas de la comunidad en ausencia de musgos.

### **Importancia ecológica y rol de los musgos**

Varias características biológicas de los musgos los convierten en extraordinarios colonizadores en ecosistemas extremos (Belkina y Mavludov 2011; Dickson y Johnson 2014; Belkina y Vilnet 2015), como su tolerancia a temperaturas extremadamente bajas, y su capacidad de retener agua y de establecerse y desarrollarse en condiciones de suelo sin ser nodrizados por otras especies (Belkina y Mavludov 2011; Belkina y Vilnet 2015). En consecuencia, los musgos son especies pioneras muy frecuentes (Bruun et al. 2006), facilitando la colonización de especies menos tolerantes al estrés (Sohlberg y Bliss 1984), razón por la cual son importantes para desencadenar sucesiones ecológicas (Jones y Henry 2003; Johnstone et al. 2010; Turetsky et al. 2010; Garibotti et al. 2011; Dickson y Johnson 2014). Por lo tanto, los musgos podrían desempeñar un papel importante como especies pioneras en las comunidades altoandinas periglaciales, con etapas posteriores de la sucesión, como el establecimiento de plantas vasculares, sobreviviendo a expensas de los cojines de musgo ya establecidos.

La facilitación puede ser importante durante las primeras etapas de la sucesión (Niederfriniger Schlag y Erschbamer 2000), en especial en ambientes severos (Choler et al. 2001; Callaway et al. 2002; Cavieres et al. 2005). De hecho, un hallazgo sobresaliente de mis resultados fue el predominio de interacciones positivas, ya sea con respecto a la diversidad general de plantas vasculares en toda la comunidad o al reclutamiento específico a nivel de especie(s) dentro de los cojines de musgo. Esto es consistente con la prevalencia de interacciones facilitadoras sobre las competitivas en ambientes estresantes (Bertness y Callaway 1994; Callaway et al. 2002). No obstante, un gradiente de severidad ambiental podría alterar sistemáticamente la naturaleza de las interacciones entre los musgos y las plantas vasculares; por lo tanto estas interacciones podrían cambiar de positivas a negativas en entornos menos estresantes (Choler et al. 2001; Maestre et al. 2009; Anthelme et al. 2012; pero ver De Bello et al. 2011; Dvorsky et al. 2013 para excepciones). Sin embargo, la presencia de cojines de musgo en la alta montaña parece ser casi exclusiva de estos ambientes extremadamente fríos y húmedos, lo que hace que la evaluación de esta hipótesis sea poco factible en este caso. Además,

en las tres montañas, los musgos ocurrieron a un mismo nivel altitudinal (~ 1800 m), lo que hace imposible realizar comparaciones entre comunidades para evaluar la versión altitudinal de la hipótesis del gradiente de estrés (Cavieres et al. 2006; Anthelme et al. 2012; Schöb et al. 2013). De cualquier modo, la facilitación por cojines de musgo podría representar uno de los principales procesos que impulsan la sucesión ecológica, promoviendo la diversidad de plantas en comunidades periglaciales altoandinas.

### **Potenciales mecanismos subyacentes a la facilitación por musgos**

Aunque no evalué las propiedades del microhábitat de las especies de musgo estudiadas, se sabe que los musgos pueden mejorar el establecimiento de otras especies modificando el entorno local. En particular, además de actuar como trampas de semillas (Groeneveld et al. 2007), los musgos pueden almacenar humedad, albergar más nutrientes, amortiguar las temperaturas extremas, reducir el daño por heladas y proporcionan sitios seguros para semillas y plántulas (Startsev et al. 2007; Gornall et al. 2007; Groeneveld et al. 2007; Jeschke y Kiehl 2008; Roberts et al. 2009). Sería necesario realizar mediciones de las condiciones abióticas y estudios de campo experimentales que impliquen, por ejemplo, la remoción de musgos (Hobbie et al. 1999; Bret-Harte et al. 2004; Casanova-Katny y Cavieres 2012; Doxford et al. 2013) para identificar con mayor precisión los mecanismos por los cuales estas especies de musgo son facilitadores. Sin embargo, dado que los sitios estudiados están ubicados cerca de grandes cuerpos de agua (lagunas permanentes sustentadas por deshielo), donde la sequía fisiológica de plantas podría ser poco frecuente, un aumento en la humedad del suelo no parece ser el mecanismo subyacente a la facilitación por cojines de musgo. Ciertamente, la mayor humedad y por ende el menor estrés hídrico en estas comunidades en comparación a las estudiadas en el capítulo I, podrían a su vez explicar la mayor diversidad vegetal en estos ambientes de lagunas de alta montaña. Por el contrario, la amortiguación a las temperaturas extremas podría ser clave para comprender el papel facilitador de estos musgos.

Contrariamente a la facilitación previamente descrita, en la literatura también se han reportado interacciones negativas entre musgos y plantas vasculares. Entre los efectos negativos, los musgos pueden obstaculizar la emergencia de las plántulas y su crecimiento a través de los efectos de la cobertura del suelo (Bai y Romo 1995; Hobbie et al. 1999; Donath y Eckstein 2010; Gornall et al. 2011; Doxford et al. 2013). Sin

embargo, el signo y la intensidad de las interacciones planta-planta a menudo están relacionadas con los rasgos de la nodriza involucrada (Michalet et al. 2011, 2014), siendo la profundidad del colchón de musgo un factor clave en las interacciones musgo-plantas vasculares (Van der Wal y Brooker 2004; Jeschke y Kiehl 2008; Gornall et al. 2011). Ciertamente, en los sitios estudiados la profundidad del cojín de musgo afectó la diversidad de plantas vasculares asociadas, pero a diferencia de los hallazgos de estos otros estudios (Gornall et al. 2011), la profundidad del cojín influyó positivamente en lugar de negativamente (Figura 2.4).

Los musgos más profundos pueden crear microhabitats aún más estresantes debido a una reducción en la temperatura del suelo, en la disponibilidad de nutrientes y en la duración de la temporada de crecimiento, dificultando el crecimiento de las plantas asociadas (Van der Wal y Brooker 2004; Gornall et al. 2007, 2011). De hecho, se han reportado relaciones negativas entre la profundidad del colchón de musgo y la biomasa y/o supervivencia de gramíneas en varios estudios realizados en la tundra ártica (Olofsson et al. 2001, 2004; Van der Wal et al. 2004; Jeschke y Kiehl 2008; Gornall et al. 2011). En cambio, en las comunidades alpinas estudiadas, las relaciones positivas entre la profundidad del colchón de musgo y la diversidad de especies sugieren que existen beneficios asociados con musgos más profundos que superan los costos para las especies asociadas, como explicaré a continuación.

Estos resultados contrastantes podrían explicarse por las diferencias climáticas que existen entre el ecosistema alpino y ártico. Específicamente, durante la temporada de crecimiento, las regiones polares están sujetas a menores temperaturas, precipitaciones y radiación UV, y presentan menores fluctuaciones estacionales y diurnas en la radiación solar y la temperatura que las regiones alpinas de latitudes altas (Bliss 1962; Gardes y Dahlberg 1996; Margesin 2009; Donhauser y Frey 2018). En consecuencia, en el Ártico los cojines de musgo profundos podrían aislar los suelos fríos y mal drenados causados por el permafrost subyacente (capa de suelo permanentemente congelada), lo que limitaría el crecimiento de las plantas vasculares asociadas (Beringer et al. 2001; Van der Wal y Brooker 2004). En cambio los cojines de musgo profundos en las regiones alpinas, donde el permafrost generalmente está ausente, podrían amortiguar mejor las altas temperaturas e irradiación estivales, las cuales pueden restringir el crecimiento de las plantas (Bliss 1962), favoreciendo así una mayor diversidad de plantas vasculares

que los cojines de musgos poco profundos.

Además de generar condiciones microambientales menos estresantes, los cojines de musgo más profundos podrían facilitar la captura y retención de semillas como también mejorar la germinación de las semillas a través de una menor competencia por el espacio subterráneo, es decir ofreciendo más espacio para el crecimiento de las raíces de múltiples especies. Asimismo, la diversidad de plantas vasculares aumentó con el área del cojín de musgo independientemente de su profundidad (Figura 2.3). Estos resultados indican que el tamaño de este microhábitat promueve el reclutamiento de una mayor diversidad de plantas. No obstante, debido a la relación positiva que existe entre el tamaño y la edad en las especies de plantas cojín (Molau 1997; Morris y Doak 1998), los cojines de musgo más grandes también pueden ser los más antiguos y, por lo tanto, pudieron tener más tiempo para acumular más especies que cojines de musgo de menor tamaño (Nuñez et al. 1999).

### **Eficiencia y diferencias como plantas nodrizas: musgos vs angiospermas**

En los ecosistemas árticos y alpinos, una arquitectura de tipo cojín representa una forma de vida frecuente que ha evolucionado en muchos linajes de plantas diferentes (Aubert et al. 2014). Este hecho evidencia una convergencia evolutiva de la forma de vida en cojín entre taxones que no están filogenéticamente relacionados (Körner 2003), incluso en briofitas. Curiosamente, también existe una convergencia en el rol ecológico de estas plantas, al desempeñarse como ingenieros ecosistémicos, aumentando la diversidad de plantas vasculares a nivel de parche y comunidad (Anthelme et al. 2012; Butterfield et al. 2013; Cavieres et al. 2014; Gavini et al. 2020). En este capítulo muestro que el efecto nodriza de cojines de musgos, en términos de la riqueza de especies, se asemeja al patrón que exhiben varias especies de angiospermas, es decir que el rol como plantas nodrizas es ecológicamente análogo (Figura 2.5), resultado que también brinda apoyo a mi hipótesis. La variación observada entre las diferentes especies de cojín podría deberse no sólo a los rasgos morfológicos de las especies involucradas (Aubert et al. 2014), sino también a las diferencias en la severidad ambiental y el clima de los sitios que habitan. En particular, es probable que las interacciones planta-planta, pero principalmente más importante, la diversidad de plantas, difieran entre ambientes alpinos húmedos de los más áridos (Michalet et al. 2014). Ciertamente, en el sur de los Andes, las condiciones ambientales en las regiones alpinas son generalmente más

favorables en las montañas orientales, las cuales son relativamente más áridas, y como resultado la capa de nieve es menor y la temporada de crecimiento dura más (Ferreyra et al. 1998a). Esto podría explicar por qué las comunidades de Hielo Azul y Catedral presentaron una mayor riqueza de especies que la de López, ya que esta última recibe una mayor precipitación. En última instancia, mi estudio sugiere que en ambientes extremadamente fríos y húmedos, como los ambientes periglaciales de altura, los cojines de musgos pueden ser plantas nodrizas muy frecuentes e importantes, como lo son los cojines de angiospermas en otros ambientes.

## Capítulo III

### Interacciones planta-planta como fuerzas promotoras de la diversificación



## RESUMEN

Las interacciones planta-planta pueden promover la diversificación de linajes de plantas en ambientes hostiles a través de (i) selección natural, produciendo adaptaciones divergentes ante las condiciones abióticas variables y extremas en plantas que crecen en el suelo, o (ii) mediante deriva genética, lo que implicaría baja diferenciación de nicho en aquellas plantas que crecen asociadas a plantas nodriza. En este capítulo, analicé si géneros de plantas alpinas caracterizados por especies excluidas competitivamente (es decir creciendo en suelo donde el efecto nodriza está ausente) o facilitadas (creciendo asociadas a plantas nodriza) son más diversos que los géneros caracterizados por especies generalistas en cuanto a habitat, a escala global y de comunidad. A partir de una extensiva revisión bibliográfica, caractericé las interacciones planta-planta para 642 especies de 254 géneros de angiospermas en todo el mundo, utilizando el Índice de Interacción Relativo (IIR), el cual indica el grado en que una especie de planta es excluida o facilitada por otra(s). Exploré si el IIR puede considerarse como un rasgo relativamente conservado a nivel de género y, dentro de un marco filogenético, evalué cómo varía el número de especies alpinas por género (medida de diversificación del linaje) a lo largo de todo el gradiente de interacciones planta-planta, tanto a nivel global como de comunidad. Las especies que pertenecen al mismo género tendieron a ser más similares en los valores IIR que especies de diferentes géneros, con un 20% de la variación en el IIR debiéndose a diferencias entre géneros. La relación entre el número de especies alpinas por género y el IIR mostró un patrón de dos jorobas o picos, revelando que los géneros en las categorías de exclusión competitiva (no asociados a cojines) y de facilitación (asociados) tienen, en promedio, más del doble de especies que los géneros en la categoría neutral. No obstante, también encontré que hay más especies congénéricas coexistiendo localmente en la categoría de exclusión competitiva que en la categoría de facilitación. Este patrón de riqueza de especies a nivel de comunidad resulta ser consistente con las hipótesis propuestas, de que la competencia promueve divergencia adaptativa de nicho a escalas locales, mientras que la facilitación promueve divergencia con baja diferenciación de nicho. En conclusión, las interacciones planta-planta positivas y negativas podrían jugar un papel crucial como impulsores evolutivos de la diversidad de plantas alpinas en el mundo.

## INTRODUCCIÓN

Los factores abióticos son determinantes clave de la diversidad biológica a través del espacio y el tiempo (Benton 2009). No obstante, las interacciones bióticas también pueden desempeñar un papel importante en modelar los patrones de diversidad a diferentes escalas espaciales, como también en promover la diversificación de linajes a través del tiempo (Valiente-Banuet y Verdú 2007; Liow et al. 2015; Voje et al. 2015). En particular, las interacciones inter-específicas pueden ser cruciales para promover la diversificación al presentar nuevas oportunidades ecológicas y desafíos evolutivos (Thompson 2004; McPeck 2008), pudiendo acrecentar la especiación y disminuir las tasas de extinción (Thompson 2004; Ricklefs 2010). En este contexto, se ha prestado mucha más atención al rol de las interacciones inter-específicas del tipo antagonista sobre los patrones de diversificación, como la herbivoría, el parasitismo, la relación depredador-presa y la competencia (Thompson 2004, 2005; Ricklefs 2010; Yoder y Nuismer 2010). Sin embargo, las interacciones inter-específicas positivas también pueden impulsar importantes procesos de diversificación, como ocurre con la radiación evolutiva de las plantas con flor impulsada por sus socios mutualistas como los polinizadores especialistas y los dispersores de semillas (Hu et al. 2008; Crepet y Niklas 2009; Lengyel et al. 2009; Van der Niet et al. 2014; Eriksson 2016). Si bien las interacciones negativas y positivas pueden ser determinantes para promover la diversificación de un determinado linaje (Valiente-Banuet y Verdú 2007; Kikvidze y Callaway 2009), su importancia relativa es difícil de descifrar e interpretar porque la gran mayoría de los estudios se han enfocado en organismos de diferentes niveles tróficos, grupos taxonómicos e incluso ambientes.

Sin embargo, pueden entablarse interacciones negativas y positivas entre especies de un mismo nivel trófico y grupo taxonómico. Por ejemplo, entre las plantas, dos o más especies pueden competir entre sí por los recursos abióticos como el espacio, la luz, el agua, los nutrientes e incluso por los recursos bióticos como son los polinizadores y dispersores de semillas (Goldberg 1990). Por otro lado, una especie de planta podría facilitar el crecimiento y la supervivencia de otra(s), a través de un amplio abanico de mecanismos, que incluyen, por ejemplo, el aumento de la disponibilidad local de diferentes recursos abióticos y bióticos (Cavieres et al. 2007; Filazzola y Lortie 2014). Como ya se ha citado en los capítulos anteriores, las interacciones facilitadoras entre

plantas son particularmente comunes en ambientes hostiles (Callaway et al. 2002), donde varios factores limitan el establecimiento de las especies que solo pueden sobrevivir o persistir dentro de los microhábitats benignos creados por individuos de la misma u otra especie, denominados plantas nodrizas (Callaway 2007). Estos son organismos que al ofrecer microhábitats más favorables que el ambiente circundante facilitan el establecimiento, la germinación y/o supervivencia de otra(s) especie(s) (Callaway 1995, 2007). En última instancia, las estrategias de las plantas abarcan todo el gradiente de interacciones, desde especies que nunca o raramente se encuentran creciendo asociadas a otras (especies excluidas competitivamente), hasta especies que nunca o raramente se encuentran creciendo solas y aisladas (especies facilitadas). Ocupando el rango medio de este gradiente, existen especies que no están excluidas ni facilitadas por otras (especies neutras) y, por lo tanto, pueden considerarse como generalistas en cuanto a hábitat dado que pueden ocurrir indistintamente asociadas o no con otras plantas (Badano et al. 2006).

Las regiones alpinas del mundo, aunque ocupan solo un 3% de las tierras emergidas (con excepción de la Antártida), albergan una flora extraordinariamente rica que incluye entre 8000 y 10000 especies (Körner 2003). Esta flora ocurre en regiones caracterizadas por condiciones abióticas extremas, como temperaturas muy bajas y amplias oscilaciones de temperatura, radiación excesiva, disponibilidad limitada de agua, suelos pobres en nutrientes y cortas temporadas de crecimiento, lo que conlleva a paisajes con una muy baja cobertura vegetal (Körner 2003). Algunas adaptaciones frecuentes de las plantas a estas condiciones extremas incluyen la producción de tejidos resistentes a heladas, el desarrollo de órganos fotosintéticos a pocos centímetros del suelo, y la producción de brotes y meristemas a nivel o por debajo del suelo. Estos rasgos de las plantas caracterizan formas típicas de crecimiento, tales como matas graminoides, arbustos enanos, rosetas y plantas en cojín (Körner 2003). Sin embargo, sigue resultando sorprendente la gran diversidad vegetal que se puede encontrar en los ambientes alpinos del mundo, con sus condiciones tan extremas.

En este capítulo me propongo estudiar la relación de las interacciones planta-planta y los patrones de diversificación de linajes de plantas en las regiones alpinas del mundo. En estos entornos, las especies de plantas que son excluidas competitivamente de otras y, por lo tanto, se establecen en la matriz de suelo de arena, piedras y rocas, están

sujetas a las fuertes y variadas presiones de selección que se generan a lo largo de gradientes de temperatura, radiación y humedad del suelo, que se despliegan a escalas espaciales de tan solo metros o unas decenas de metros (Löffler y Finch 2005; Löffler 2007; Bertel et al. 2016). Estas fuertes variaciones en las condiciones abióticas podrían definir una multiplicidad de diferentes nichos ecológicos ocurriendo en áreas relativamente pequeñas. Estos gradientes abruptos podrían favorecer la diversificación a través de especiación parapátrica, o incluso simpátrica, en aquellos linajes de plantas que no crecen asociados con otras plantas y que, en su lugar, están especializados en los diferentes y variados microhábitats del suelo circundante. Por otro lado, las plantas nodriza proporcionan microhábitats mucho más estables (al ser poco variables) y menos estresantes, al albergar suelos con mayor humedad y más ricos en nutrientes, además amortiguando y protegiendo a las plántulas que crecen adentro de ellas de las temperaturas extremas, fuertes vientos y alta radiación. En los ambientes alpinos, las poblaciones de plantas de especies facilitadas persisten gracias a la presencia de plantas nodrizas que se disponen en forma de parches irregulares dispersos en el paisaje (Callaway 2007; Cavieres et al. 2014, 2016). La naturaleza fragmentada de estas poblaciones podría promover diversificación a través de deriva genética, la cual implica poca divergencia de nicho (Boucher et al. 2016). A partir de este marco conceptual, propongo como hipótesis de trabajo que linajes de especies excluidas competitivamente o de especies predominantemente facilitadas son más diversos que linajes de especies neutrales, es decir que son generalistas en hábitat.

Para poner a prueba esta hipótesis, consideré como “linaje” al nivel taxonómico “género”, enfocándome exclusivamente en angiospermas, y utilicé el número de especies por género como medida de diversificación. Ciertamente, varios géneros de plantas alpinas han experimentado radiaciones extraordinarias (Hughes y Atchison 2015; Nürk et al. 2017), asociadas con el relativamente reciente origen geológico de los principales sistemas orográficos del mundo (Andes, Alpes, Himalaya, etc.). Por este motivo, el número de especies por género (diversidad taxonómica) puede proporcionar una estimación adecuada, como también factible, del grado de diversificación del linaje en las regiones alpinas del mundo. De esta forma, dentro de un marco filogenético, pretendo analizar cómo el número de especies alpinas (y no alpinas) por género varía a lo largo de todo el gradiente de interacciones planta-planta.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Recolección de datos

Realicé una exhaustiva búsqueda bibliográfica de artículos publicados que estudiaran interacciones de competencia y facilitación en comunidades alpinas en Google Scholar en abril del 2017. Para esta búsqueda, utilicé el término "alpino" en combinación con los términos "efecto nodriza" , "planta nodriza" , "cojín" , "competencia" y "facilitación". Consideré sólo los artículos que para todas, o la mayoría, de las especies en la comunidad proporcionaron el Índice de Interacción Relativo (Armas et al. 2004), o información sobre la abundancia de la especie (ej. número de individuos, frecuencia de ocurrencia, biomasa) dentro y fuera de plantas nodrizas que me permitieran calcular este índice. De esta búsqueda, obtuve un total de 30 artículos, que incluyeron las 26 publicaciones obtenidas si hubiera hecho la búsqueda en Scopus en lugar de Google Scholar. Dieciséis de estos 30 artículos reportan datos para más de una comunidad de plantas, representando las regiones alpinas de todos los continentes, con excepción de África y la Antártida (ver Lista bibliográfica 1 en el Apéndice). De estas publicaciones, obtuve un total de 1499 registros para un total de 642 especies de 254 géneros representando 60 familias de angiospermas.

### Interacciones planta-planta

Caractericé la dependencia a plantas nodrizas para cada especie en cada comunidad utilizando el Índice de Interacción Relativo,  $IIR = (a_d - a_f) / (a_d + a_f)$ , donde  $a_d$  y  $a_f$  son estimaciones de abundancia de una especie dentro y fuera de plantas nodrizas (Armas et al. 2004). Los valores de IIR se obtuvieron directamente de los artículos encontrados, si es que eran proporcionados, o se calcularon a partir de datos brutos de la abundancia de cada especie. El IIR es probablemente el índice más utilizado para describir y cuantificar las interacciones planta-planta porque tiene límites definidos, es simétrico alrededor de cero con un rango idéntico de valores absolutos para estimar competencia y facilitación, y es práctico de usar en estadística al no tener discontinuidades en su rango (Armas et al. 2004). Este índice varía de -1, para especies que nunca se encuentran asociadas con plantas nodriza (es decir, están excluidas competitivamente), a +1, para especies que nunca se encuentran creciendo solas (es decir, facilitadas). Los valores cercanos a 0 indican especies generalistas en hábitat, es decir, especies que se encuentran creciendo en ambos microhábitats en abundancias similares (dentro y fuera

de nodrizas). Estimé un único valor de IIR para cada especie promediando todos los valores de IIR cuando una especie determinada se encontraba en más de una comunidad. Con fines comparativos y en base a los resultados de otros autores, los géneros se clasificaron en tres categorías considerando como valores umbral los IIR de -0,2 y +0,2. Estos valores se eligieron en función de artículos publicados (le Roux y McGeoch 2010; Anthelme et al. 2012; Schöb et al. 2013; Liczner y Lortie 2014; Chen et al. 2015). En consecuencia, los géneros caracterizados por especies excluidas competitivamente son aquellos con un IIR promedio igual o menor a -0,2 (categoría de "exclusión competitiva"), aquellos caracterizados por especies facilitadas cuando el IIR promedio es igual o mayor a +0,2 (la categoría de "facilitación"), mientras que los géneros de especies neutrales cuando el IIR promedio resulta mayor a -0,2 y menor +0,2 (la categoría "neutral").

### **Diversificación del linaje**

Consideré el número total de especies por género, las cuales fueron extraídas de Mabberley (2008), como una medida de la diversificación del linaje. Además, para cada género estimé el número de especies alpinas y no alpinas en función de la distribución de las especies con ayuda de bases de datos en línea, floras o artículos publicados. Los criterios para definir una especie como alpina (o no alpina) se basaron en información de altitud y latitud del registro, la descripción de los sitios donde se encuentra la especie, o si la literatura cita a la especie como presente en un ambiente alpino. Esta clasificación incluye en la categoría de especies alpinas a aquellas que ocurren tanto en el ambiente alpino como en otros ambientes, y en las especies no alpinas a aquellas que ocurren en ambientes exclusivamente no alpinos. De esta manera, recopilé información sobre el hábitat de todas o de una fracción considerable de especies para cada género. Examiné la distribución de 17282 especies de un total de 38013 especies (45%) en marzo de 2018. Para cada género, proporciono información sobre el número total de especies según Mabberley (2008), el número de especies revisadas (es decir, especies con información disponible de su distribución), y la fracción de esas especies que se consideraron como alpinas (expresada como porcentaje), lo que me permitió estimar, por extrapolación, el número de especies alpinas (y no alpinas) por género. Siete de los 254 géneros solo se consideraron en el análisis de diversificación total de especies, ya que no fue posible obtener una estimación confiable del número de especies alpinas y no alpinas debido a falta de información disponible. De los géneros restantes (247),

estimé la diversificación alpina para 184 géneros, mientras que la fracción (%) o el número de especies alpinas se obtuvo directamente de una fuente específica para los otros 63 géneros. Esta información se encuentra disponible en el material suplementario de la publicación resultante de este capítulo (<https://link.springer.com/article/10.1007/s10682-019-09972-5>).

### **Reconstrucción de la filogenia**

Para tener en cuenta los efectos de un ancestro común, reconstruí un árbol filogenético que incluye los 254 géneros de angiospermas. El árbol se ensambló utilizando Phylomatic implementado en el programa Phylocom 4.2 (Webb et al. 2008). Todas las familias (60) coincidieron con los nombres de las familias del “mega árbol” de las angiospermas en Phylomatic, el cual se basa en el trabajo realizado por el Angiosperm Phylogeny Group (Stevens 2005; APG-IV del 2016). Las longitudes de las ramas se ajustaron con el algoritmo de Bladj dentro de Phylocom para producir un árbol ultramétrico (Webb et al. 2008). No obstante, las fechas de divergencia de los nodos se actualizaron para que se correspondan con las del mega árbol publicado de Zanne et al. (2014). El árbol de Zanne es una de las filogenias calibradas en el tiempo más grande y actualizada en el mundo y resuelta a nivel de especies de plantas con semillas, la cual puede usarse para reconstruir filogenias y abordar diferentes preguntas ecológicas y biogeográficas (Zanne et al. 2014; Qian y Jin 2016). El árbol ensamblado presentó politomías por debajo del nivel de familia, las cuales fueron resueltas a partir de filogenias publicadas y enfocadas en grupos específicos (ver Lista bibliográfica 2 en el Apéndice), utilizando varias filogenias incluso más recientes que Zanne et al. (2014), mejorando así la precisión en las relaciones entre géneros de plantas. Las relaciones filogenéticas a nivel intra-familia se escribieron directamente en el código Newick dentro de la filogenia. De esta forma, la filogenia calibrada resultante tuvo en cuenta la divergencia de nodos a nivel de clase, orden y familia.

### **Análisis estadísticos**

#### **Variación en los valores de IIR**

Una suposición implícita de este estudio es que las interacciones planta-planta (la “preferencia” de plantas de una determinada especie por crecer asociadas o no a plantas nodrizas) está relativamente bien conservada dentro de los géneros (Wiens et al. 2010),

es decir que si los IIR de especies pertenecientes a un mismo género son más similares que a los IIR de especies de diferentes géneros. Para probar este supuesto, estimé los componentes de varianza en el IIR entre y dentro de géneros mediante un modelo de efectos aleatorios con la función lmer implementada en el paquete lme4 (Bates et al. 2011) en el programa de R (v 3.4, R Core Development Team 2017). Este modelo también me permite extraer valores promedios de IIR para cada género, los cuales están ajustados por las diferencias en los tamaños de muestra.

### Señal filogenética

Además de probar la similitud en la preferencia del hábitat entre especies dentro de los géneros, evalué la magnitud y la importancia de la señal filogenética en las interacciones planta-planta y en la diversificación del género. Usando la filogenia reconstruida, estimé la cantidad de señal filogenética en el IIR usando el estadístico K de Blomberg (Blomberg et al. 2003). El estadístico K mide la magnitud de señal filogenética de los datos en relación con lo predicho por un modelo browniano de evolución de rasgos, variando de 0 a  $+\infty$ . Por lo tanto, si  $K = 0$  es cuando no hay un condicionamiento filogenético de la evolución del rasgo, cuando  $K = 1$  el rasgo ha evolucionado de acuerdo con un modelo de evolución de movimiento browniano, y si  $K > 1$  el rasgo es más similar entre parientes cercanos que el esperado bajo un modelo de movimiento browniano (Blomberg et al. 2003). Utilizando la misma estadística, estimé la cantidad de señal filogenética en el número de especies por género (alpinas, no alpinas y totales). Dado que la idoneidad de cualquier ajuste considerando datos estructurados filogenéticamente debe diagnosticarse mediante la estimación de la señal filogenética en los residuos de la variable respuesta dados los predictores sugeridos (Revell 2010), también estimé el K sobre los residuos de los modelos que analizan la relación entre el número de especies por género (alpinas, no alpinas y totales) y el IIR (ver más abajo para detalles). El número de especies se transformó logarítmicamente para cumplir con los supuestos de normalidad de los residuos del modelo. El estadístico K de Blomberg fue estimado usando la función phylosig del paquete phytools v.0.6 (Revell 2012).

También evalué si existe agrupación filogenética de géneros en términos de las diferentes categorías de interacción previamente descriptas; es decir si géneros cercanos exhiben un mismo tipo de interacción. Esto se analizó mediante el estadístico D (Fritz y

Purvis 2010), que permite el cálculo de la señal filogenética para variables binarias. A diferencia de la estadística K, un  $D = 0$  indica una evolución similar al movimiento browniano, mientras que un  $D = 1$  indica que no existe condicionamiento filogenético. Al codificar, alternativamente, cada una de las tres categorías como 1 y las otras dos como 0, se puede determinar si los géneros en la categoría de exclusión competitiva, neutral o de facilitación están más relacionados filogenéticamente que lo esperado por azar. El estadístico D fue calculado utilizando la función phylo.d del paquete caper versión 0.5-2 (Orme et al. 2012).

### **Patrón global de diversificación**

Para estudiar la relación entre la diversificación y las interacciones planta-planta usé modelos aditivos generalizados (GAM) considerando el IIR promedio como predictor y el número de especies por género (alpinas, no alpinas y totales) como variable respuesta. Los GAM son extensiones semi paramétricas de los modelos lineales generalizados (GLM) (Hastie y Tibshirani 1990) y son más eficientes para la exploración de datos que otros modelos estadísticos debido a su capacidad para encontrar y tratar relaciones altamente no lineales y no constantes (Hastie y Tibshirani 1990). De esta forma, se pueden detectar fácilmente características como asimetrías pronunciadas y la presencia de varios máximos. Además, calculé la señal filogenética de los residuos de estos GAM para verificar, nuevamente, la idoneidad de estos ajustes, los cuales no son filogenéticamente informativos. En todos los casos, ajusté un modelo quasi-poisson debido a sobredispersión en los datos. Este modelo se implementó con la función gam del paquete gam versión 1.14-4 (Hastie 2006).

Este enfoque se complementó con un análisis filogenético, donde los IIR se discretizaron en las tres categorías planta-planta previamente definidas. Para evaluar el efecto de la categoría de interacción (exclusión competitiva, neutral y facilitación) sobre el número de especies por género (alpina, no alpina y total), realicé ANOVA de un factor mediante el método de mínimos cuadrados. El número de especies se transformó con la función log10 para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Los análisis se realizaron considerando cuatro diferentes modelos de evolución de rasgos (independencia, movimiento browniano, Ornstein-Uhlenbeck y Grafen) que predicen diferentes matrices de correlación entre los 254 géneros basadas en el árbol filogenético construido. El modelo de independencia no propone correlación

filogenética entre géneros. En el modelo de movimiento browniano (Paradis 2012), la variación del rasgo es una función lineal del tiempo, y predice que las características de las especies estrechamente relacionadas son más similares que los de las más distantes. El modelo de Ornstein-Uhlenbeck (Hansen 1997) puede verse como una generalización del movimiento browniano, pero además modela la posibilidad de que el cambio evolutivo esté sesgado hacia la dirección de uno o más óptimos (en este estudio consideré un único óptimo). Por último, el modelo de Grafen (Paradis 2012) es similar al modelo browniano, pero las longitudes de las ramas varían con el número de descendientes que alberga un nodo en lugar de las distancias filogenéticas. El uso de diferentes modelos permite evaluar cuán robustos son los resultados frente a diferentes hipótesis de evolución de rasgos. Estos modelos se realizaron con las funciones `corBrownian`, `corMartins` y `corGrafen`, respectivamente, utilizando el paquete `ape` versión 4.1 (Paradis et al. 2004). Las medias predichas a partir del modelo con mejor ajuste (número de especies por género para cada categoría de interacción) fueron comparadas con pruebas de Tukey.

Utilizando una prueba binomial con el parámetro  $p = 0,5$  examiné si los géneros en las categorías de exclusión competitiva y facilitación tienden a tener más especies alpinas que no alpinas, mientras que no esperaba ninguna tendencia para los géneros que pertenecen a la categoría neutral. Debido a que, en general, el número total de especies alpinas fue menor que el número de especies no alpinas, para este análisis los números de especies alpinas y no alpinas se relativizaron a los máximos observados, los cuales se corresponden al género *Astragalus* (~ 700 alpinas y ~ 1800 no alpinas).

### **Modelo nulo**

Exploré, mediante un modelo nulo, la posibilidad de que la relación observada entre el número de especies por género y el IIR pueda ser un artefacto resultante del número desigual de especies por género disponible en la literatura para estimar esos IIR. Después de todo, los géneros más diversos con valores promedio de IIR cercanos a -0,5 o +0,5 también resultaron ser los que presentaron más información disponible para estimar sus IIR (Figura A3.1a). Para abordar esta posibilidad, se re-muestreó al azar y sin remplazo los valores de IIR de las 642 especies, asignando a cada género el mismo número de especies que se observó del conjunto de datos crudos. De la misma forma con la que estimé los valores promedios observados de IIR, estimé nuevos valores

promedios de IIR para cada género resultado de esta aleatorización mediante el uso de modelos de efectos aleatorios (Bates et al. 2011). A continuación exploré la forma de la asociación entre el número de especies por género y los nuevos valores promedios de IIR resultado de esta aleatorización utilizando modelos aditivos generalizados (función `gam` del paquete `gam` en R; Hastie 2006), en forma similar al análisis con los valores reales de IIR como describo en la sección “*Patron global de diversificación*”. Para esto, utilicé un modelo quasi-poisson usando el IIR como predictor y el número de especies por género como la variable respuesta. Estimé los valores predichos promedios y los intervalos de confianza del 95% para los valores de IIR en todo el gradiente en base a 1000 re-muestréos aleatorios (ver Figura A3.2 para ejemplos de algunas simulaciones). De esta forma, comparé la curva esperada resultante del modelo nulo con la curva de la relación entre los valores promedios observados de IIR y el número de especies por género (ver Figura A3.1b).

### **Efecto de covariables en el patrón de diversificación alpina**

Evalué el efecto de otros posibles factores en los análisis filogenéticos que también podrían afectar la relación entre el tipo de interacción planta-planta y la diversificación alpina. Específicamente, examiné si la diversificación alpina estaba influenciada por la forma de vida de la planta, la distribución geográfica o la edad del linaje mediante modelos de mínimos cuadrados generalizados. Para estos análisis utilicé el modelo evolutivo de mejor ajuste basado en valores de AIC (que resultó ser el modelo de Grafen, ver Resultados), considerando como predictores la variable categórica de interacción planta-planta (exclusión competitiva, neutral y facilitación) y una de las tres covariables mencionadas anteriormente. En términos de la forma de crecimiento, clasifiqué los géneros según la forma de vida más frecuente: arbusto, cojín o hierba. Siguiendo a Barthélémy et al. 2008 definimos (1) un arbusto como una planta poco compacta con ejes aéreos, mayormente leñosos, con tendencia a ramificarse cerca del nivel del suelo; (2) un cojín como una planta con forma hemisférica o aplanada y compacta que se desarrolla y ramifica al nivel del suelo; y (3) una hierba como una forma de vida de numerosas plantas en las cuales no se producen tejidos leñosos persistentes, o se producen solo en órganos subterráneos. Consideré tres categorías de distribución geográfica: América, Eurasia y Cosmopolita, excluyendo seis géneros de Oceanía debido a la falta de, al menos, un género en la categoría de exclusión competitiva. Utilicé la distancia filogenética al nodo más cercano como un indicador

comparativo de la edad del linaje, la cual se extrajo de la matriz de distancia obtenida con la función `cophenetic.phylo` del paquete `ape` en R (Paradis et al. 2004).

### **Patrón local de coexistencia de especies congénéricas**

Además exploré si el número de especies por género presentes en la comunidad también se relaciona con la interacción prevalente planta-planta del género al que pertenecen. Con este objetivo, examiné la lista de especies en cada una de las 66 comunidades reportadas en los 30 artículos seleccionados. Dado que a escala de la comunidad local, la mayoría de los géneros están representados por una sola especie; decidí analizar el número promedio de especies por género, promediando todos los géneros que ocurren dentro de cada categoría de interacción planta-planta en cada comunidad (es decir, que para cada comunidad local se obtendrán tres promedios, uno por cada tipo de interacción planta-planta). Los datos se analizaron mediante un ANOVA utilizando la categoría de interacción planta-planta como factor fijo y la comunidad como un bloque. Por último, comparé la frecuencia relativa de géneros representados por más de una especie entre las categorías de interacción planta-planta utilizando pruebas de chi-cuadrado.

## **RESULTADOS**

### **Variación en los valores de IIR**

Las interacciones planta-planta variaron considerablemente entre y dentro de géneros. Sin embargo, las especies dentro de géneros tienden a ser más similares en el tipo y magnitud de su dependencia a plantas nodrizas que especies pertenecientes a diferentes géneros, con el factor "género" representando un 18,1% de la variación del IIR ( $X^2 = 33,6$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 10^{-9}$ ). Por lo tanto, las interacciones planta-planta pueden verse, al menos en parte, como una característica del género. Los IIR estimados a nivel género se distribuyeron en todo el gradiente desde facilitación a competencia, es decir variando de -1 a +1.

### **Señal filogenética**

Los efectos filogenéticos sobre el IIR fueron extremadamente débiles ( $K = 0,18$ ;  $P = 0,1$ ), y no encontré evidencia filogenética de agrupación de géneros ni en la categoría de exclusión competitiva ( $D = 0,90$ ;  $P = 0,14$ ), neutral ( $D = 0,99$ ;  $P = 0,48$ ), como tampoco

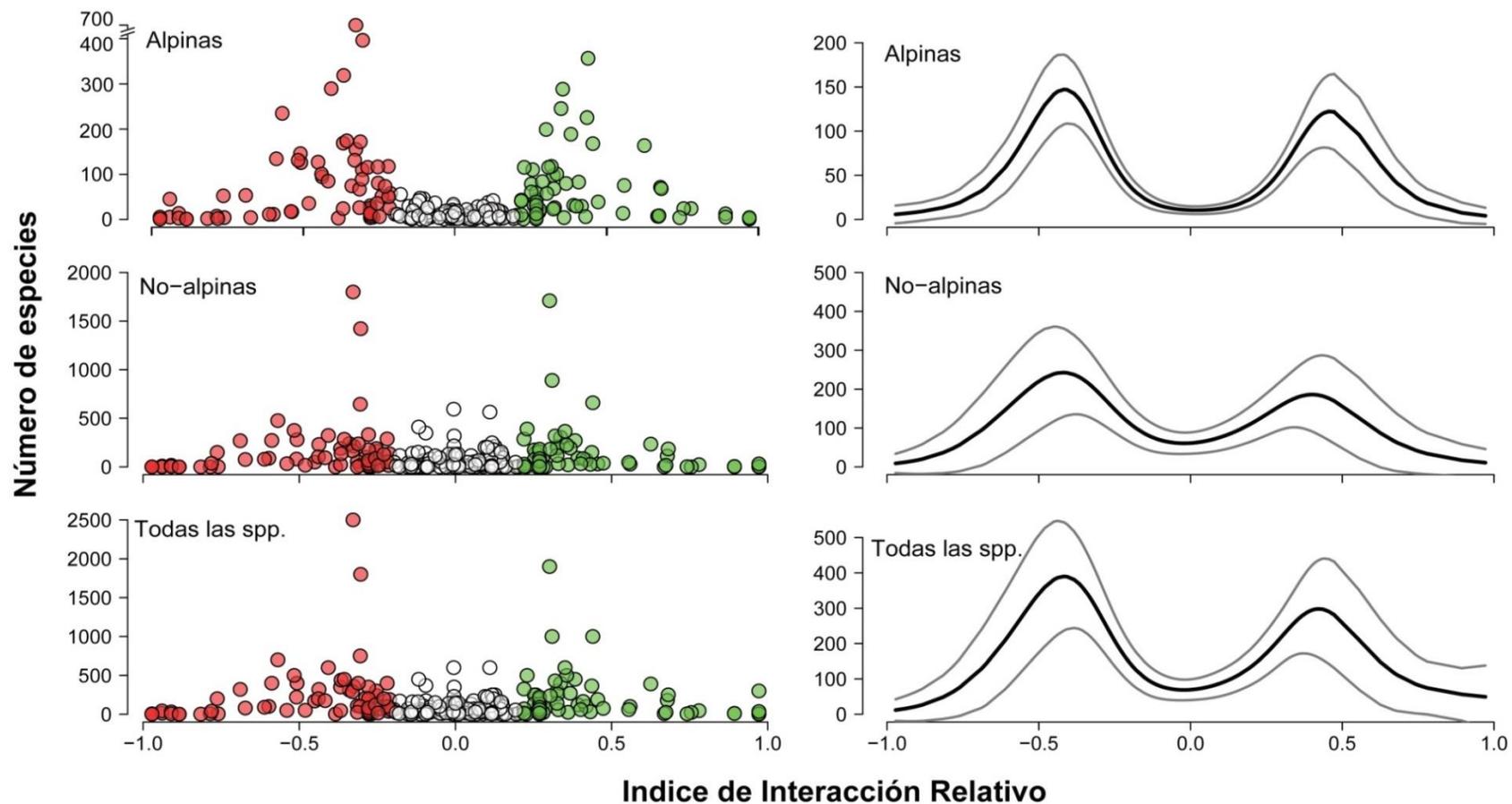
para la categoría de facilitación ( $D = 0,92$ ;  $P = 0,18$ ). No detecté efectos filogenéticos ni en el número de especies por género caracterizado como alpino o no alpino, ni en el número total de especies ( $K \sim 0,17$  para las tres variables respuesta;  $P > 0,20$ ). Consistente con estos resultados, tampoco encontré señal filogenética en los residuos del modelo aditivo generalizado que evalúa el efecto del IIR sobre la diversificación alpina, no alpina o total ( $K = 0,15$ ;  $P = 0,65$  /  $K = 0,20$ ;  $P = 0,13$  y  $K = 0,17$ ;  $P = 0,27$ , respectivamente). Por lo tanto, existe poca evidencia de que las interacciones planta-planta y la diversificación del linaje estén estructuradas filogenéticamente por encima del nivel de género.

### **Patrón global de diversificación**

Las interacciones planta-planta resultaron ser predictores significativos de los patrones de diversificación global a nivel genérico. Los modelos aditivos generalizados mostraron una relación entre el número de especies por género y el IIR caracterizada por una depresión ante valores de IIR cercanos a 0 y dos jorobas simétricas en valores cercanos a  $-0,5$  y  $+0,5$ . Por lo tanto, los géneros caracterizados por un IIR cercano a cero presentaron una diversificación relativamente baja, mientras que aquellos géneros con IIR absolutos más altos, ya sea en las regiones de exclusión competitiva (valores negativos) o de facilitación (valores positivos), presentaron, en promedio, un número mucho mayor de especies (Figura 3.1). Esta relación resultó ser mucho más fuerte para el número de especies alpinas que para el número de especies no alpinas o el número total de especies (Tabla 3.1).

**Tabla 3.1** Modelos aditivos generalizados (GAM) que evalúan el efecto de las interacciones planta-planta, según lo estimado por el Índice de Interacción Relativo (IIR), sobre el número de especies alpinas, no alpinas y el número total de especies por género. Se muestran estimaciones de los grados de libertad efectivos (gle) y grados de libertad residuales (glr) del modelo, el valor de la prueba F y la significancia asociada, el número de géneros incluidos en cada análisis (n) y la variación explicada en porcentaje.

<b>Diversificación</b>	<b>gle</b>	<b>glr</b>	<b>F</b>	<b>P</b>	<b>N</b>	<b>Variación explicada</b>
<b>Alpina</b>	7,02	8,11	19,1	<b>2 e-16***</b>	247	51,0%
<b>No-Alpina</b>	5,80	6,99	3,54	<b>0,00121**</b>	247	19,0 %
<b>Total</b>	6,67	7,80	6,02	<b>6,3 e-7***</b>	254	26,6%

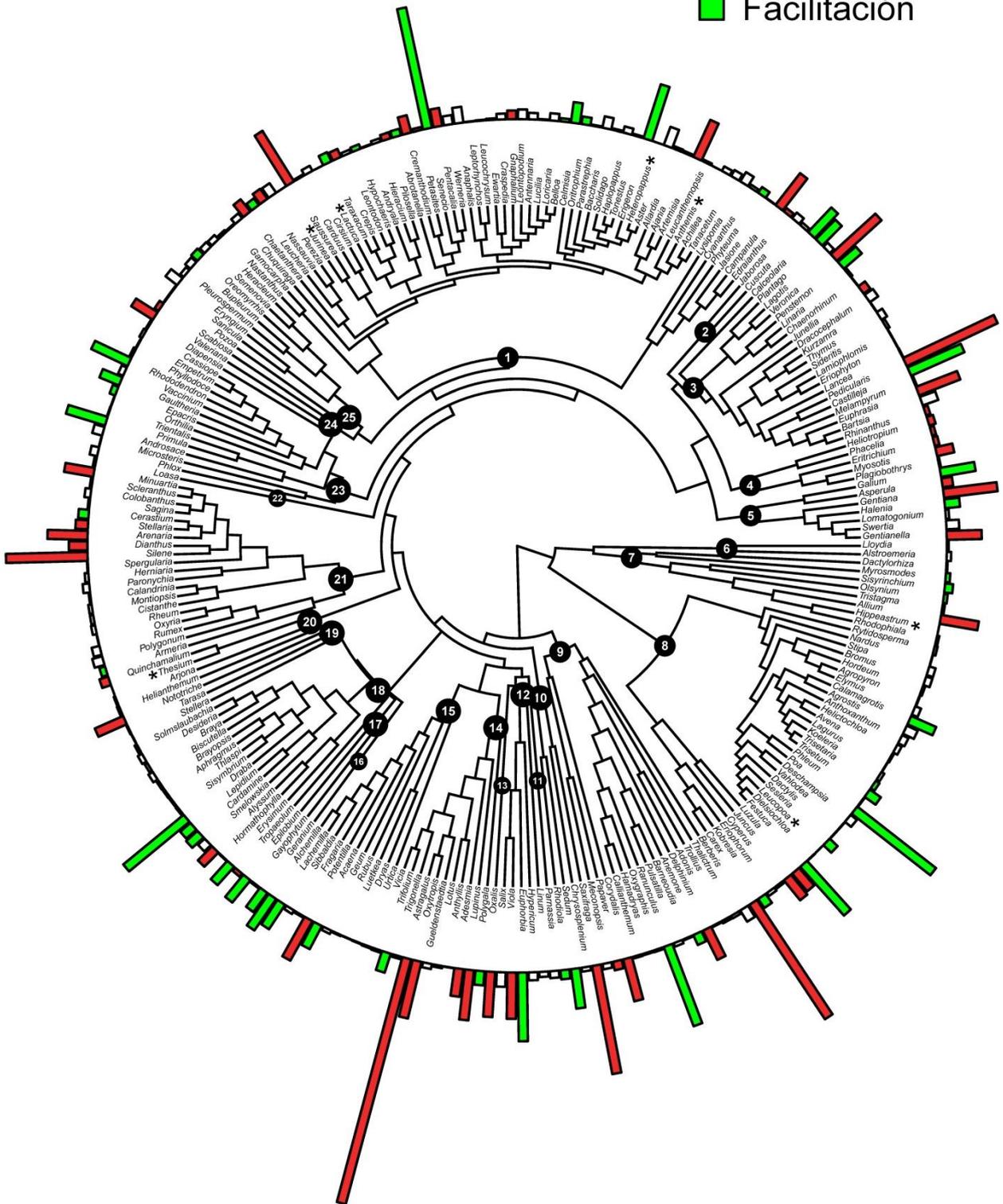


**Figura 3.1** Patrón global de diversificación en relación a las interacciones planta-planta. Se muestra el número de especies alpinas, no alpinas y total por género en función del Índice de Interacción Relativo (IIR) que caracteriza a cada género. Los paneles de la izquierda muestran los datos originales (el color rojo, blanco y verde representa géneros asignados a las categorías de exclusión competitiva, neutral y facilitación, respectivamente). Los paneles de la derecha muestran el ajuste predicho por los GAM (líneas negras) y los intervalos de confianza del 95% (líneas grises).

Por otro lado, el modelo nulo reveló que el número reducido de especies por género asociado con géneros caracterizados por valores extremos de IIR (es decir, alrededor de -1 o +1) podría ser un reflejo del número limitado de especies disponibles para estimar esos IIR. Sin embargo, este análisis predice una relación de una joroba, y no de dos, entre el número de especies por género disponibles para la estimación del IIR y el valor estimado de IIR para ese género (Figura A3.1, Figura A3.2). Por lo tanto, la baja diversificación de los géneros con IIR próximos a 0 no puede interpretarse como un artefacto estadístico del número desigual de especies disponibles para estimar esos IIR.

El número de especies alpinas difirió entre las categorías de asociación planta-planta. En particular, los géneros en las categorías de exclusión competitiva y facilitación diversificaron en un grado similar, pero presentaron, en promedio, dos a tres veces más especies que los géneros en la categoría neutral (Figura 3.2). Esto fue un patrón consistente independientemente de si se tuvieron en cuenta las relaciones filogenéticas entre géneros y, en caso de considerarlas, del modelo evolutivo utilizado (Tabla 3.2). A pesar de mostrar una tendencia similar, el número de especies no alpinas y totales por género no difirió significativamente entre las categorías de interacción planta-planta (Tabla 3.3, Figura 3.2).

- Exclusión-competitiva
- Neutral
- Facilitación



**Figura 3.2** Árbol filogenético construido a partir de los 254 géneros de angiospermas, mostrando información sobre la diversificación alpina y el tipo prevalente de interacción planta-planta en cada género. La altura de la barra es proporcional al número estimado de especies alpinas en cada género (los géneros donde no se pudo estimar el número de especies alpinas se indican con un asterísco), y el color indica el tipo prevalente de interacción planta-planta (es decir exclusión competitiva, neutral y facilitación). Los números representan diferentes órdenes de angiospermas: (1) Asterales, (2) Solanales, (3) Lamiales, (4) Boraginales, (5) Gentianales, (6) Liliales, (7) Aspargales, (8) Poales, (9) Ranunculales, (10) Saxifragales, (11) Celastrales, (12) Malpighiales, (13) Oxalidales, (14) Fabales, (15) Rosales, (16) Geraniales, (17) Myrtales, (18) Brassicales, (19) Malvales, (20) Santalales, (21) Caryophyllales, (22) Cornales, (23) Ericales, (24) Dipsacales, (25) Apiales.

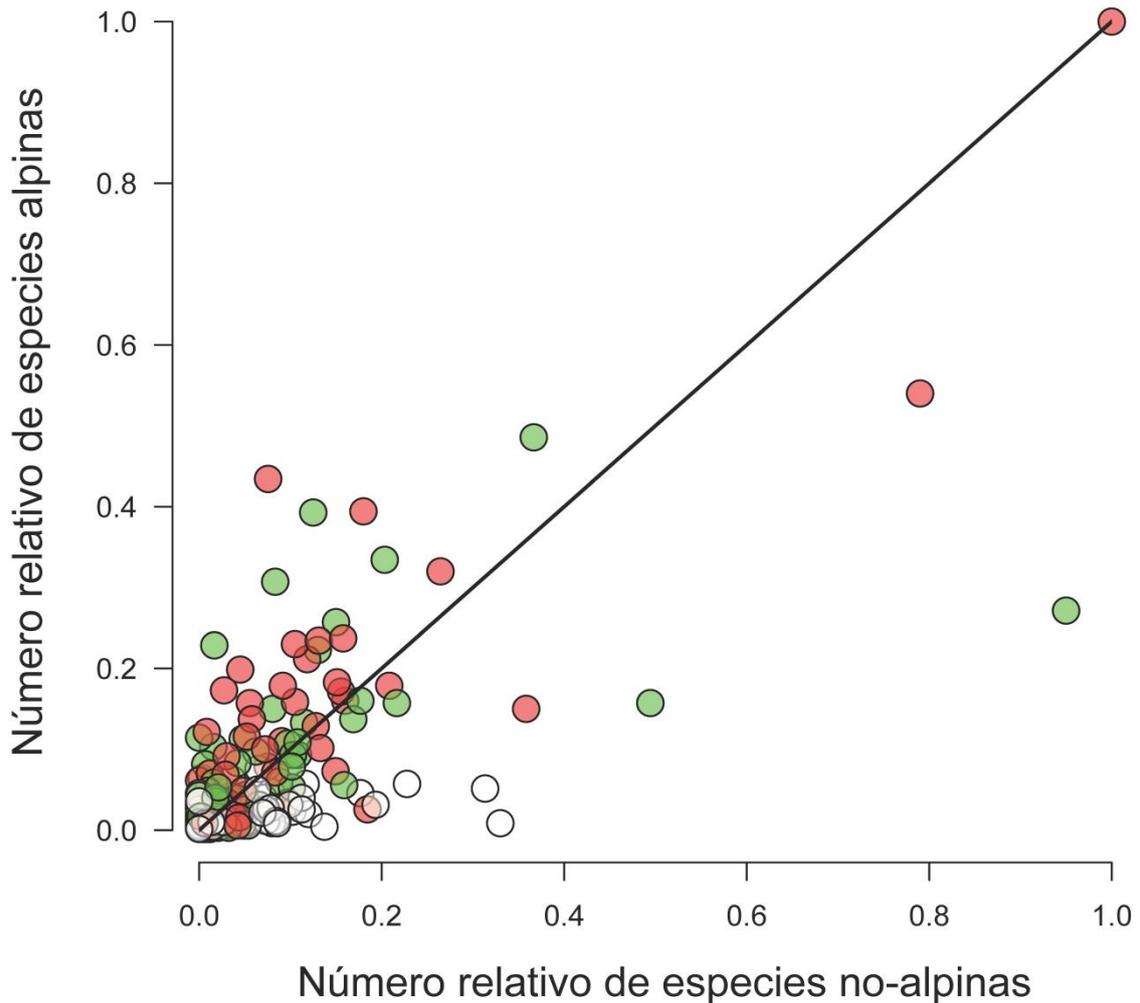
**Tabla 3.2** Modelos lineales generales que prueban el efecto del tipo de interacción planta-planta (es decir, exclusión competitiva, neutral o facilitación) sobre el número de especies alpinas, no alpinas y el número total de especies por género considerando diferentes supuestos filogenéticos de evolución del rasgo. Los valores reportados son estadísticas F y estimaciones del criterio de información de Akaike (AIC). El número de especies se transformó log10 para satisfacer los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuos del modelo. ns = no significativo, \* P <0,05; \*\* P <0,01; \*\*\* P <0,001.

		<b>Sin filogenia (Control)</b>	<b>Movimiento browniano</b>	<b>Ornstein- Uhlenbeck</b>	<b>Grafen</b>
<b>Alpina</b>	F (2,244)	20,42***	13,26***	20,42***	20,42***
	AIC	455,8	590,2	447,1	447,0
<b>No-Alpina</b>	F (2,244)	1,29ns	1,87ns	1,29ns	1,13ns
	AIC	931,8	1061,9	928,8	927,7
<b>Total</b>	F (2, 251)	5,90**	3,58*	5,90**	5,84**
	AIC	569,2	698,6	561,6	558,8

**Tabla 3.3** Medias ajustadas retransformadas y sus respectivos intervalos de confianza (IC) del 95% del número de especies alpinas, no alpinas y el número total de especies para cada una de las tres categorías de interacción planta-planta. Los valores reportados son las medias ajustadas del modelo lineal general corregido filogenéticamente suponiendo el modo de evolución de Grafen (Tabla 3.2). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) después de comparaciones múltiples de Tukey.

		<b>Media</b>	<b>IC inferior</b>	<b>IC superior</b>
<b>Alpina</b>	Exclusión-competitiva	28,43 <sup>a</sup>	19,07	37,79
	Neutral	8,61 <sup>b</sup>	6,47	10,77
	Facilitación	23,50 <sup>a</sup>	15,77	31,24
<b>No-Alpina</b>	Exclusión-competitiva	17,58 <sup>a</sup>	-0,98	36,16
	Neutral	8,08 <sup>a</sup>	0,91	15,26
	Facilitación	14,01 <sup>a</sup>	-0,66	28,67
<b>Total</b>	Exclusión-competitiva	71,42 <sup>a</sup>	33,86	108,97
	Neutral	35,75 <sup>a</sup>	19,33	52,17
	Facilitación	72,64 <sup>a</sup>	34,78	110,50

En relación con el número máximo de especies alpinas y no alpinas encontradas para cualquier género, más de la mitad de los géneros en las categorías de exclusión competitiva (76%) y de facilitación (70%) diversificaron en mayor medida en las regiones alpinas que no alpinas (resultado de la prueba binomial,  $P < 0,001$  y  $P = 0,001$  respectivamente, Figura 3.3), mientras que no se encontraron diferencias para los géneros en la categoría neutral (46%,  $P = 0,45$ ). Todos estos resultados respaldan la relación entre las interacciones planta-planta y la diversificación del linaje en las regiones alpinas del mundo.



**Figura 3.3** Número relativo de especies alpinas versus no alpinas por género. El número de especies alpinas y no alpinas para cada uno de los 247 géneros se relativizó respecto al máximo observado en el género *Astragalus* (es decir, el punto más a la derecha y más alto). Los colores rojo, blanco y verde representan géneros asignados a las categorías de exclusión competitiva, neutral y facilitación, respectivamente. La línea  $x = y$  se provee como referencia. Los géneros que están por encima de la línea tienen un número relativamente mayor de especies alpinas que no alpinas, mientras que géneros por debajo un número relativamente menor de especies alpinas que no alpinas.

### **Efecto de covariables en el patrón de diversificación alpina**

La relación entre la diversificación y la interacción planta-planta no se vio influenciada por ningún otro factor. De hecho, ni la forma de vida de la planta, ni la edad del linaje tuvieron un efecto significativo sobre la diversificación alpina (Tabla 3.4). No obstante, el número de especies alpinas sí difirió entre las categorías de distribución geográfica, siendo los géneros cosmopolitas significativamente más especiosos que los géneros americanos o euroasiáticos (media [IC 95%] = 26,0 [20-32], 10,0 [6-14], 7,5 [5 - 10], respectivamente). Sin embargo, la relación entre la diversificación alpina y las interacciones planta-planta fue independiente de la distribución geográfica, como lo indica la interacción no significativa entre ambos predictores (Tabla 3.4).

**Tabla 3.4** Modelos lineales generales que prueban los efectos conjuntos del tipo de interacción planta-planta (IPP) y, alternativamente, el efecto de la forma de crecimiento, la distribución geográfica y la edad del linaje. Se consideraron tres categorías de interacción planta-planta (es decir, exclusión competitiva, neutral y facilitación), tres categorías de forma de crecimiento (arbusto, cojín y hierba) y tres de distribución geográfica (América, Eurasia y Cosmopolita). La edad del linaje se basó en la distancia al nodo más cercano en la filogenia. El análisis tuvo en cuenta un control filogenético suponiendo el modo de evolución de Grafen. El número de especies se transformó con  $\log_{10}$  para satisfacer los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los residuos del modelo. ns = no significativo, \*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$ .

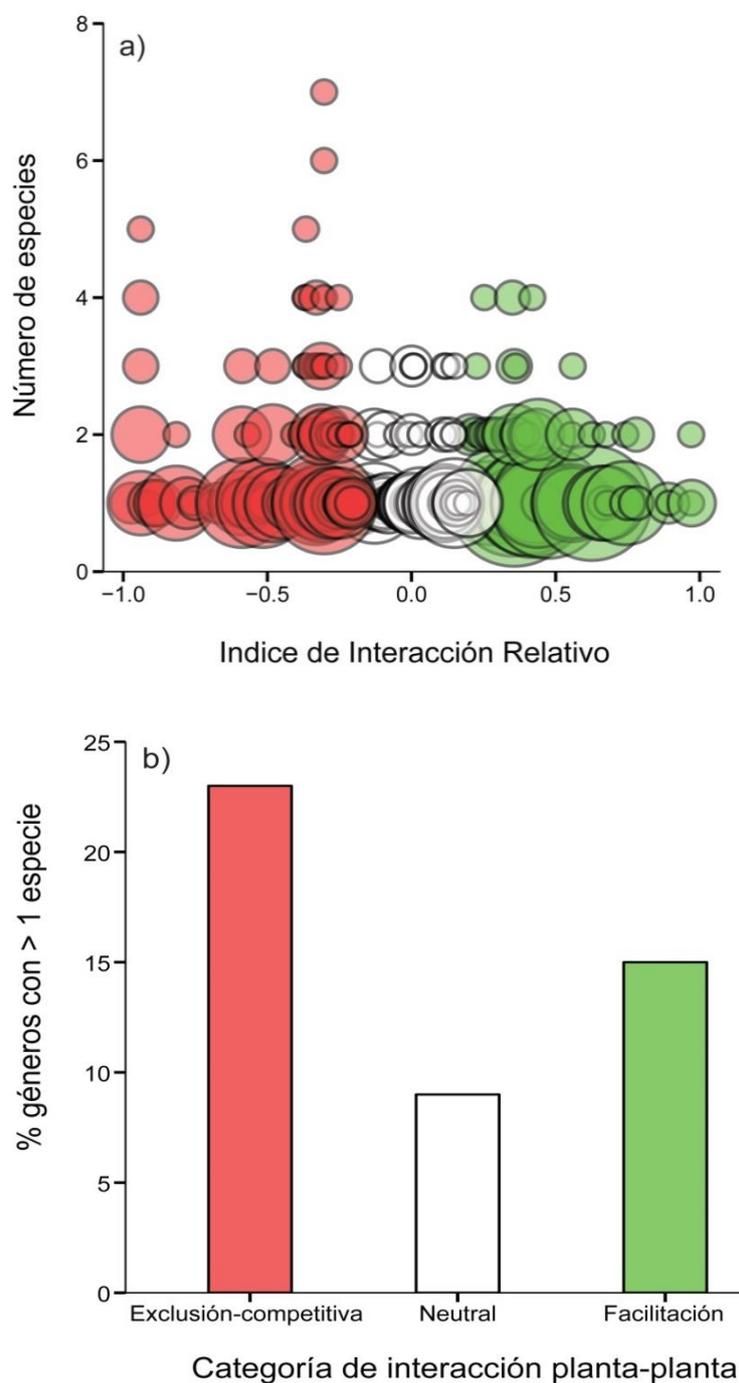
<b>Modelo</b>	<b>Factor</b>	<b>F</b>
<b>IPP + Forma de crecimiento</b>	IPP	20,02***
	Forma de crecimiento	0,50 ns
	IPP x Forma de vida	0,46 ns
<b>IPP + Distribución</b>	IPP	24,17***
	Distribución	19,39***
	IPP x Distribución	1,96 ns
<b>IPP + Edad del linaje</b>	IPP	20,19***
	Edad del linaje	<0,1 ns
	IPP x Edad del linaje	0,1 ns

### Patrón local de coexistencia de especies congénicas.

Los patrones de diversidad de especies a nivel comunitario reflejaron en cierta medida el patrón global. A esta escala local, la mayoría de los géneros (84%) estaban representados por una sola especie. Sin embargo, el 23% y el 15% de los géneros en las categorías de exclusión competitiva y facilitación presentaron más de una especie congénica coexistiendo localmente, mientras que esta fracción resultó de solo un 9% en el caso de los géneros en la categoría neutral (prueba de Chi-cuadrado;  $X^2 = 18,9$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,001$ ; Figura 3.4). Esto también se reflejó en diferencias en el número promedio de especies por género entre las categorías interactivas y la neutral (Tabla 3.5). Sin embargo, a diferencia del patrón global, se encontraron diferencias entre las dos categorías interactivas planta-planta, con un mayor número de géneros representados por dos o más especies (prueba de Chi-cuadrado;  $X^2 = 7,7$ ;  $gl = 1$ ;  $P = 0,006$ ) y un mayor número promedio de especies por género para los géneros en la categoría de exclusión competitiva que en la categoría de facilitación (Figura 3.4, Tabla 3.5).

**Tabla 3.5** Medias ajustadas y sus respectivos intervalos de confianza del 95% del número de especies por género presentes en las comunidades locales para cada una de las tres categorías de interacción planta-planta. Los valores reportados son las medias ajustadas del modelo que incluye la comunidad como factor de bloqueo ( $F_{(2,123)} = 22,2$ ;  $P = 5,7e^{-9}$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) después de comparaciones múltiples de Tukey.

	Media	IC inferior	IC superior
<b>Exclusión-competitiva</b>	1,364 <sup>a</sup>	1,309	1,418
<b>Neutral</b>	1,108 <sup>c</sup>	1,051	1,165
<b>Facilitación</b>	1,213 <sup>b</sup>	1,161	1,264



**Figura 3.4** Coexistencia de especies congénicas en comunidades en relación con las interacciones planta-planta. Se muestra (a) el número de especies congénicas en comunidades locales en función del Índice de Interacción Relativo (IIR), con un tamaño de símbolo proporcional al tamaño de la muestra debido a superposición de datos. También se muestra (b) el porcentaje de géneros en comunidades locales representados por más de 1 especie. El color rojo, blanco y verde representa géneros asignados a las categorías de exclusión competitiva, neutral y facilitación, respectivamente.

## DISCUSIÓN

En general se asume que la diversidad de plantas alpinas está principalmente regulada por fenómenos abióticos de gran escala como el clima, la geomorfología y los procesos históricos (Körner 2003). Sin embargo, mis resultados sugieren que en los ambientes alpinos las interacciones planta-planta pueden jugar un papel importante como impulsores evolutivos de la diversidad vegetal. Específicamente, en este capítulo muestro que géneros de plantas caracterizados por especies excluidas competitivamente (no asociadas) o por especies facilitadas (asociadas) exhiben un mayor número de especies que los géneros caracterizados por especies neutras (Figura 3.1, Figura 3.2); resultado que brinda apoyo concluyente a la hipótesis de trabajo propuesta. Por otro lado, el efecto de las interacciones planta-planta en la diversificación a nivel género parece ser independiente de la forma de vida, la edad o la distribución geográfica del linaje. Estos hallazgos sugieren que la especialización al hábitat promueve la diversificación en ambientes alpinos en el mundo, mientras que la falta de especialización de hábitat podría disminuir el potencial de diversificación.

### Índice de Interacción Relativo, ¿una característica del género?

Uno de los supuestos planteados es que las especies congénicas (es decir, pertenecientes al mismo género) son más similares en su tendencia a crecer o no asociadas a otras, particularmente a plantas nodrizas, que especies que pertenecen a diferentes géneros. Habiendo puesto a prueba este supuesto, encontré que una fracción altamente significativa (alrededor del 20%) de la variación en el IIR (el índice que evalúa el grado de asociación) podría explicarse por variación entre géneros. Aunque pueda parecer que este porcentaje de la variación total no es muy alto, hay que tener en cuenta que los datos utilizados para estimar los IIR provienen de diferentes estudios, que aplicaron diferentes metodologías y utilizaron diferentes estimaciones de abundancia. Estas fuentes no controladas de variabilidad indudablemente pueden aumentar el error en las estimaciones del IIR (Michalet et al. 2014), inflando así la componente de variación atribuida a las especies dentro de los géneros. Esta conservación de nicho (*niche conservatism*, Wiens y Graham 2005) a nivel de género también indica que, aunque las interacciones planta-planta pueden ser relativamente facultativas (por ejemplo, una especie es nodrizada cuando las condiciones ambientales son muy extremas; Butterfield 2009), también pueden considerarse como un rasgo de la

especie. Esta característica de la especie, quizás asociada con la forma de crecimiento y la fisiología (Hacker y Bertness 1995; Herben 2004; Giron et al. 2013) puede verse, al menos en parte, como heredada por descendencia. Por otro lado, por encima del nivel taxonómico de género, mis resultados no proporcionan evidencia de que géneros estrechamente relacionados sean más similares en el tipo interacción planta-planta que exhiben, lo que indica una baja o nula conservación de nicho a este nivel (Wiens y Graham 2005), al menos en lo que respecta al microhábitat donde preferentemente se establecen. Estos resultados además revelan que el nivel taxonómico de género es adecuado para analizar patrones de diversificación en ambientes alpinos en relación con las interacciones planta-planta.

Los ecosistemas alpinos se desarrollan en condiciones climáticas severas y muy variables (Körner 2003), condiciones que supuestamente limitan la biodiversidad y la diversificación (McCain y Grytnes 2010). Sin embargo, el afloramiento de montañas ha creado ambientes altamente fragmentados generando una considerable diversidad de microhábitats y nichos a lo largo de gradientes pronunciados de temperatura, precipitaciones, viento y exposición al sol, que han promovido extraordinarias tasas de especiación en varios géneros de plantas (Coyne y Orr 2004; Hughes y Atchison 2015; Nürk et al. 2017). Aunque mis hallazgos no demuestran los procesos que impulsan la especiación en linajes de plantas alpinas, discutiré sobre los mecanismos plausibles que subyacen al tipo dominante de interacción planta-planta exhibido.

### **Diversificación a lo largo de gradiente de interacción, ¿patrón o artefacto?**

Exploré la posibilidad de que el patrón observado de diversificación de dos “jorobas” a lo largo del gradiente de interacciones pudiera ser, alternativamente, un artefacto del número desigual de especies por género disponibles para la estimación de los IIR. Efectivamente, los linajes de plantas más ricos en especies (es decir, aquellos con valores de IIR alrededor de -0,5 o +0,5) también resultaron ser los géneros con más información disponible a nivel de especie para estimar sus IIR, mientras que los géneros con pocos registros fueron encontrados en todo el gradiente (Figura A3.1a). Sin embargo, el modelo nulo descartó esta posibilidad, acentuando la conexión biológica entre las interacciones planta-planta y el patrón de diversificación. Por otro lado, este análisis reveló que las bajas diversificaciones exhibidas por géneros con IIR muy extremos (aproximándose a -1 o +1) podría ser un reflejo del número limitado de

especies disponibles para estimar los IIR de esos géneros. No obstante, una alternativa biológica podría ser una disminución en la tasa de diversificación a medida que el IIR se acerca a -1 o +1. Esto podría suceder si la especialización muy extrema a un nicho afuera de las plantas nodrizas o el confinamiento completo a las plantas nodrizas no solo fomenta la especiación sino también la extinción local, reduciendo así las tasas de diversificación (Walker y Preston 2006).

### **En el lado competitivo del gradiente de interacciones**

Las especies en el lado competitivo del gradiente se encuentran preferentemente creciendo en el suelo circundante, probablemente porque son excluidas por las plantas nodrizas u otras plantas facilitadas por ellas (Holmgren et al. 1997). Estas especies excluidas competitivamente están sujetas a fuertes y variadas presiones de selección a pequeña escala debido a los diferentes hábitats que se desarrollan a lo largo de los gradientes ambientales que caracterizan los ecosistemas alpinos, condiciones que podrían impulsar la diversificación a través de la adaptación local (Körner 2003; Buehler et al. 2013; Bertel et al. 2016). Hay evidencia que sugiere que la multiplicidad de nichos asociados con esta alta heterogeneidad ambiental que existe fuera de los microhábitats menos estresantes, desde el punto de vista abiótico, creados por las plantas nodrizas (Kikvidze et al. 2015) puede promover la divergencia de las poblaciones en los ecosistemas alpinos (Voelckel et al. 2008). Por ejemplo, se ha demostrado que el tipo de sustrato es el principal impulsor de la estructura genética de las poblaciones (Alvarez et al. 2009), mientras que la temperatura y la precipitación también pueden ser factores de selección importantes que inducen al cambio fenotípico (Chaves et al. 2003; Manel et al. 2012). Además, la fuerte variación en estos factores puede limitar aún más el flujo de genes a través de la segregación fenológica (Kudo y Hirao 2006), promoviendo el aislamiento reproductivo incluso a escalas espaciales pequeñas. Consecuentemente, parecen existir las condiciones para una especiación de tipo parapátrica, o incluso simpátrica, para aquellos géneros con especies que se especializan en los diferentes microhábitats de la matriz de suelo fuera de las plantas nodrizas (Dieckmann et al. 2004; Bolnick y Fitzpatrick 2007; Nosil 2008; Bird et al. 2012; Bertel et al. 2016). Este proceso, a su vez, podría favorecer la coexistencia de múltiples especies congénéricas en las comunidades locales; patrón encontrado en este estudio (Figura 3.4). Consistente con esta idea, en el capítulo I encontré un mayor recambio de especies entre los parches de suelo que entre los parches de cojines (Tabla

1.2), lo que hace alusión a la multiplicidad de nichos asociados a la matriz de suelo circundante.

### **En el lado facilitativo del gradiente de interacciones**

Las especies en el lado facilitador del gradiente se asocian preferentemente con otras porque exhiben un reclutamiento deficiente o limitado bajo las condiciones ambientales hostiles de la matriz circundante (Cavieres et al. 2007; Valiente-Banuet y Verdú 2007). Por el contrario, las especies facilitadas prosperan bajo el microhabitat proporcionado por las plantas nodrizas (Callaway 2007). Sin embargo, las especies facilitadas exhiben poblaciones más fragmentadas debido a su dependencia a parches de vegetación preexistentes, los cuales están distribuidos en el paisaje, dando como resultado poblaciones más pequeñas y más aisladas (Badano y Cavieres 2006a,b; Cavieres y Badano 2009; Namazi 2015; Catorci et al. 2016). Así, la deriva genética también puede promover especiación en aquellos linajes caracterizados por especies con poblaciones pequeñas, que incluso pueden sufrir fuertes cuellos de botella durante períodos glaciales (Verboom et al. 2015). Se ha sugerido que la especiación alopátrica con poca divergencia de nicho ecológico es el principal mecanismo de especiación de muchos grupos de plantas alpinas (Boucher et al. 2016). Consecuentemente, las interacciones facilitadoras planta-planta pueden promover diversificación no adaptativa (Gittenberger 1991; Liancourt et al. 2012) a través de especiación alopátrica que implica una baja diferenciación de nicho (Vargas 2003; Kadereit et al. 2004; Gehrke y Linder 2011; Kikvidze et al. 2015; Verboom et al. 2015; Boucher et al. 2016).

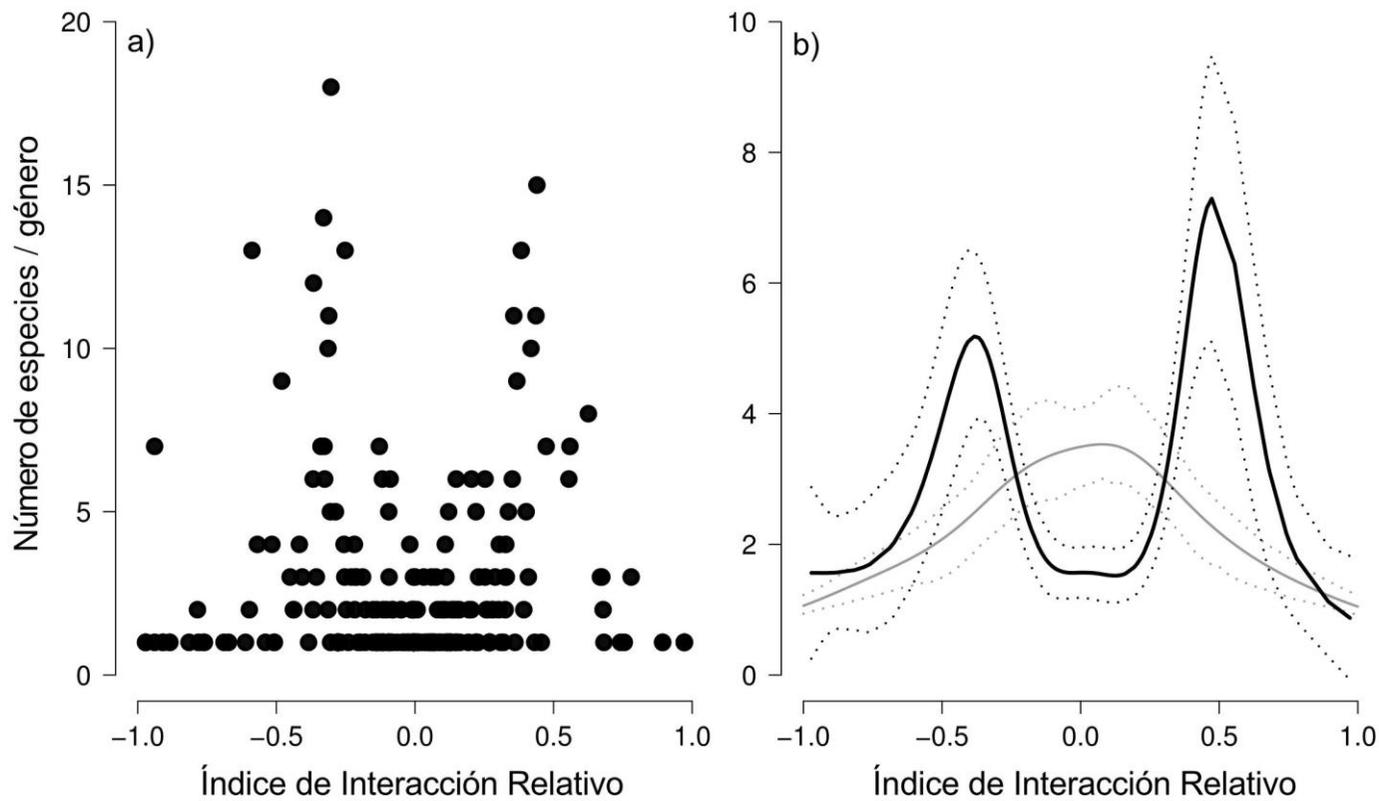
Aunque no tengo evidencia directa sobre los mecanismos de diversificación discutidos, el contraste encontrado entre el patrón de diversificación global y el patrón local de coexistencia de especies congénicas sí respalda el marco conceptual propuesto. Mientras que el patrón global sugiere tasas similares de diversificación entre géneros en las categorías de exclusión competitiva y facilitación (Figura 3.1, Figura 3.2), los patrones de coexistencia congénica sugieren una mayor probabilidad de especies coexistiendo localmente, es decir en la misma comunidad, en la categoría de exclusión competitiva (Figura 3.4). Este patrón concuerda con mi hipótesis de que la especialización en los diferentes y variados nichos disponibles a pequeñas escalas espaciales en la matriz de suelo promueve la diversificación en aquellos géneros caracterizados por especies excluidas competitivamente (Kikvidze et al. 2015), mientras

que la falta de diferenciación de nicho subyace al modo de diversificación de las plantas facilitadas.

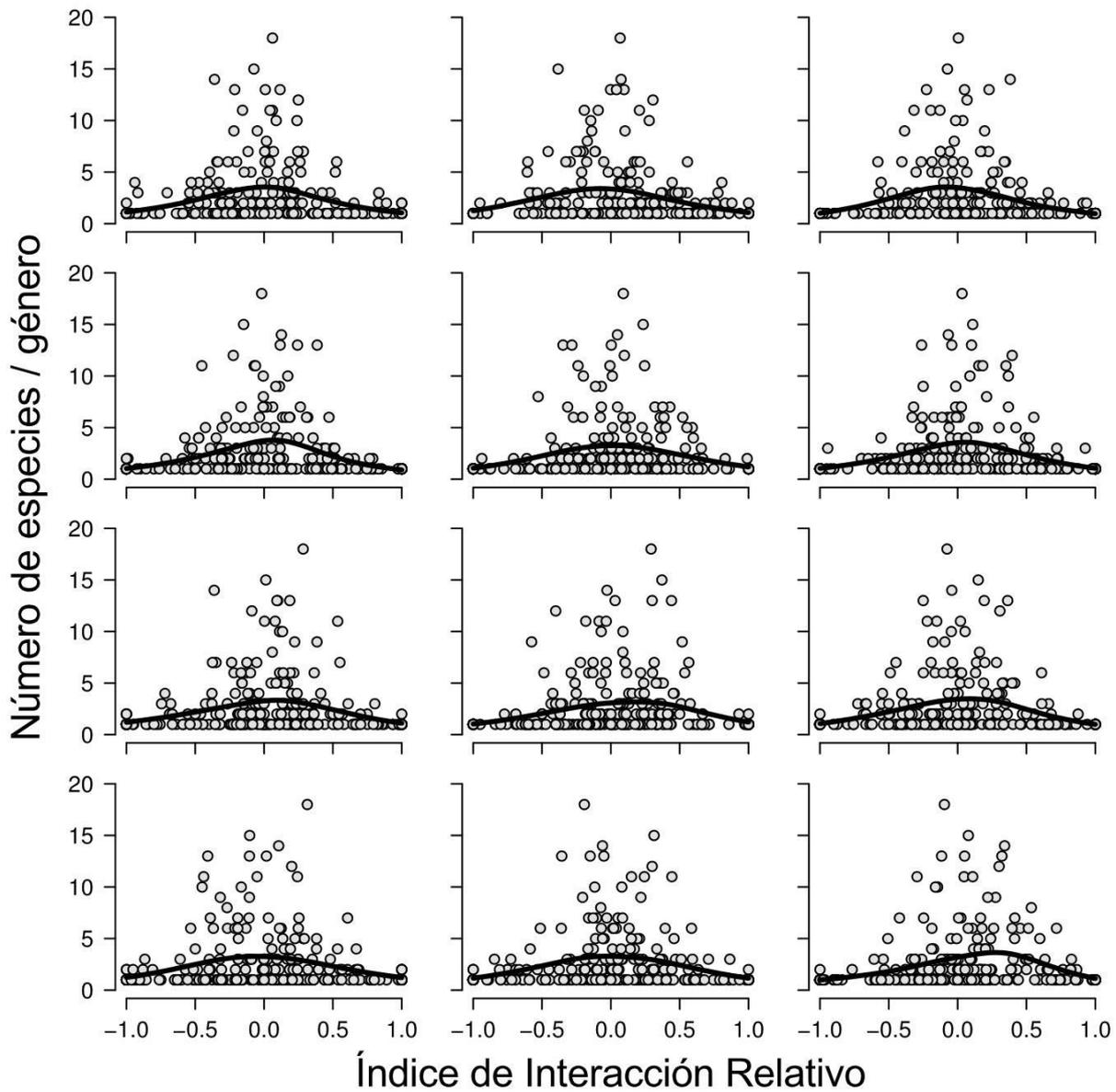
### **Mecanismos a lo largo de gradiente de interacción, ¿cómo poner a prueba?**

Los hallazgos del presente capítulo indican que tanto las interacciones positivas (facilitación por plantas cojín) como negativas (exclusión competitiva) parecen ser clave para explicar los patrones de diversificación de linajes de plantas en los ambientes alpinos del mundo. Una de las limitaciones de este capítulo es que, si bien discuto los posibles mecanismos de diversificación que subyacen a las interacciones de facilitación y de competencia, no tengo evidencia directa que lo demuestre. Sin embargo, una posibilidad podría ser estudiar la variabilidad fenotípica y genética de plantas y comparar dicha variabilidad según estén o no facilitadas. De esta forma, a partir de la medición de características morfológicas o de rasgos funcionales (ej. altura) y análisis de laboratorio de muestras biológicas recolectadas (ej. hojas, flores) unidos a estudios genéticos se podría comparar tanto a nivel interespecífico como intraespecífico la variación de distintos caracteres entre plantas facilitadas por cojines y plantas establecidas en el suelo. En función de la hipótesis propuesta, las interacciones planta-planta pueden promover la diversificación a través de selección natural, produciendo adaptaciones divergentes ante las condiciones abióticas variables y extremas en plantas que crecen en el suelo, y mediante deriva genética, con baja diferenciación de nicho, en aquellas plantas que crecen asociadas a plantas nodriza. Por lo tanto, esperaríamos una mayor variabilidad fenotípica y genética en aquellas plantas más sujetas a selección natural, i.e., las establecidas en la matriz de suelo circundante. De esta forma, se podría poner a prueba los mecanismos de diversificación discutidos con anterioridad.

# APÉNDICE



**Figura A3.1** Relación entre el Índice de Interacción Relativo (IIR) y el número de especies por género disponibles para su estimación. a) Datos observados correspondientes a los 254 géneros, cada punto es un género representado por un valor medio de IIR y un número de especies. b) Ajuste de GAM (líneas continuas) y límites de los intervalos de confianza del 95% (líneas punteadas), que muestran la curva ajustada obtenida utilizando los valores de IIR reales, es decir los observados (línea negra), y la curva ajustada esperada bajo un muestreo aleatorio de datos resultante de 1000 simulaciones (línea gris), note que el patrón es de una única joroba.



**Figura A3.2** Relación entre el Índice de Interacción Relativo (RII), estimado mediante re-muestreo aleatorio, y el número de especies por género disponibles para su estimación. Los paneles muestran los resultados de 12 simulaciones seleccionadas al azar de un total de 1000 simulaciones del modelo nulo, cada panel representa los valores esperados para los 254 géneros junto con su ajuste GAM. Note que el patrón muestra consistentemente una única joroba.

**Lista bibliográfica 1** Artículos utilizados para construir la base de datos, que proporcionan información para estimar el Índice de Interacción Relativo (IIR) para cada especie presente en las comunidades alpinas descritas de cada artículo.

- Anthelme F, Buendia B, Mazoyer C, Dangles O (2012) Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment. *J Veg Sci* 23: 62–72.
- Antonsson H, Bjork RG, Molau U (2009) Nurse plant effect of the cushion plant *Silene acaulis* (L.) Jacq. in an alpine environment in the subarctic Scandes, Sweden. *Plant Ecol Divers* 2(1): 17-25.
- Arroyo MTK, Cavieres LA, Peñaloza A, Arroyo-Kalin M (2003) Positive association between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecol* 169: 121–129.
- Badano EI, Cavieres LA (2006a) Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *J Biogeogr* 33(2): 304–313.
- Badano EI, Cavieres LA (2006b) Impacts of ecosystem engineers on community attributes: effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Divers Distrib* 12: 388–396.
- Badano EI, Marquet PA (2008) Ecosystem engineering affects ecosystem functioning in high-Andean landscapes. *Oecologia* 155: 821–829.
- Badano EI, Jones CG, Cavieres LA, Wright JP (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 EI, Molina-Montenegro MA, Quiroz C, Cavieres LA (2002) Efectos de la planta en cojín *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) sobre la riqueza y diversidad de especies en una comunidad alto-andina de Chile central. *Rev Chil Hist Nat* 75(4): 757-765.
- Ballantyne M, Pickering CM (2015) Shrub facilitation is an important driver of alpine plant community diversity and functional composition. *Biodivers Conserv* 24: 1859–1875.
- Bonanomi G, Stinca A, Chirico GB, Ciaschetti G, Saracino A, Incerti G (2016) Cushion plant morphology controls biogenic capability and facilitation effects of *Silene acaulis* along an elevation gradient. *Funct Ecol* 30: 1216–1226.
- Catorci A, Cesaretti S, Velasquez JL, Zeballos H (2011) Plant-plant spatial interactions in the dry Puna (southern Peruvian Andes). *Alp Bot* 121: 113-121.
- Cavieres LA, Arroyo MTK, Peñaloza A, Molina-Montenegro MA, Torres C (2002) Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *J Veg Sci* 13: 547–554.

- Cavieres LA, Peñaloza A, Papic C, Tambutti M (1998) Efecto nodriza de *Laretia acaulis* en plantas de la zona andina de Chile central. *Rev Chil Hist Nat* 71: 337-347.
- Cavieres LA, Badano EI, Sierra-Almeida A, Gómez-González S, Molina-Montenegro MA (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 LA, Quiroz CL, Molina-Montenegro MA, Muñoz AA, 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 Syst* 7: 217–226.
- DeBello F, Dolezal J, Dvorsky M, Chlumska Z, Rehakova K, Klimesova J, Klimes L (2011) Cushion plants do not facilitate other plants under extreme altitude and dry conditions: evidence from NW Himalaya. *Ann Bot* 108: 567-573.
- Dvorsky M, Dolezal J, Kopecky M, Chlumska Z, Janatkova K, Altman J, de Bello F, Rehakova K (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:e53514.
- Fajardo A, Quiroz CL, Cavieres LA (2008) Spatial patterns in cushion-dominated plant communities of the high Andes of central Chile: how frequent are positive associations? *J Veg Sci* 19: 87-96.
- Molenda O, Reid A, Lortie CJ (2012) The alpine cushion plant *silene acaulis* as foundation species: a bug's-eye view to facilitation and microclimate. *PLoS ONE* 7(5), e37223.
- Molina-Montenegro M, Torres C, Parra MJ, Cavieres LA (2000) Asociación de especies al cojín *Azorella trifurcata* (Apiaceae) en la zona andina de Chile central (37°S). *Gayana Bot* 57: 161–168.
- Pysek P, Liska J (1991) Colonization of *Sibbaldia tetrandra* cushions on alpine scree in the Pamiro-Alai Mountains, central Asia. *Arct Antarct Alp Res* 23: 263-272.
- Quiroz CL, Badano EI, Cavieres LA (2009) Floristic changes in alpine plant communities induced by the cushion plant *Azorella madreporica* (Apiaceae) in the Andes of central Chile. *Rev Chil Hist Nat* 82: 171–184.
- Ridenour WM, Callaway RM, Cavieres LA (2014) Parasitism by *Cuscuta chilensis* and gender affect how the nurse cushion *Laretia acaulis* increases diversity in Andean alpine communities. *J Veg Sci* 25: 1474–1483.
- Schöb C, Armas C, Guler M, Prieto I, Pugnaire FI (2013) Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *J Ecol* 101: 753–762.
- Sklenár P (2009) Presence of cushion plants increases community diversity in the high equatorial Andes. *Flora* 204: 270–277.

- Totland O, Grytnes JA, Heegaard E (2004) Willow canopies and plant community structure along an alpine environmental gradient. *Arct Antarct Alp Res* 36: 428–435.
- Ulrikke C (2013) The cushion plant *Silene acaulis*: biotic interactions along an environmental gradient at alpine finse, southern Norway. Master Thesis. Norwegian University of life science: 27 pp.
- Xu J, Michalet R, Zhang JL, Wang G, Chu CJ, Xiao S (2010) Assessing facilitative responses to a nurse shrub at the community level: the example of *Potentilla fruticosa* in a sub-alpine grassland of northwest China. *Plant Biol* 12: 780–787.
- Yang Y, Niu Y, Cavieres LA, Sun H (2010) Positive associations between the cushion plant *Arenaria polytrichoides* (Caryophyllaceae) and other alpine plant species increase with altitude in the Sino-Himalayas. *J Veg Sci* 21: 1048–1057.

**Lista bibliográfica 2** Artículos utilizados para la resolución de politomías durante la reconstrucción del árbol filogenético.

<b>Clado</b>	<b>Artículo</b>
Amaryllidaceae	Meerow et al. 1999
Apiaceae	Downie et al. 2000; Yu et al. 2011
Asteraceae	Panero y Funk 2008
<i>Anthemidae</i>	Sonboli et al. 2012; Tomasello 2014
<i>Astereae</i>	Goertzen et al. 2003; Karaman 2006; Li et al. 2012
<i>Carduoidae</i>	Fu et al. 2016
<i>Cichorieae</i>	Kilian et al. 2009
<i>Gnaphalidae</i>	Freire et al. 2014; Galbany-Casals et al. 2014; Weber y Schmidt-Lebuhn 2015
<i>Senecionidae</i>	Pelser et al. 2007
Boraginaceae	Cohen 2014
Brassicaceae	Beilstein et al. 2006; Warwick et al. 2008; Firat et al. 2014
Campanulaceae	Eddie et al. 2003; Lagomarsino et al. 2014
Caryophyllaceae	Greenberg y Donoghue 2011
Cyperaceae	Besnard et al. 2009
Ericaceae	Kron et al. 2002
Fabaceae	Wojciechowski et al. 2004; Xie et al. 2016
Gentianaceae	Struwe 2014
Lamiaceae	Li et al. 2016
Montiaceae	Hershkovitz 1993
Orobanchaceae	Bennett y Mathews 2006
Papaveraceae	Sauquet et al. 2015
Plantaginaceae	Albach et al. 2005; Tank et al. 2006
Poaceae	Quintanar et al. 2007; Davis y Soreng 2007; Quintanar et al. 2010; Soreng et al. 2015
Polygonaceae	Burke et al. 2010
Primulaceae	Martins et al. 2003
Ranunculaceae	Hoot et al. 2008; Meyer et al. 2010
Rosaceae	Potter et al. 2007
Rubiaceae	Bremer y Eriksson 2009

## Capítulo IV

### Facilitación indirecta: Interacciones planta-planta mediadas a través de polinizadores en comunidades del ambiente altoandino



## RESUMEN

Las interacciones planta-planta a través de la transferencia de polen entre especies se han visto tradicionalmente dentro del paradigma de la competencia en sistemas de co-floración. Sin embargo, la facilitación a través del intercambio de polinizadores podría ser la norma más que la excepción en ambientes sujetos a estrés abiótico. Por otro lado, el rol de la diversidad vegetal sobre el éxito de la polinización sigue siendo poco claro, en especial en escenarios naturales y bajo una perspectiva comunitaria. En este capítulo, evalué como la diversidad vegetal influye sobre el éxito de la polinización mediante el estudio de las cargas de polen sobre estigmas de flores. En particular, examiné para 88 especies de plantas de nueve comunidades alto andinas de la región: (i) el signo de la relación entre las cargas de polen de múltiples especies (es decir, riqueza de donantes heterospecíficos) y la recepción de polen conoespecífico, (ii) si esta relación varía con el estrés ambiental (altitud) y (iii) si esta relación refleja la diversidad de la comunidad vegetal. Mis resultados mostraron que la recepción de polen heteroespecífico fue extremadamente baja, estando presente en aproximadamente el 20% de todas las flores examinadas y representando un 5.2% de la carga total de polen sobre los estigmas. Sin embargo, la recepción de polen conoespecífico aumentó con la diversidad de polen heteroespecífico en los estigmas. Ninguna de las especies mostró una relación negativa entre el número de especies donantes y la cantidad de polen conoespecífico depositado, por otro lado la proporción de especies que mostraron relaciones positivas aumentó con la altitud, y por lo tanto con el estrés ambiental. Además, los estigmas ricos en polen de otras especies, así como los que albergaron más granos de polen conoespecífico, fueron más frecuentes en comunidades con más especies de plantas en flor. Estos resultados sugieren que la diversidad de plantas mejora el éxito de la polinización en las comunidades altoandinas, lo cual es crucial para la reproducción de las plantas de la alta montaña considerando las inherentemente bajas tasas de polinización que caracterizan a los ecosistemas alpinos. Este capítulo suma a nuestra comprensión de los mecanismos de la facilitación de la polinización en ambientes adversos.

## INTRODUCCIÓN

La comprensión de los mecanismos que impulsan la coexistencia de especies representa un reto, especialmente dada la visión subyacente de que las interacciones negativas interespecíficas, como la competencia, son la fuerza ecológica primordial determinante de la biodiversidad y coexistencia (Chesson 2000; Rabosky 2013; Benadi y Pauw 2018). Sin embargo, un número creciente de estudios ha demostrado que las interacciones planta-planta pueden variar desde la competencia hasta la facilitación (Choler et al. 2001; Callaway et al. 2002; Maestre et al. 2009; Verdú et al. 2010; Gavini et al. 2019), y las interacciones mediadas por animales no son la excepción (Eriksson et al. 2016; Tur et al. 2016; Braun y Lortie 2019). Dado que la mayoría de las especies de plantas con flores son polinizadas por animales (Ollerton et al. 2011) y los sistemas planta-polinizador del tipo generalista son los más frecuentes (Waser et al. 1996; Waser y Ollerton 2006; Biella et al. 2019), el intercambio de polinizadores es común entre especies de plantas que florecen conjuntamente. Los polinizadores compartidos transportan polen entre plantas conespecíficas, pero también entre múltiples plantas heteroespecíficas (es decir, de otras especies), y como resultado la transferencia de polen interespecífico es un proceso ubicuo (Arceo-Gómez et al. 2019a). La transferencia de polen entre especies distintas, sin duda, se ha visto como uno de los mecanismos subyacentes a la competencia entre plantas de diferentes especies por los polinizadores (Morales y Traveset 2008; Mitchell et al. 2009; Moreira-Hernández y Muchhala 2019), a pesar de que también podría reflejar facilitación (Moeller 2004; Hegland et al. 2009; Tur et al. 2016). En última instancia, el estudio de la transferencia de polen interespecífico puede ser útil para comprender mejor el papel de las interacciones planta-planta mediadas por polinizadores como impulsores de la coexistencia y diversidad de plantas.

La transferencia de polen entre especies diferentes es particularmente común en comunidades naturales (Arceo-Gómez et al. 2019a), y varios estudios recientes muestran que las cargas de polen heteroespecífico en los estigmas, aunque variables, pueden ser grandes y diversas (Montgomery y Rathcke 2012; Ashman y Arceo-Gómez 2013; Fang y Huang 2013; Emer et al. 2015; Arceo-Gómez et al. 2016). De hecho, todas las especies de plantas reciben polen heteroespecífico en, al menos, unas de sus flores, y en cantidades que pueden constituir el 50% o más de la carga total de polen

depositado en los estigmas (Ashman y Arceo-Gómez 2013), con granos de polen heteroespecífico que podrían provenir de uno o de múltiples especies donantes (Bartomeus et al. 2008; Montgomery y Rathcke 2012; Fang y Huang 2013; Tur et al. 2016). No obstante, existe una considerable variación dentro y entre especies tanto en la magnitud como en la diversidad de las cargas de polen heteroespecífico depositadas en los estigmas, lo que puede deberse a varios factores como diferencias en el grado de especialización de las especies, la forma y el tamaño de las flores, la duración de la floración, la exhibición floral y los polinizadores involucrados (Lázaro et al. 2008; Arceo-Gómez et al. 2019a; Bergamo et al. 2019). Por ejemplo, las especies de plantas con un sistema de polinización más del tipo generalista (es decir, visitadas por muchos taxones diferentes) tienden a recibir cantidades de polen heteroespecífico más grandes y más diversas en comparación con especies con sistemas de polinización especialista (Fang y Huang 2013; Arceo-Gómez et al. 2016; Arceo-Gómez et al. 2019a). Más allá de todos estos factores intrínsecos, el tamaño y la diversidad de las cargas de polen depositado en los estigmas de las flores pueden también reflejar la diversidad de la comunidad vegetal, y ser consecuencia de los procesos desencadenados por múltiples especies floreciendo juntas.

El resultado de compartir polinizadores sobre la polinización de las plantas puede variar de negativo a positivo (Braun y Lortie 2019). Específicamente, la recepción de polen heteroespecífico debido a compartir polinizadores tiene efectos negativos cuando interfiere mecánicamente o fisiológicamente con la recepción de polen conoespecífico y su rendimiento, disminuyendo la producción de semillas (Morales y Traveset 2008; Mitchell et al. 2009; Flanagan et al. 2011; Matsumoto et al. 2010; Arceo-Gómez y Ashman 2011; Ashman y Arceo-Gómez 2013; Brigs et al. 2016; Arceo-Gómez et al. 2019b). Sin embargo, la recepción de polen heteroespecífico no necesariamente se traduce en efectos negativos. Por ejemplo, algunos estudios han encontrado efectos neutrales (es decir, sin generar cambios) de la transferencia de polen heteroespecífico en las plantas receptoras (Huang et al. 2015; Moreira-Hernández et al. 2019). Por otro lado, Tur et al. (2016) mostraron que, para muchas especies de plantas, la recepción de polen heteroespecífico fue acompañado por aumentos en la cantidad de polen conoespecífico depositado, como también en su germinación; proponiendo que la relación entre la cantidad de polen conoespecífico y heteroespecífico depositado en los estigmas se puede usar como un proxy del costo-beneficio de la planta derivado de compartir

polinizadores. De esta manera, la diversidad y composición de las cargas de polen en estigmas proporciona información no solo sobre los patrones de movimiento de los polinizadores entre especies, sino también sobre las consecuencias funcionales y ecológicas de compartir polinizadores (Mitchell et al. 2009; Tur et al. 2016). En particular, una relación positiva entre cantidad de granos de polen conoespecífico y la riqueza de polen heteroespecífico en estigmas de flores sería un reflejo de una mayor atracción de polinizadores por diferentes especies en flor creciendo simultáneamente (Moeller 2004; Makino et al. 2007; Hegland et al. 2009), como también de la presencia de determinadas especies que actúan como "imanes" de polinizadores (Laverly 1992; Molina-Montenegro et al. 2008). El resultado de la recepción de polen heteroespecífico, sin embargo, es contexto dependiente, ya que puede variar según las especies involucradas, tanto receptoras como donantes (Arceo-Gómez y Ashman 2011; Ashman y Arceo-Gómez 2013; Carvalheiro et al. 2014; Tur et al. 2016; Arceo-Gómez et al. 2019b), como también según las condiciones abióticas a las que están sujetas las especies (Lankinen 2001; Celaya et al. 2015; Tur et al. 2016).

Como he citado en capítulos anteriores, se ha propuesto que en ambientes hostiles las interacciones facilitadoras son predominantes (Bertness y Callaway 1994; Choler et al. 2001; Callaway et al. 2002; He et al. 2013). Este parece ser el caso de los ecosistemas alpinos que están sujetos a frecuentes perturbaciones y estrés abiótico (Körner 2003). En estos ambientes, caracterizados por temperaturas extremadamente bajas, fuertes vientos, alta evapotranspiración, intensa radiación UV y suelos pobres en nutrientes, las plantas nodrizas facilitan el establecimiento y el crecimiento de muchas especies de plantas (Butterfield et al. 2013; Kikvidze et al. 2015; Cavieres et al. 2016), siendo esta interacción el mecanismo de facilitación más explorado en la literatura. Mas allá del efecto planta nodriza, un estudio hecho a partir de la relación de las cargas de polen conoespecífico y heteroespecífico en comunidades alto andinas de la región (Tur et al. 2016), encontró que la facilitación mediada por polinizadores también podría ser un fenómeno generalizado en estos ambientes pobres en polinizadores. Por otro lado, el rol de la diversidad vegetal sobre el potencial efecto facilitador mediado por polinizadores y la prevalencia de este proceso en relación con el estrés ambiental no se han explorado previamente.

En este capítulo, estudié el efecto de la diversidad vegetal sobre el éxito de la polinización de especies de plantas alpinas, a partir de la caracterización de las cargas de polen depositadas en las flores en nueve comunidades altoandinas del noroeste de Patagonia. Mi hipótesis es que las plantas alpinas se benefician de compartir polinizadores debido a la baja abundancia y actividad de polinizadores y baja densidad de plantas que caracterizan a los ambientes de alta montaña. Específicamente, este capítulo busca responder a los siguientes interrogantes: **(i)** ¿Cuál es el signo predominante de la relación entre la recepción de polen conespecífico y el número de especies donantes que comprende la carga de polen heteroespecífico dentro y entre comunidades? **(ii)** ¿Cómo son las respuestas (positiva, neutral o negativa) de cada una de las especies a la recepción de cargas de polen heteroespecífico constituidas por múltiples especies? **(iii)** ¿La incidencia de estas respuestas (es decir, la relación entre la cantidad de polen conespecífico y la riqueza de polen heteroespecífico depositado sobre los estigmas) depende del estrés ambiental (es decir, de la altitud)? **(iv)** ¿La recepción de polen conespecífico y la diversidad de polen heteroespecífico en los estigmas se relaciona con la diversidad de plantas en flor en la comunidad? Si bien las interacciones facilitadoras planta-planta han demostrado ser promotoras clave de la diversidad vegetal en todo el mundo (Butterfield et al. 2013; McIntire y Fajardo 2014; Cavieres et al. 2016; Gavini et al. 2019), los hallazgos de este capítulo proporcionan evidencia de que este proceso es bidireccional, ya que la diversidad vegetal también puede promover la facilitación.

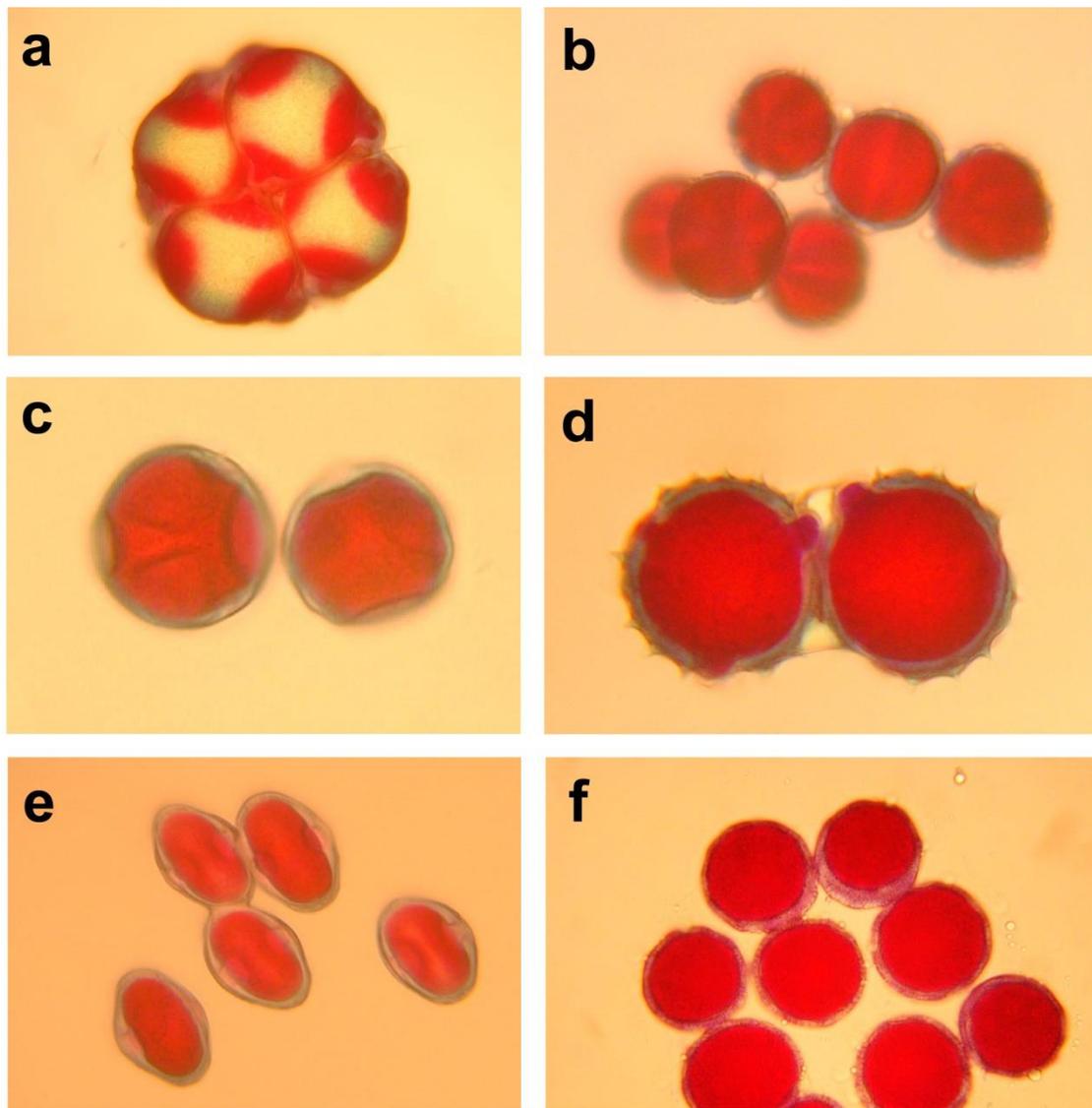
## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio y colecta de datos

Este estudio se realizó en comunidades altoandinas en el Parque Nacional Nahuel Huapi ubicado a ~41°S en el noroeste de Patagonia, Argentina, específicamente en la zona alpina (>1600 m), por encima de la línea de bosque de *Nothofagus pumilio*. La temperatura media anual en la región alpina es de 3,7°C, con veranos cortos y secos e inviernos fríos y húmedos. La precipitación media anual es de aprox. 860 mm, cayendo la mayor parte en forma de nieve entre mayo y octubre (Worldclim; Fick y Hijmans 2017). La vegetación es escasa pero muy diversa, dominada por plantas en cojín y muchas especies de plantas facilitadas por ellas (Nuñez et al. 1999).

Analicé estigmas de flores recolectadas por Tur et al. (2016) de un muestreo de la temporada de floración austral 2010-2011 (diciembre a marzo) de especies de plantas polinizadas por insectos en el ambiente altoandino a tres alturas (1600, 1800 y 2000 m) en tres montañas. Específicamente en la (a) ladera noreste del Cerro Challhuaco (41°26'6"S, 71°31'9"W), (b) ladera este del Cerro Catedral (41°17'1"S, 71°48'6"W), y (c) ladera este del Cerro López (41°10'1" S, 71°57'3"W). Cada altura fue muestreada una vez cada dos semanas durante el período de estudio mencionado (de cuatro a seis veces en total por comunidad). En cada día de muestreo, todas las especies de plantas en flor polinizadas por animales se identificaron en una parcela de 100 x 25 m en cada altura (ver Tabla A4.1, lista de especies en cada una de las nueve comunidades). Para cada especie dentro de la parcela, se seleccionaron al azar cinco plantas, siempre que fuera posible, y se recogieron cinco flores senescentes (es decir, después de la antesis) por planta, para luego almacenarlas por separado en tubos Eppendorf con etanol al 70% (Harder y Aizen 2004; Tur et al. 2016). Para la identificación de los granos de polen utilicé una colección de referencia del polen de las especies presentes en las comunidades estudiadas. En particular, el polen de las anteras de cada especie de planta también fue recolectado por Tur et al. (2016), para posteriormente ser montado en portaobjetos y teñirse con solución de Alexander (Alexander 1980). Esta tinción contiene verde de malaquita, que tiñe celulosa que se encuentra en las paredes del polen, y fucsina ácida que tiñe el protoplasma celular (Galen y Gregory 1989) (Foto 3). A partir de estas muestras, se tomaron fotografías de granos de polen, como también se midió el tamaño del polen bajo el microscopio a un aumento de 400x.

Para el recuento de las cargas de polen, diseccioné bajo el microscopio estereoscópico las flores senescentes recolectadas de las nueve comunidades. Extraje los estigmas, los monté en portaobjetos y posteriormente los teñí con solución de Alexander. Examiné los portaobjetos bajo microscopio a 400x y conté el número de granos de polen conoespecífico (de aquí en más PC) y la riqueza de polen heteroespecífico (PH) depositados en el estigma, es decir que además de la cantidad total de granos de PH registré el número de especies que componen esa carga de PH. La identidad de los granos de PH se determinó con ayuda de la colección de referencia de Tur et al. (2016) previamente descripta.



**Foto 3** Fotografías de granos de polen de algunas especies alpinas de la región, se observa la tinción verde-azulada de la pared del grano y el rojo-fucsia del contenido citoplasmático, además se notan las diferencias morfológicas (forma, ornamentaciones, disposición en paquetes, etc.) de a) *Epilobium australe* (Onagraceae), b) *Phacelia secunda* (Boraginaceae), c) *Quinchamalium chilense* (Santalaceae), d) *Senecio baccharidifolius* (Asteraceae), e) ex *Mulinum leptacanthum* (Apiaceae) actualmente *Azorella nivalis*, f) *Silene andicola* (Caryophyllaceae).

## Análisis estadísticos

Utilicé los datos de las cargas de polen en estigmas para ajustar modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM) para estimar (1) la relación general entre el número de granos de polen conespecífico (PC) y el número de especies donantes de polen heteroespecífico (PH) (es decir, la riqueza de PH) y (2) el signo de esta relación (positiva, neutral o negativa) para cada especie de planta receptora. Realicé los análisis en el programa de R v3.4.4 (R Core Development Team 2018), utilizando la función `glmmTMB` del paquete `glmmTMB` v0.2.3 (Brooks et al. 2017; Magnusson et al. 2017). El número de granos de PC por estigma fue la variable de respuesta en estos modelos, y apliqué una distribución binomial negativa para tener en cuenta la sobredispersión en los datos. Específicamente, consideré una distribución binomial negativa de tipo "1" donde la varianza aumenta linealmente con la media (Hardin y Hilbe 2007), es decir  $\text{varianza} = \mu * (1 + \phi)$ .

El modelo para la estimación del efecto general (1) incluyó la riqueza de PH (una variable continua que varía de 0 a 6), la altura (variable categórica con tres niveles: 1600, 1800 y 2000 m), y la interacción entre la riqueza de PH y la altura como predictores fijos. Además, incluí otros dos predictores importantes como covariables: (i) la fecha de muestreo (un factor con siete niveles) una variable para tener en cuenta los cambios en las densidades de plantas y polinizadores durante la temporada de floración, y (ii) la abundancia total de PH (es decir, el número total de granos de PH agrupados independientemente de las especies donantes) lo que me permitió estimar la relación de PC por estigma con la riqueza de PH independientemente de cualquier efecto relacionado con la abundancia de PH. Determiné el factor de inflación de la varianza (FIV), porque la riqueza y la abundancia de PH están correlacionadas positivamente ( $r = 0,62$ ;  $P < 0,001$ ), lo que puede causar colinealidad y que podría conducir a resultados engañosos cuando ambos predictores están incluidos en el modelo (O'Brien 2007; Kock y Lynn 2012; Bruce y Bruce 2017). Aunque existe mucha discrepancia en la literatura con respecto al valor umbral del FIV que determina una colinealidad problemática (O'Brien 2007; Kock y Lynn 2012; Kock 2015), el valor FIV de mi modelo global fue 1,64; muy por debajo del límite umbral más bajo y crítico de 3,3 (Kock y Lynn 2012; Hair et al. 2018). Por lo tanto, como los problemas de colinealidad no son motivo de preocupación para este estudio, pude comparar la magnitud del efecto de la riqueza de

PH independientemente de su abundancia absoluta. Por otro lado, para tratar la posible pseudo replicación derivada de la agrupación de datos estructurados jerárquicamente (Bolker et al. 2009), también incluí "individuo de planta" anidado dentro de "especie" y "comunidad" anidado dentro de "montaña" como efectos aleatorios cruzados, haciendo variar únicamente el intercepto. Para comparar la fuerza relativa del efecto de la riqueza de PH con la del efecto de la abundancia de PH, volví a correr el mismo modelo pero con estas dos variables estandarizadas como  $(x_i - \bar{x})/DE$ , donde  $x_i$  es cada observación individual, y  $\bar{x}$  y DE son la media y la desviación estándar de cada una de las dos variables.

Para el segundo objetivo (2), es decir, determinar para cada especie el signo de la relación entre la recepción de PC y la riqueza de PH depositado, ajusté un modelo para cada una de las nueve comunidades por separado (es decir, 3 montañas x 3 altitudes) con la riqueza de PH como un predictor fijo, y la fecha de muestreo y la abundancia de PH como covariables. Del mismo modo que antes, calculé el FIV pero utilizando solamente el conjunto de datos de cada comunidad y, de nuevo, la colinealidad fue baja con valores de FIV que variaron de 1,42 a 2,51. Los modelos incluyeron "individuo de planta" anidado dentro de "especie" como un efecto aleatorio, pero en estos modelos varían tanto la ordenada al origen como la pendiente (Gelman y Hill 2007), porque la respuesta de cada especie receptora a la riqueza de PH podría ser diferente. Siguiendo el marco conceptual propuesto por Tur et al. (2016), la pendiente estimada para cada especie (que aquí muestra la relación entre la cantidad de PC y la riqueza de PH) se considera como un indicador de la relación costo-beneficio de compartir polinizadores desde la perspectiva de la especie receptora en relación con las visitas de múltiples especies donantes. Específicamente, Tur et al. (2016) postulan que una pendiente  $\pm 2 ES > 0$  es evidencia de un efecto facilitador (es decir, a mayor riqueza de PH, mayor es la recepción de PC), una pendiente  $\pm 2 ES$  que se superpone con el 0 es evidencia de un efecto neutral (no hay cambios, ni aumento ni detrimento en el recibo de PC), y una pendiente  $\pm 2 ES < 0$  es evidencia de un efecto competitivo de la visita de múltiples especies (a mayor riqueza de PH, menor recibo de PC). A partir de estos modelos, también determiné el porcentaje de especies que experimentaron cada tipo de efecto para cada comunidad, y compararé los valores entre alturas con una prueba de chi-cuadrado.

Además, estudié la relación entre las cargas de polen en los estigmas (cantidad de PC y riqueza de PH) y la riqueza de especies en la comunidad. Conté el número total de especies en flor, el número total de donantes de polen heteroespecíficos, también estimé la riqueza de PH promedio y la cantidad de PC promedio por estigma entre todas las especies para cada combinación de montaña, altura y fecha de muestreo ( $n = 44$ ).

Por un lado, exploré si el número total de donantes heteroespecíficos encontrados entre todos los estigmas de una comunidad determinada en un momento dado está relacionado con la riqueza de especies en flor en la comunidad ajustando un GLMM, con una distribución de Poisson (no detecté sobredispersión). Para este modelo utilicé el número de donantes heteroespecíficos como variable respuesta y el número de especies en flor como predictor (el cual fue transformado con el logaritmo natural), incluida la "comunidad" anidada dentro de "montaña" como un efecto aleatorio, haciendo variar solamente el intercepto. Asimismo, comparé la similitud del ensamble de especies de donantes heteroespecíficos encontrados en los estigmas con el ensamble de especies en flor en la comunidad en un momento dado. De esta forma, calculé la diversidad beta ( $\beta_{sor}$ , índice de Sorensen) o la variación en la composición de especies entre ensambles; un índice que varía de 0 (es decir, que presentan la misma composición de especies) a 1 (es decir, que exhiben ensambles de especies totalmente diferentes) (Baselga 2010). Siguiendo el método propuesto por Baselga y Orme (2012), descompuse esta disimilitud en recambio de especies ( $\beta_{sim}$ , Índice de Simpson) y pérdida de especies ( $\beta_{nes}$ , anidamiento) (Baselga 2010), resultando en  $\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{nes}$  (fórmula presentada en el capítulo I). Calculé la diversidad beta y sus respectivos componentes utilizando la función `beta.pair` proporcionada por Baselga (2010) en el paquete `betapart` (Baselga y Orme 2012). Esta comparación pareada (ensamble de especies donantes heteroespecíficos en estigmas vs. ensamble de especies en flor en la comunidad) se realizó para cada combinación de montaña, altura y fecha de muestreo.

Por otro lado, ajusté un GLMM con una distribución gaussiana para analizar: (i) la riqueza de PH promedio y (ii) la cantidad de PC promedio depositado por estigma (variables respuesta) en función del número de especies en flor en la comunidad. Las dos variables respuesta y el predictor se transformaron con el logaritmo natural para cumplir con los supuestos del modelo y mejorar su ajuste, respectivamente. El modelo

además incluyó la "comunidad" anidada dentro de "montaña" como un efecto aleatorio. Para estos últimos dos análisis, los valores promedios de PH y PC fueron calculados para cada especie de planta que ocurre en cada combinación de montaña, altura y fecha de muestreo (n = 398). Los valores predichos y los intervalos de confianza del 95% de estos modelos se estimaron y trazaron usando la función `ggpredict` de los paquetes `ggeffects` y `ggplot2` en el programa R.

## RESULTADOS

Conté un total de 167.246 granos de polen (159.674 granos de PC y 7.572 granos de PH) en 9371 estigmas en las nueve comunidades, representando 88 especies de plantas distintas pertenecientes a 27 familias de angiospermas (Tabla A4.1). La familia más frecuente y, por lo tanto, más examinada fue Asteraceae (39 especies, 44%), seguida de Fabaceae (6 spp., 6,8%) y Caprifoliaceae (5 spp., 5,6%). Para el resto de las familias, el número de especies varió de 1 a 4.

La carga total de polen en los estigmas fue extremadamente variable, entre 0 y 520 granos (rango: PC = 0 - 520; PH = 0 - 77). La mayor cantidad de PH (es decir, 77 granos de polen) se observó en un estigma de *Euphrasia meiantha* (Orobanchaceae) a 1600 m en Catedral, mientras que el mayor número de diferentes especies de polen identificadas en un solo estigma (6 especies de donantes) se observó en *Valeriana carnososa* (Caprifoliaceae) a 1600 m en Challhuaco. Encontré PC en el 86,2% (n = 8082) de los estigmas analizados, y PH en solo el 19,5% (n = 1829), mientras que en el 12,9% de los estigmas (n = 1210) no se encontraron granos de polen. El PH representó (media  $\pm$  DE)  $5,2 \pm 15,4\%$  de la carga total de polen en los estigmas de todas las flores muestreadas; por lo tanto los estigmas presentaron principalmente PC ( $94,8 \pm 15,4\%$ ). Las flores recibieron, en promedio,  $0,81 \pm 3,1$  granos de PH por estigma, un valor que disminuyó con la altitud ( $1,04 \pm 3,6$ ; n = 3210 a 1600 m /  $0,77 \pm 2,9$ ; n = 3947 a 1800 m /  $0,54 \pm 2,6$  granos de PH; n = 2214 a 2000 m).

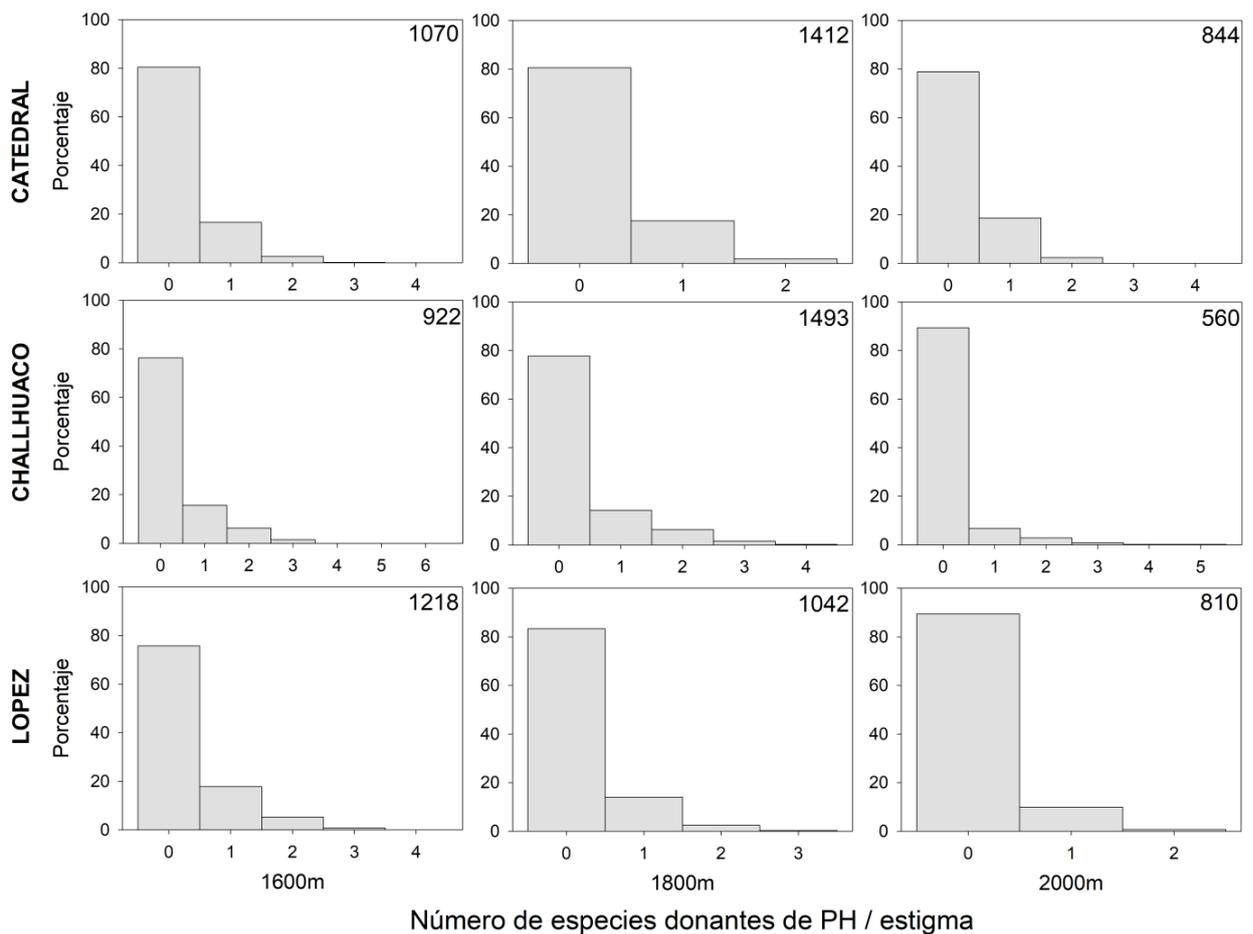
Entre los estigmas con PH (n = 1829), el 78% (n = 1424) recibió PH de solamente una especie donante, el 18% (n = 337) de dos especies donantes, y aproximadamente el 4% (n = 68) de tres o más especies de donantes. El porcentaje de estigmas cuyas cargas de PH proceden de múltiples especies (es decir, de  $> 1$  especie donante) disminuyó con la altitud (5,75 % a 1600 m; 4,17 % a 1800 m; 2,79 % a 2000 m, Figura 4.1). El número

promedio de especies en flor muestreadas en cada comunidad en un momento dado fue de 9 especies, oscilando entre 1 a 24 especies. El número promedio de especies muestreadas en una comunidad en un momento dado fue máximo a 1800 m (10,12 especies, rango = 2 - 24 especies), intermedio a 1600 m (9,43 especies, rango = 1 - 17 especies) y mínimo a 2000 m (7,43 especies, rango = 3 - 11 especies).

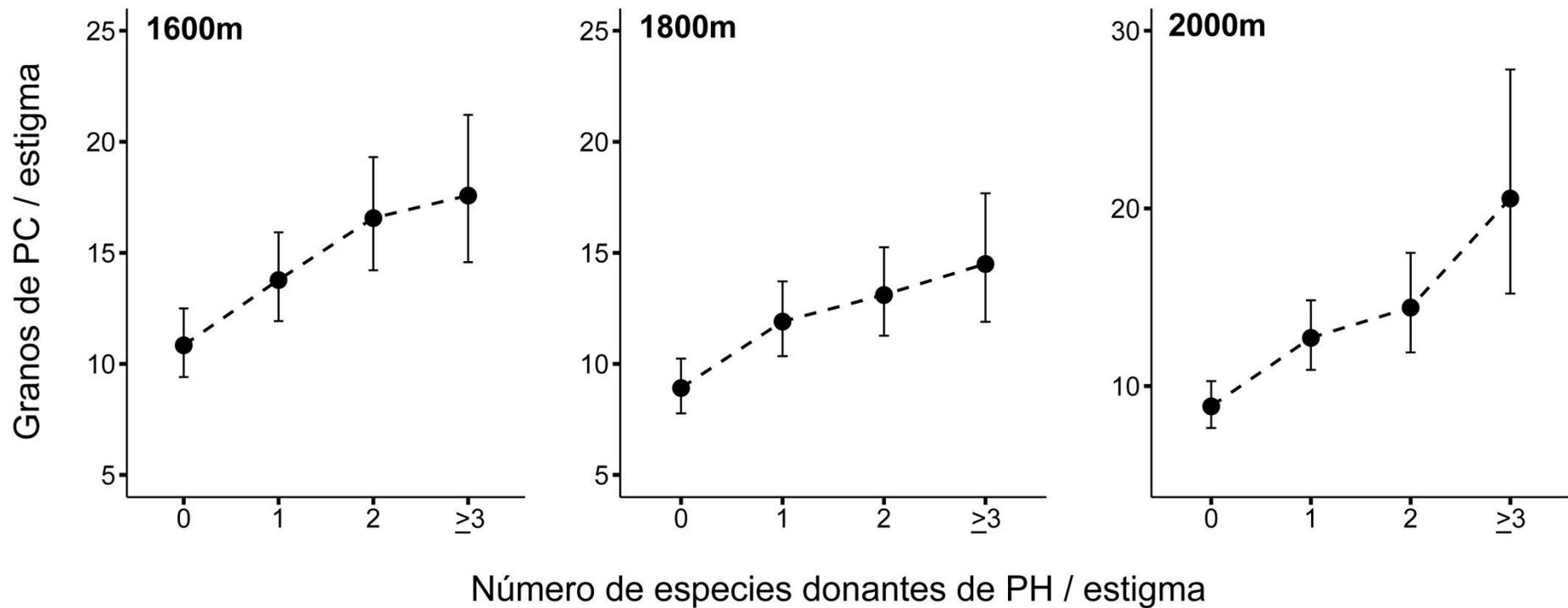
Encontré un aumento en la recepción de PC con el aumento en el número de donantes de PH a todas las alturas (Figura 4.2). El GLMM general mostró que el número de granos de PC en el estigma se asoció positivamente con la riqueza de PH depositado ( $\beta \pm SE = 0,21 \pm 0,026$ ;  $z = 8,007$ ;  $P < 0,0001$ ) independientemente del efecto positivo del tamaño de la carga de PH ( $\beta \pm SE = 0,0084 \pm 0,0028$ ;  $z = 2,975$ ;  $P = 0,003$ ). La estandarización de estos dos predictores mostró que el efecto de la riqueza de PH fue 4,4 veces mayor que el efecto de la abundancia de PH ( $\beta \pm SE = 0,12 \pm 0,015$  vs.  $0,026 \pm 0,0089$ , respectivamente). Por otro lado, no encontré un efecto significativo de la altura, ni tampoco una interacción entre la altura y la riqueza de PH en la recepción de PC (Tabla 4.1). A pesar de la ausencia de una interacción significativa, el aumento en la cantidad de PC con un incremento de PH de 1 especie donante a 3 o más especies fue de 27, 21 y 62% a 1600, 1800 y 2000 m (Figura 4.2).

**Tabla 4.1** Resultados del modelo lineal generalizado de efectos mixtos que evalúa el efecto general de la riqueza de PH y la altura en la recepción de PC en estigmas, considerando además la fecha de muestreo y la abundancia de PH como covariables.

	$\chi^2$	gl	P
<b>Intercepto</b>	144,13	1	$2,2 \times 10^{-16}$ ***
<b>Riqueza de PH</b>	64,10	1	$1,18 \times 10^{-15}$ ***
<b>Altura</b>	2,58	2	0,275
<b>Riqueza de PH x Altura</b>	4,28	2	0,117
<b>Época</b>	31,86	6	$1,74 \times 10^{-5}$ ***
<b>Abundancia de PH</b>	8,85	1	0,0029 **

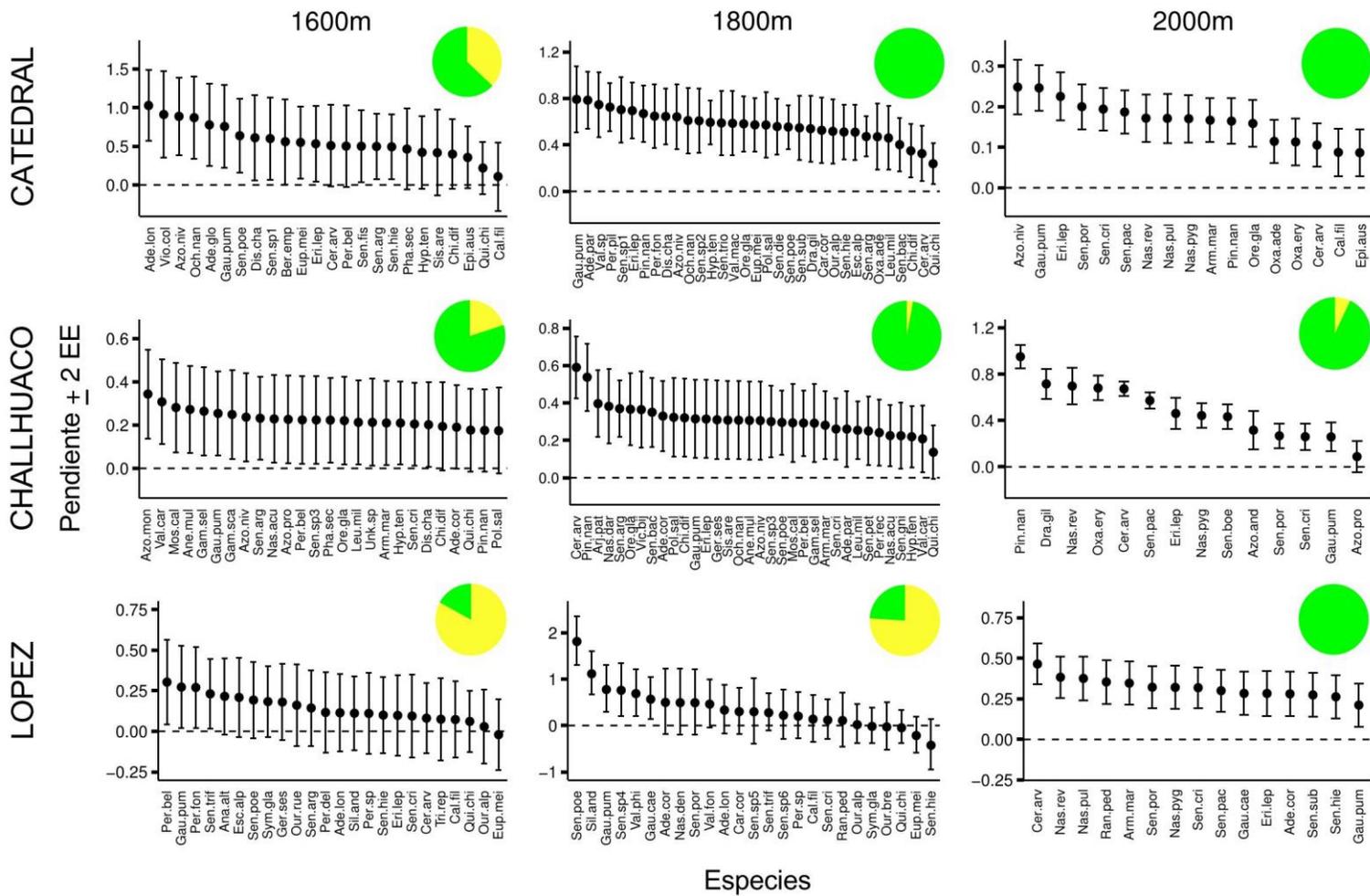


**Figura 4.1** Porcentaje de estigmas para cada nivel de riqueza de PH (número de especies donantes de PH por estigma) para las nueve comunidades, ordenadas de acuerdo a la montaña (filas) y la altura (columnas). El número en la esquina superior derecha es la cantidad de estigmas muestreados. Para cada panel se muestran todos los niveles de riqueza de PH encontrados en esa comunidad, no obstante su frecuencia puede ser muy baja.



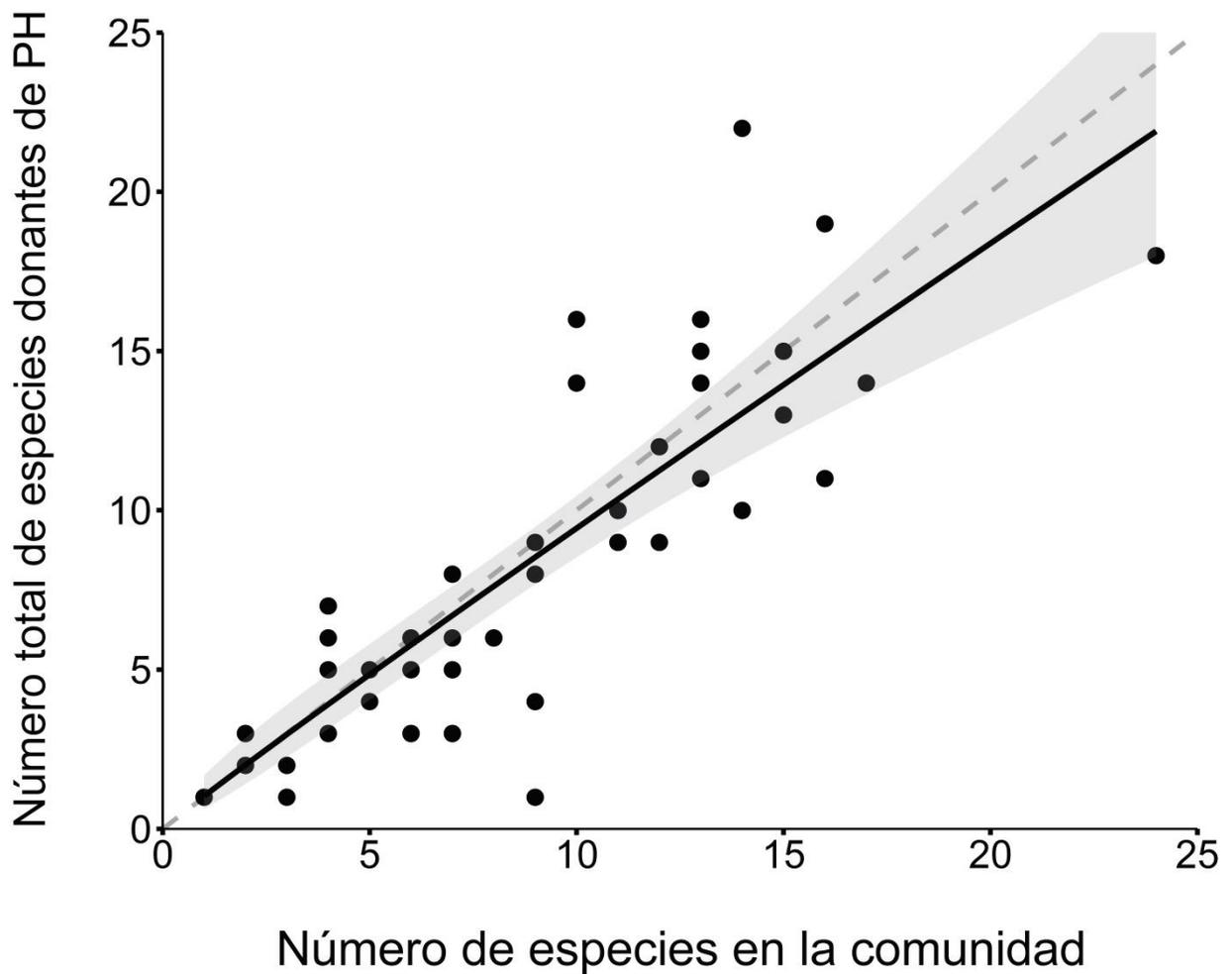
**Figura 4.2** Valores promedio de recepción de PC según el modelo global en función de la altura y el nivel de riqueza de PH (es decir, número de especies donantes de PH / estigma). Los gráficos muestran el número promedio re-transformado del modelo ajustado (+ 1EE, -1EE) de granos PC depositados en estigmas a 1600, 1800 y 2000 m. La categoría "0" representa la ausencia de PH, "1" la presencia de PH de solamente una especie donante, "2" PH de dos especies y "> 3" PH de tres o más especies donantes. Para extraer estas medias ajustadas, la riqueza de PH se consideró como un factor en vez de una variable continua.

Respecto a los modelos con el objetivo de determinar las respuestas especie-específicas, encontré que la relación entre el número de especies donantes (o riqueza de PH) y la recepción de PC de las especies fue neutral o positiva, pero nunca negativa (Figura 4.3). En dos comunidades (López a 1600 y 1800 m) las relaciones neutrales fueron más frecuentes (es decir, el intervalo de confianza del 95% de la pendiente de la especie, que nos indica la relación del número de granos de PC con la riqueza de PH, solapa con el 0), mientras que en las otras siete comunidades prevalecieron las relaciones positivas significativas (>50%) más que las relaciones no significativas (Figura 4.3). El porcentaje de especies que presentan relaciones positivas entre la recepción de PC y la riqueza de PH aumentó con la altura (prueba de chi-cuadrado;  $X^2_{(4)} = 57$ ;  $P < 0,001$ ), de hecho promediando entre las tres montañas el 53, 74 y 98% de las especies son facilitadas a 1600, 1800 y 2000 m, respectivamente.



**Figura 4.3** Pendientes estimadas  $\pm 2EE$  indicando la relación entre la recepción de PC y la riqueza de PH en estigmas para cada especie en las nueve comunidades, ordenadas de acuerdo a la montaña (filas) y la altura (columnas). Los gráficos de torta representan el porcentaje de especies que experimentaron un determinado tipo de efecto de compartir polinizadores con otras especies de plantas en la comunidad: facilitación (verde) o neutral (amarillo).

El número de donantes que constituye las cargas de PH en los estigmas reflejó la diversidad de plantas en flor. La regresión del número total de especies donantes identificadas en el PH de los estigmas en cada comunidad en un momento dado (Figura 4.4), indicó que el número de donantes de PH en los estigmas básicamente es igual al número de especies que florecen en la comunidad ( $\beta \pm SE = 0,96 \pm 0,10 \sim 1$ ;  $z = 9,29$ ;  $P < 0,0001$ ). Sin embargo, el número total de distintas especies donantes de polen, en ocasiones, resulta ser mayor que el número de especies en flor en la comunidad muestreada (Figura 4.4), indicando la recepción de PH de más especies que las presentes en la comunidad. Las estimaciones de diversidad beta indican una alta similitud en la composición de especies entre las cargas de PH en los estigmas y las especies en la comunidad (promedio  $\beta_{sor} \pm ES = 0,31 \pm 0,03$ , nótese que es un valor mucho más cercano a  $\sim 0$  que a  $\sim 1$ ). Aunque existe cierta variación entre las comunidades (Tabla 4.2), en promedio, tanto el recambio como la pérdida de especies (o anidamiento) contribuyeron de manera similar para explicar la baja disimilitud en la composición de especies entre ensambles (media  $\pm ES$ ,  $\beta_{sim} = 0,19 \pm 0,03$  y  $\beta_{nes} = 0,12 \pm 0,02$ ).

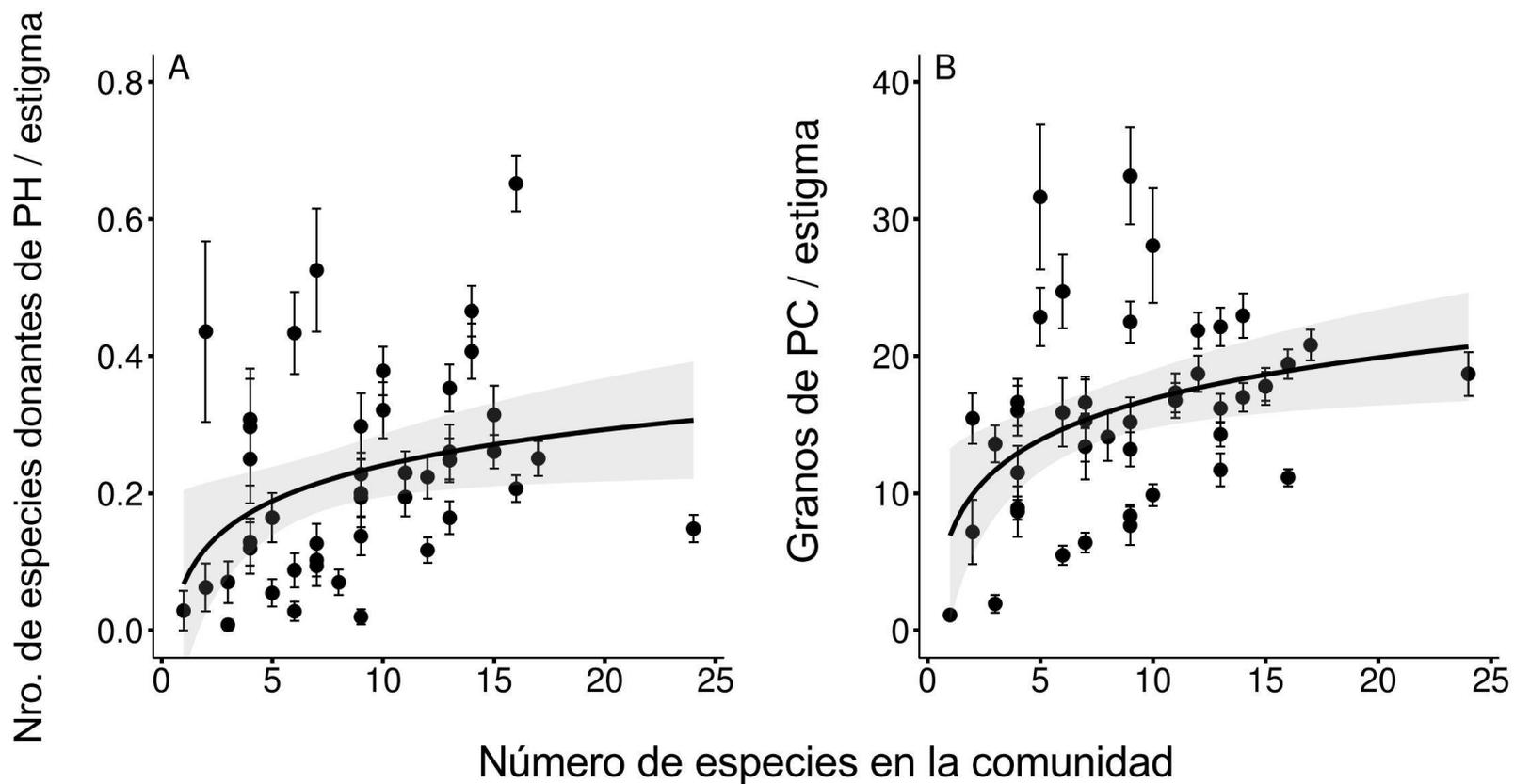


**Figura 4.4** Número total de especies donantes de PH encontradas entre todos los estigmas muestreados de una comunidad dada (montaña x altura x fecha de muestreo) en función del número de especies de plantas en flor en esa comunidad. Se muestran los valores predichos del modelo (línea continua) e intervalos de confianza del 95% (área sombreada). La línea discontinua (intercepto = 0 y pendiente = 1) representa la expectativa teórica de que el número total acumulado de especies donantes de PH es proporcional al número de especies de plantas en flor en la comunidad.

**Tabla 4.2** Comparación del ensamble de especies encontradas en estigmas (es decir, especies donantes de PH) con las especies en flor de la comunidad, expresadas como un índice de disimilitud o diversidad beta. La diversidad beta se particionó siguiendo el marco conceptual de Baselga (2010) como:  $\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{nes}$  donde  $\beta_{sor}$  (índice de Sorensen) representa la disimilitud total en la composición de especies entre ensambles, debido a  $\beta_{sim}$  (índice de Simpson) o recambio de especies y  $\beta_{nes}$  (disimilitud impulsada por anidamiento) o pérdida de especies. Los valores que se muestran son promedios ( $\pm 1EE$ ) de las comparaciones entre épocas de muestreo en cada comunidad. Nótese que los valores son más cercanos a 0 que a 1.

		Diversidad beta ( $\beta_{sor}$ )		Recambio de especies ( $\beta_{sim}$ )		Pérdida de especies ( $\beta_{nes}$ )	
		media	$\pm 1 EE$	media	$\pm 1 EE$	media	$\pm 1 EE$
<b>Catedral</b>	1600	0,261	0,055	0,105	0,050	0,156	0,060
	1800	0,292	0,070	0,129	0,085	0,163	0,055
	2000	0,322	0,065	0,282	0,090	0,040	0,030
<b>Challhuaco</b>	1600	0,147	0,060	0,096	0,040	0,052	0,050
	1800	0,420	0,120	0,331	0,150	0,090	0,040
	2000	0,564	0,090	0,243	0,150	0,321	0,180
<b>López</b>	1600	0,182	0,055	0,085	0,040	0,097	0,035
	1800	0,196	0,015	0,081	0,050	0,115	0,040
	2000	0,430	0,150	0,356	0,160	0,074	0,020

Finalmente, la riqueza de PH promedio y la cantidad de PC promedio por estigma aumentó significativamente, pero de forma más desacelerada, con el número de especies en flor en la comunidad (PH  $\chi^2 = 7,730$ ; gl = 1; P = 0,005 / PC  $\chi^2 = 19,38$ ; gl = 1; P < 0,0001; Figura 4.5). Sin embargo, la tasa de crecimiento alométrico de la riqueza de PH con el número de especies en flor en la comunidad fue menor que la tasa de crecimiento de la carga de PC ( $\beta \pm ES = 0,45 \pm 0,16$  vs.  $0,54 \pm 0,12$  para la riqueza de PH y la recepción de PC, respectivamente).



**Figura 4.5** Valores promedio (+1EE, -1EE) del número de (A) especies donantes o riqueza de PH por estigma y (B) granos de PC por estigma en función del número total de especies de plantas en flor en la comunidad. Cada promedio se estimó a partir de la muestra de estigmas de cada combinación de montaña, altura y época de muestreo. Se muestran los valores predichos del modelo (línea continua) y los intervalos de confianza del 95% (área sombreada).

## DISCUSIÓN

Debido a la noción de que las interacciones planta-planta a través del intercambio de polinizadores están sesgadas hacia la competencia interespecífica, los ecólogos a menudo han pasado por alto la facilitación entre especies, un resultado particularmente común bajo condiciones ambientales estresantes (Choler et al. 2001; Callaway et al. 2002). Ciertamente, la importancia de la facilitación en ambientes estresantes puede abarcar a interacciones indirectas planta-planta, como aquellas mediadas por socios mutualistas como los polinizadores (Muñoz y Cavieres 2008; Liao et al. 2011; Tur et al. 2016; McCormick et al. 2019). Contrario a este punto de vista, hasta ahora la mayoría de las interacciones mediadas por polinizadores se han caracterizado como competitivas (Morales y Traveset 2008; Mitchell et al. 2009; Flanagan et al. 2011; Ashman y Arceo-Gómez 2013). Dicha competencia se ha propuesto como una explicación a la mayor limitación de polen en comunidades muy diversas (Vamosi et al. 2006; Alonso et al. 2010). Además, la relación entre la diversidad de plantas y la magnitud y el signo (negativo, neutro o positivo) de las interacciones planta-planta mediadas por polinizadores ha permanecido en gran parte sin explorar. En este capítulo estimé, bajo una perspectiva comunitaria, la relación entre la recepción de PC y el número de donantes de PH representados en los estigmas de las flores a través de gradientes altitudinales en el ambiente altoandino del noroeste de Patagonia, y analicé cómo ambas variables se relacionan con la diversidad vegetal de la comunidad. Mis resultados muestran que los estigmas con una mayor diversidad de PH también albergan más PC (Figura 4.2). Esta relación positiva prevaleció en la mayoría de las comunidades estudiadas. Además, la proporción de especies que lo muestran aumentó con la altitud (Figura 4.3), es decir a medida que las condiciones ambientales se tornan más estresantes. Por último, el número de especies representadas en las cargas de PH y la cantidad de PC recibido aumentaron, aunque de forma asintótica, con el número de especies de plantas floreciendo conjuntamente en la comunidad (Figura 4.5). Estos hallazgos proporcionan evidencia, aunque indirecta, de que la facilitación a través de la atracción compartida de polinizadores caracteriza a las comunidades altoandinas estudiadas, destacando la importancia de la diversidad vegetal para este proceso de facilitación, brindando apoyo a la hipótesis propuesta.

## Proxy del costo-beneficio derivado de compartir polinizadores: PC vs. PH

La complejidad que radica en estudiar las interacciones que se entablan entre múltiples especies coexistentes ha tradicionalmente impulsado estudios y experimentos en interacciones de a pares de especies o un número reducido de especies (Matsumoto et al. 2010; Arceo-Gómez y Ashman 2011; Flanagan et al. 2011; Arceo-Gómez y Ashman 2014a,b; Celaya et al. 2015; Arceo-Gómez y Ashman 2016; Streher et al. 2020), limitando las generalizaciones al nivel de especie. Por lo tanto, el desarrollo de nuevas metodologías y enfoques prácticos se han vuelto imperativos para evaluar procesos ecológicos a escala comunitaria, siendo prácticas comunes en las interacciones mediadas por polinizadores el registro de la tasa de visitas a flores y el éxito reproductivo de las plantas, y más recientemente el estudio de las cargas de polen en estigmas (Montgomery y Rathcke 2012; Fang y Huang 2013; King et al. 2013; Emer et al. 2015; Tur et al. 2016; Johnson y Ashman 2019; Johnson et al. 2019; Thomson et al. 2019), permitiendo abarcar una perspectiva a nivel de comunidad, especialmente considerando que dicha escala es la necesaria para evaluar la relevancia de las interacciones mediadas por polinizadores para el mantenimiento de la biodiversidad. Por lo tanto, el desarrollo de nuevos marcos conceptuales y enfoques prácticos se ha vuelto imperativo para evaluar las consecuencias del intercambio de polinizadores a escala comunitaria. Uno de estos enfoques considera las consecuencias estructurales y funcionales para la reproducción de las plantas bajo diferentes topologías de redes planta-polinizador (Biella et al. 2019). Otro enfoque comprende en una descripción detallada de los patrones de transferencia de PC y PH dentro de las comunidades de plantas, un enfoque que también permite la construcción de redes de transferencia de polen (Fang y Huang 2013; Carvalheiro et al. 2014; Tur et al. 2016; Ballantyne et al. 2017) y la detección de posibles especies de "imanes" (Johnson et al. 2003; Tur et al. 2016). Ciertamente, la descripción de los patrones de PC y PH en estigmas ha demostrado ser una herramienta poderosa para evaluar el signo y la fuerza de las interacciones planta-planta impulsadas por el intercambio de polinizadores a escala comunitaria (Tur et al. 2016; Thomson et al. 2019). Este método, no obstante, ha sido criticado debido a limitaciones relacionadas con la falta de una medida de la aptitud de la planta (ej. producción de semillas) y el papel de otros posibles factores subyacentes que deben controlarse experimentalmente o, al menos, estadísticamente (Ashman et al. 2020). En particular, estos autores argumentan que una relación positiva entre PC y HP

no necesariamente es evidencia de una interacción facilitadora planta-planta, sino que podría ser una consecuencia de otro proceso, por ejemplo, de cambios estacionales en la actividad de los polinizadores, y se requeriría de más datos o experimentos para determinar en qué escenario estamos. No obstante, monitorear la actividad de los polinizadores en los ecosistemas alpinos requiere, en la mayoría de los casos, un esfuerzo de muestreo logísticamente inviable debido a las tasas de visita intrínsecamente bajas en estos ambientes (Arroyo et al. 1985, 2017; Totland 1994). Por lo tanto, evaluar las relaciones entre el PC y PH, aunque correlativas, puede considerarse un enfoque práctico y útil en estas circunstancias. Ciertamente, la interpretación de nuestros resultados bajo la hipótesis de facilitación mediada por polinizadores se fortalece debido a la fuerte conexión encontrada entre PC y PH con la diversidad de la comunidad vegetal.

### **Baja magnitud en la transferencia de polen interespecífico**

Aunque las interacciones planta-planta a través de la transferencia de polen interespecífico han sido vistas dentro del paradigma de la competencia en sistemas de co-floración (Morales y Traveset 2008; Mitchell et al. 2009; Moreira-Hernández y Muchhala 2019), la magnitud en la transferencia de polen interespecífico es clave en el resultado final. En mi estudio, las cargas de polen en los estigmas contenían principalmente PC, mientras que el PH ocurrió en niveles relativamente bajos (Figura 4.1), encontrándose en aproximadamente el 20% de las flores, y representando en promedio un 5,2% de la carga total de polen. Esto es parcialmente consistente con otros estudios que también encontraron bajas cargas de PH en comunidades naturales (Larson et al. 2006; Bartomeus et al. 2008; Jakobsson et al. 2008; Dietzsch et al. 2011; Stiers y Triest 2017; Suárez-Mariño et al. 2019). Sorprendentemente, la diversidad de PH en los estigmas fue baja en comparación con otro estudio a nivel comunitario realizado en una pradera alpina en las montañas Hengduan, China (Fang y Huang 2013), donde el PH representó el 16% de la carga total de polen, las especies recibieron, en promedio, polen de ~7 especies donantes (Fang y Huang 2013), mientras que los estigmas individuales recibieron PH de un promedio de ~ 2 especies donantes (Fang et al. 2019). Esta gran diferencia en la magnitud de la transferencia y riqueza de PH depositado podría explicarse por el contexto entre estudios. La pradera alpina del estudio de Fang y Huang (2013) parece ser considerablemente más diversa, encontrándose casi 10 especies en flor cada 4 m<sup>2</sup>, mientras que las comunidades altoandinas estudiadas están representadas

principalmente por una matriz de suelo de arenas y rocas con escasa diversidad vegetal (ver capítulo I), y parches de vegetación aislados, que así bien albergan una gran diversidad, representan un 5 al 20% del paisaje (Nuñez et al. 1999).

Por otro lado, la baja transferencia de polen interespecífico también puede explicarse por otros factores, como el comportamiento de los polinizadores y la morfología de las flores. Particularmente, el movimiento de los polinizadores entre especies de plantas juega un papel clave en el recibo de PH. Por ejemplo, una alta constancia de los polinizadores, es decir, cuando tienden a visitar flores de una misma especie de planta dentro de un mismo vuelo (Waser 1986; Goulson 1994), conlleva a bajos niveles de transferencia de polen interespecífico (Ollerton et al. 2007). Alternativamente, incluso si los polinizadores alternan frecuentemente entre especies de plantas, la transferencia de polen interespecífico podría no ocurrir, porque a menudo transportan polen de diversas especies en diferentes partes del cuerpo, lo que es causado por diferencias en la morfología de las flores y la posición del estigma (Grant 1994). Tanto la constancia o el comportamiento de los polinizadores como la colocación diferencial de polen en el cuerpo de los polinizadores han demostrado ser factores cruciales para impulsar bajos niveles naturales de PH en especies que florecen simultáneamente (Yang et al. 2007; Bartomeus et al. 2008; Huang et al. 2015).

A pesar de la gran constancia de los polinizadores (Waser 1986; Huang et al. 2015), las visitas de flores interespecíficas durante los vuelos son frecuentes en las comunidades estudiadas. En el caso de las comunidades polinizadas principalmente por abejorros, como las estudiadas, esto puede deberse al comportamiento "mayoritario" y "minoritario" que caracteriza a estas abejas (Heinrich 1976). Por lo tanto, mientras que los abejorros individuales comúnmente se especializan en las flores de una especie "principal", comúnmente incluyen algunas visitas a una o más especies alternativas en menor medida. Además, las visitas interespecíficas pueden ser más comunes en ambientes estresantes, por ejemplo en los Alpes se ha observado que la amplitud del nicho de alimentación de las abejas aumenta con la altitud (Rasmann et al. 2014).

## Relación entre el PC y la diversidad del PH: prevalencia de la facilitación

El PH puede interferir mecánica o fisiológicamente con la recepción y germinación del PC, así como con el crecimiento de los tubos polínicos, la fertilización de óvulos y la producción de semillas (Morales y Traveset 2008; Matsumoto et al. 2010; Ashman y Arceo-Gómez 2013; Brigs et al. 2016; Lanuza et al. 2020). De hecho, se sabe que la diversidad en la carga de PH contribuye negativamente a los procesos post-polinización (Flanagan et al. 2011; Arceo-Gómez y Ashman 2011). Debido a la baja incidencia y abundancia de PH en los estigmas de las flores es poco probable que afecte la polinización o al rendimiento del PC de las plantas alto andinas. Por el contrario, encontré que la recepción de PC aumentó con el número de especies donantes que componen el PH depositados en los estigmas (Figura 4.2), independientemente del número total de granos de PH (Tabla 4.1), una respuesta generalizada dentro y entre las comunidades de plantas alto andinas. También encontré que la relación entre el PC y el número de especies donantes de PH resulta mucho más fuerte que con la cantidad total de granos de PH. Esto sugiere que futuros estudios en la transferencia de polen interespecífico deberían comenzar a evaluar los efectos de la diversidad de PH en lugar de la cantidad absoluta de PH. Hasta donde se, éste representa el primer estudio que evalúa los efectos de la diversidad de donantes depositados en estigmas en condiciones naturales y bajo una perspectiva comunitaria.

Los pocos estudios que examinaron los efectos de la diversidad de PH, que son del tipo manipulativo y evalúan a una única especie receptora, han encontrado una disminución en la producción de semillas en la especie receptora al aumentar la diversidad del PH depositado (Flanagan et al. 2011; Arceo-Gómez y Ashman 2011; pero ver excepciones en Huang et al. 2015; Moreira-Hernández et al. 2019). Mis resultados, contrastantes con éstos, probablemente se deban a las condiciones abióticas estresantes a las que están sujetas las plantas alpinas (Körner 2003), que condicionan a las mismas a interactuar positivamente (Callaway et al. 2002), incluyendo a las interacciones mediadas por polinizadores (Muñoz y Cavieres 2008; Liao et al. 2011; Tur et al. 2016; Wolowski et al. 2017). Además, mis resultados brindan apoyo a la Hipótesis del Gradiente de Estrés (Callaway et al. 2002; Maestre et al. 2009; He et al. 2013), debido a que no solo encontré una respuesta general positiva en la comunidad, sino que además el porcentaje de especies exhibiendo relaciones positivas entre la cantidad de PC y diversidad de PH

depositado aumentó con la altura (Figura 4.3), donde las condiciones ambientales son más severas.

En el contexto de mi estudio, podemos incorporar fácilmente la diversidad vegetal como un factor clave en esta hipótesis. Después de todo, la frecuencia de visitas de los polinizadores (es decir, el número de visitas que recibe una flor por unidad de tiempo) en comunidades de múltiples especies de plantas co-florecentes representa un equilibrio entre: (i) el efecto positivo del reclutamiento de más polinizadores con la adición de una nueva especie al parche en flor y (ii) el efecto negativo de un número total de visitas que se diluyen entre el número creciente de flores en el parche (Dauber et al. 2010). De esta forma, la relación positiva entre PC con el número de especies donantes de PH encontrada (un reflejo de una mayor cantidad de visitas por flor por polinizadores), implica que, en promedio, el efecto de reclutamiento de polinizadores supera el efecto de dilución de visitas. Es probable que la importancia de este efecto, es decir el reclutamiento de polinizadores dependiente de la diversidad vegetal, aumente a medida que el ambiente se vuelve más estresante y cada vez más desprovisto de vegetación y polinizadores, como ocurre a lo largo de gradientes altitudinales (Primack y Inouye 1993; Totland 1993; Zhao y Wang 2015).

### **Influencia de la comunidad en las cargas de polen en estigmas**

Considerar el contexto es importante para nuestra comprensión de la transferencia de polen entre múltiples especies y, en última instancia, del éxito reproductivo de las plantas. Las características del paisaje, como la riqueza de especies y la densidad de plantas, son factores clave en la magnitud y en los efectos de la transferencia de polen interespecífico (Ghazoul 2006; Arceo-Gómez y Ashman 2014a; Iler y Goodell 2014; Bergamo et al. 2019). Mis resultados mostraron que las cargas de polen encontradas en los estigmas son un reflejo de la diversidad vegetal circundante. En particular, encontré cargas de PH más diversas y con mayor recepción de PC en estigmas pertenecientes a comunidades con más especies floreciendo simultáneamente (Figura 4.5). No obstante, este aumento monótono llega a una saturación, es decir el crecimiento en la recepción de polen fue mayor cuando el número de especies presentes en la comunidad aumenta de 1 a 5 que, por ejemplo, de 21 a 25. Este aumento desacelerado en la recepción de PC con el número de especies floreciendo podría indicar redundancia funcional debido a que el efecto positivo de la diversidad vegetal lo medí en términos taxonómicos (Walker

1992).

Un estudio de escala global mostró que el movimiento y la recepción de PH aumenta en las comunidades ricas en especies (Arceo-Gómez et al. 2019a), debido a que vecindarios florales más ricos y diversos atraen una comunidad de polinizadores mucho más diversa (Potts et al. 2003; Hegland y Boeke 2006; Ricketts et al. 2008; Lázaro et al. 2009; Liao et al. 2011; Yang et al. 2013). Sin embargo, un meta análisis, también de escala global, encontró que la recepción de polen es más limitada en comunidades ricas en especies debido a la creciente competencia por los polinizadores (Vamosi et al. 2006), a pesar de que mis hallazgos muestran una mayor recepción de PC. No obstante, la facilitación mediada por polinizadores, inferida aquí a través de relaciones positivas entre PC y PH, puede ser frecuente e importante en entornos alpinos donde las tasas de polinización son considerablemente bajas (García-Camacho y Totland 2009; Torres-Díaz et al. 2011) debido a la temperaturas variables y extremadamente bajas y a los vientos fuertes que disminuyen la abundancia, diversidad y actividad de insectos polinizadores (Rathcke 1983; Körner 2003).

Dilucidar por qué la diversidad de plantas se traduce en una mayor recepción de PC no es sencillo, pero probablemente está asociado con el comportamiento de forrajeo del ensamble de polinizadores del ambiente. En las comunidades estudiadas, el abejorro exótico *Bombus terrestris* (Apidae) es la especie polinizadora más abundante y, por lo tanto, su comportamiento es crucial. Se sabe que los abejorros ajustan sus estrategias de forrajeo de acuerdo a la disponibilidad de recursos a gran escala (Westphal et al. 2006), siendo sus decisiones fuertemente condicionadas por la diversidad de especies en flor (Jha y Kremen 2013); en consecuencia, se puede esperar cambios significativos en la magnitud de la transferencia de polen interespecífico en comunidades de alta versus baja diversidad. Además, los abejorros *B. terrestris* varían su grado de generalización en función de la densidad a la que se alimentan. Específicamente los individuos de abejorros tienden a visitar más especies de plantas, ampliando su dieta, cuando forrajean a altas densidades de conespecíficos (Fontaine et al. 2008). Por lo tanto, cuando comunidades con más especies en flor atraen a más abejorros, como ocurre en agregados de múltiples especies floreciendo juntas a escala de parche (ej. Makino et al. 2007; Molina-Montenegro et al. 2008; Lázaro et al. 2009; Hegland et al. 2009; Liao et al. 2011; Sieber et al. 2011), una variedad más amplia de especies de plantas serán

visitadas, lo que conducirá inherentemente a una mayor recepción de PC y de PH de múltiples especies del parche. Ciertamente, en varios sistemas, gracias a la presencia y proximidad a otras especies de plantas, se han encontrado aumentos en el número de tubos polínicos (Bergamo et al. 2019) o el éxito reproductivo, por ejemplo, incrementando el número de semillas producidas (Ghazoul 2006; Molina-Montenegro et al. 2008; Liao et al. 2011; Yang et al. 2013).

La densidad local de plantas es otro factor importante a considerar cuando se estudian interacciones mediadas por polinizadores (Hegland et al. 2009; Seifan et al. 2014; Bergamo et al. 2019). El tipo de interacción que experimentan las plantas, sea facilitación de la polinización, ningún efecto, o competencia, depende de la densidad relativa de las plantas (Rathcke 1983; Feldman et al. 2004), siendo la facilitación más probable a baja densidad de plantas (Ghazoul 2006; Muñoz y Cavieres 2008; Iler y Goodell 2014; Seifan et al. 2014). Particularmente, cuando la densidad de plantas, sean heteroespecíficas o conespecíficas, son altas, las plantas compiten por las limitadas poblaciones de polinizadores del ambiente, mientras que a bajas densidades las plantas pueden beneficiarse del efecto atractivo de crecer de forma agregada (es decir, múltiples especies creciendo agrupadas formando parches), aliviándose de la potencial limitación polínica (Moeller 2004; Hegland et al. 2009). Las comunidades altoandinas de la región reúnen las condiciones ideales para suscitar la facilitación planta-planta a través del intercambio de polinizadores, al alojar una gran riqueza con más de 230 especies de plantas (Ferreira et al. 1998a,b), pero en densidades extremadamente bajas, ocupando como mucho un 20% del paisaje (Nuñez et al. 1999), agrupándose en parches provistos por plantas nodriza, como se vio en el capítulo I y II.

La identificación de las especies que constituyen las cargas de polen y su comparación con el ensamble de plantas circundantes puede proporcionar información sobre los patrones de movimiento de polen entre especies. Ciertamente, si en una determinada comunidad todas las especies en flor se desempeñan como donantes heteroespecíficos, posiblemente en diferente grado (Fang y Huang 2013; Tur et al. 2016; Ballantyne et al. 2017), debería esperarse que el número total de especies donantes de polen identificadas en estigmas sea igual al número de especies en flor presentes del área estudiada, relación proporcional de la cual sí encontré evidencia (Figura 4.4). No obstante, a veces el número de especies donantes heteroespecíficas en estigmas excedió la riqueza de

especies en la comunidad (Figura 4.4), como también encontré PH de especies no presentes en la comunidad analizada. Ciertamente, las estimaciones de diversidad  $\beta$ , aunque bajas (indicando una considerable similitud entre las especies donantes de PH en estigmas vs las especies de plantas en la comunidad) resultaron tanto de diferencias en la riqueza (pérdida o anidación) como del recambio de especies (Tabla 4.2). Un aspecto clave para explicar la inesperada disimilitud impulsada por recambio de especies es el rango de búsqueda de alimento de los polinizadores. En este contexto, la distancia que vuelan los abejorros de sus nidos en busca de alimento es esencial para comprender la dinámica espacial del uso de recursos (Walther-Hellwig y Frankl 2000) y el potencial para el transporte de polen entre parches o poblaciones de plantas (Schulke y Waser 2001). Estudios de campo han demostrado que los abejorros *B. terrestris* pueden viajar rutinariamente, para recolectar néctar y polen, desde varios cientos de metros hasta kilómetros (1.5 km en Osborne et al. 2008; 1.7 km en Walther-Hellwig y Frankl 2000; 2.2 km en Kreyer et al. 2004; 2.5km en Hagen et al. 2011), transfiriendo así polen de especies de plantas que no están presentes en las comunidades “espacialmente limitadas” que estudié. De hecho, por razones logísticas, las parcelas fueron mas pequeñas que el rango de forrajeo de los abejorros, los polinizadores más comunes en estas comunidades, que en general puede extenderse por varios cientos de metros. Por lo tanto, estos polinizadores pueden depositar polen en los estigmas de las plantas de las parcelas pertenecientes a especies que no estaban presentes en el interior de la parcela. En última instancia, las comunidades del ambiente altoandino pueden terminar fácilmente “conectadas” debido a las distancias recorridas por los polinizadores, como puede ocurrir a lo largo de gradientes altitudinales.

### **Futuras líneas de investigación**

En este estudio, no pude distinguir entre PC propio (es decir, polen de la misma planta) del cruzado (es decir, de otra planta de la misma especie), un aspecto interesante para explorar ya que los efectos detrimentales de la recepción de PH podrían ser mayores con PC propio en comparación con PC de otra planta (Arceo-Gómez y Ashman 2014b). Por otro lado, no evalué la producción de semillas, necesario para verificar si la creciente recepción de PC se traduce en un mejor éxito reproductivo para las plantas receptoras. Sin embargo, el estudio previo realizado en el mismo sistema encontró que la germinación de PC se favorece en especies más conectadas a través del intercambio de polinizadores (Tur et al. 2016). También se ha demostrado que la cantidad de PC

depositado en los estigmas está positivamente relacionado con la producción de semillas viables (Briggs et al. 2016). Estos antecedentes me permiten suponer que una mayor recepción de PC probablemente dará como resultado un aumento en el éxito reproductivo de las especies de plantas receptoras, un tema para futuros estudios.

A partir de este capítulo puse a prueba y estimé a las interacciones de facilitación indirectas mediante la caracterización de las cargas de polen en flores. Sin embargo, observaciones en el ambiente altoandino durante el desarrollo de esta tesis sugieren que las plantas en cojín podrían también estar involucradas en la incidencia de las interacciones mutualistas planta-polinizador. En particular, durante el verano del 2019, observé y registré una mayor cantidad y actividad de visitantes florales en el interior de plantas en cojín en comparación a plantas en flor establecidas en suelo. Por consiguiente, las plantas en cojín podrían facilitar, de forma indirecta, a las plantas asociadas a través de un incremento en la polinización y, por lo tanto, mejorando su éxito reproductivo. De esta forma, un estudio pendiente es evaluar el rol de las plantas en cojín sobre la polinización de la comunidad de plantas alpinas en el ambiente altoandino de la región. Esto requeriría de comparar la tasa de visita a flores por insectos polinizadores, la cantidad de polen conoespecífico y heteroespecífico depositado en flores, la producción de frutos y semillas entre plantas facilitadas, es decir establecidas dentro de cojines, y no facilitadas, que crecen en el suelo circundante. Esto puede complementarse con dilucidar los mecanismos subyacentes al mayor arribo y actividad de insectos polinizadores en el interior de plantas en cojín, pudiendo estar causado por el efecto atractivo de varias especies floreciendo juntas, o por mejores recompensas florales debido al microhábitat de mejor calidad provisto por los cojines.

# APÉNDICE

**Tabla A4.1** Lista de especies indicando la familia y su presencia con una X en las nueve comunidades. Además se muestra la abreviatura utilizada en la Figura 4.3

Especies	Familia	Abreviatura	CATEDRAL			CHALLHUACO			LÓPEZ		
			1600	1800	2000	1600	1800	2000	1600	1800	2000
Adesmia corymbosa	Fabaceae	Ade.cor				X	X			X	X
Adesmia glomerula	Fabaceae	Ade.glo	X								
Adesmia longipes	Fabaceae	Ade.lon	X						X	X	
Adesmia parviflora	Fabaceae	Ade.par		X			X				
Anagallis alternifolia	Primulaceae	Ana.alt							X		
Anemone multifida	Ranunculaceae	Ane.mul				X	X				
Arjona patagonica	Schoepfiaceae	Arj.pat					X				
Armeria maritima	Plumbaginaceae	Arm.mar			X	X	X				X
Azorella andina	Apiaceae	Azo.and						X			
Azorella monantha	Apiaceae	Azo.mon				X					
Azorella nivalis	Apiaceae	Azo.niv	X	X	X	X	X				
Azorella prolifera	Apiaceae	Azo.pro				X		X			
Berberis empetrifolia	Berberidaceae	Ber.emp	X								
Calceolaria filicaulis	Calceolariaceae	Cal.fil	X		X				X	X	
Cardamine cordata	Brassicaceae	Car.cor		X						X	
Cerastium arvense	Caryophyllaceae	Cer.arv	X	X	X		X	X	X		X
Chiliotrichum diffusum	Asteraceae	Chi.dif	X	X		X	X				
Discaria chacaye	Rhamnaceae	Dis.cha	X	X		X					
Draba gilliesii	Brassicaceae	Dra.gil		X				X			
Epilobium australe	Onagraceae	Epi.aus	X		X						
Erigeron leptopetalus	Asteraceae	Eri.lep	X	X	X		X	X	X		X
Escallonia alpina	Escalloniaceae	Esc.alp		X					X		
Euphrasia meiantha	Orobanchaceae	Eup.mei	X	X					X	X	
Gamocarpha scapigera	Calyceraceae	Gam.sca				X					
Gamocarpha selliana	Calyceraceae	Gam.sel				X	X				
Gaultheria caespitosa	Ericaceae	Gau.cae								X	X
Gaultheria pumila	Ericaceae	Gau.pum	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Geranium sessiliflorum	Geraniaceae	Ger.ses					X		X		
Hypochaeris tenuifolia	Asteraceae	Hyp.ten	X	X		X	X				
Leucheria millefolium	Asteraceae	Leu.mil		X		X	X				
Moschopsis caleofuensis	Calyceraceae	Mos.cal				X	X				
Nassauvia aculeata	Asteraceae	Nas.acu				X	X				
Nassauvia darwinii	Asteraceae	Nas.dar					X				
Nassauvia dentata	Asteraceae	Nas.den								X	
Nassauvia pulcherrima	Asteraceae	Nas.pul			X						X
Nassauvia pygmaea	Asteraceae	Nas.pyg			X			X			X
Nassauvia revoluta	Asteraceae	Nas.rev			X			X			X
Ochetophila nana	Rhamnaceae	Och.nan	X	X			X				
Oreopolus glacialis	Rubiaceae	Ore.gla		X	X	X	X				

Ourisia alpina	Plantaginaceae	Our.alp	X					X	X
Ourisia breviflora	Plantaginaceae	Our.bre							X
Ourisia ruellioides	Plantaginaceae	Our.rue						X	
Oxalis adenophylla	Oxalidaceae	Oxa.ade	X	X					
Oxalis erythrorhiza	Oxalidaceae	Oxa.ery		X			X		
Perezia bellidifolia	Asteraceae	Per.bel	X			X	X		X
Perezia delicata	Asteraceae	Per.del							X
Perezia fonkii	Asteraceae	Per.fon	X						X
Perezia pilifera	Asteraceae	Per.pil	X						
Perezia recurvata	Asteraceae	Per.rec					X		
Perezia sp.	Asteraceae	Per.sp							X X
Phacelia secunda	Boraginaceae	Pha.sec	X			X			
Pinnasa nana	Loasaceae	Pin.nan	X	X	X	X	X		
Polygala salasiana	Polygalaceae	Pol.sal	X		X	X			
Quinchamalium chilense	Schoepfiaceae	Qui.chi	X	X	X	X		X	X
Ranunculus peduncularis	Ranunculaceae	Ran.ped							X X
Senecio argyreus	Asteraceae	Sen.arg	X	X	X	X		X	
Senecio baccharidifolius	Asteraceae	Sen.bac	X			X			
Senecio boelckei	Asteraceae	Sen.boe						X	
Senecio crithmoides	Asteraceae	Sen.cri			X	X	X	X	X X
Senecio diemii	Asteraceae	Sen.die	X						
Senecio fistulosus	Asteraceae	Sen.fis	X						
Senecio gnidioides	Asteraceae	Sen.gni				X			
Senecio hieracium	Asteraceae	Sen.hie	X	X				X	X X
Senecio pachyphyllos	Asteraceae	Sen.pac			X			X	X
Senecio peteroanus	Asteraceae	Sen.pet				X			
Senecio poeppigii	Asteraceae	Sen.poe	X	X		X		X	X
Senecio portalesianus	Asteraceae	Sen.por			X			X	X X
Senecio sp. 1	Asteraceae	Sen.sp1	X	X					
Senecio sp. 2	Asteraceae	Sen.sp2	X						
Senecio sp. 3	Asteraceae	Sen.sp3				X	X		
Senecio sp. 4	Asteraceae	Sen.sp4							X
Senecio sp. 5	Asteraceae	Sen.sp5							X
Senecio sp. 6	Asteraceae	Sen.sp6							X
Senecio subdiscoideus	Asteraceae	Sen.sub	X						X
Senecio trifurcatus	Asteraceae	Sen.trif						X	X
Senecio triodon	Asteraceae	Sen.trio	X						
Silene andicola	Caryophyllaceae	Sil.and						X	X
Sisyrinchium arenarium	Iridaceae	Sis.aren	X			X			
Symphotrichum glabrifolium	Asteraceae	Sym.gla						X	X
Trifolium repens	Fabaceae	Tri.rep						X	
Unidentified species	Asteraceae	Unk.sp				X			
Valeriana carnosa	Caprifoliaceae	Val.car				X	X		
Valeriana fonckii	Caprifoliaceae	Val.fon							X
Valeriana macrorhiza	Caprifoliaceae	Val.mac	X						
Valeriana philippiana	Caprifoliaceae	Val.phil							X

Valeriana sp.  
 Vicia bijuga  
 Viola columnaris  
 88

Caprifoliaceae	Val.sp	X									
Fabaceae	Vic.bij					X					
Violaceae	Vio.col	X									
<b>27</b>		<b>24</b>	<b>33</b>	<b>17</b>	<b>26</b>	<b>34</b>	<b>14</b>	<b>24</b>	<b>25</b>	<b>15</b>	

# Conclusiones Finales

## Resultados principales

El objetivo general de esta tesis fue evaluar la importancia ecológica y evolutiva de las interacciones de facilitación planta-planta sobre los patrones de diversidad vegetal en el ecosistema alpino. Las temáticas principales de la tesis abordaron la facilitación directa a través del efecto nodriza de plantas en cojín y su efecto sobre la diversidad vegetal a través de gradientes altitudinales, a distintas escalas espaciales y entre distintas especies de nodriza incluyendo plantas vasculares y musgos, también el análisis de la relación entre las interacciones planta-planta y los patrones de diversificación de plantas y, por último, la estimación de la facilitación planta-planta indirecta, específicamente mediada por polinizadores, a partir de la caracterización de las cargas de polen depositado en las flores a través de gradientes altitudinales. A continuación hago una recapitulación de los principales resultados y aportes de esta tesis.

**CAPÍTULO I** - Encontré evidencia a favor de la hipótesis propuesta de que las interacciones bióticas a escala local determinan los patrones de diversidad a mayores escalas, ya que la presencia de cojines de angiospermas se asoció fuerte y positivamente con la diversidad vegetal a escala local, de comunidad, e incluso regional en el ambiente altoandino. Ésto se debe en gran parte, como lo indican los análisis, a que muchas especies están restringidas a crecer dentro del microhábitat proporcionado por las plantas en cojín para su supervivencia. Además, la diversidad vegetal en el microhábitat de suelo desprovisto de cojines disminuyó abruptamente con la altura, fenómeno también detectable a escala de toda la comunidad. En consecuencia, el papel e importancia de las plantas en cojín como refugios de biodiversidad aumentó con el estrés abiótico, dado que un número creciente de especies se vuelven completamente dependientes de estos microhábitats. Aunque el efecto positivo de la presencia de cojines disminuye a escalas espaciales más grandes, los resultados sugieren que alrededor de un tercio de la flora altoandina de la región estudiada debe su presencia y/o mayor incidencia a la existencia de plantas en cojín. Por último, las diferentes especies de cojines parecen ser igualmente eficientes como nodrizas porque hospedaron en su interior un número similar de especies nodrizadas, e importantes desde el punto de vista de la conservación ya que cada una de ellas tiende a nodrizar distintos ensambles de

especies.

**CAPÍTULO II** – Los cojines de musgo albergaron una mayor riqueza de especies, abundancia de plantas y cobertura vegetal en comparación con los parches de suelo sin musgos. Los resultados sugieren que el efecto de los cojines de musgo sobre el ensamblaje de plantas vasculares es predominantemente positivo tanto a nivel de especie como de comunidad. Estos hallazgos brindan apoyo a la hipótesis de que los cojines de musgo funcionan como plantas nodrizas facilitando el establecimiento y supervivencia de otras especies de plantas. Este estudio representa uno de los primeros reportes de facilitación de plantas vasculares por cojines de musgos en el ambiente altoandino. También se destaca la relevancia del tamaño y la profundidad del parche de musgo como rasgos claves que influyen en el ensamblaje de plantas asociado. Se encontró que el efecto nodriza de los musgos, basado en la riqueza de plantas vasculares que hospedan, se asemeja considerablemente al patrón que exhiben las especies de cojines de angiospermas, por ende el rol como plantas nodrizas es ecológicamente análogo. Sin embargo, se destaca su relevancia única ya que los cojines de musgo son las principales nodrizas en ambientes periglaciales donde el permanente drenaje de aire frío es posiblemente el mayor factor de estrés.

**CAPÍTULO III** – El número de especies alpinas de cada género, medida aproximada de la diversificación del linaje, difirió entre las distintas categorías de interacción planta-planta. Específicamente, la relación entre el número de especies alpinas por género y la interacción planta-planta predominante mostró un patrón de dos jorobas. Es decir, que los géneros caracterizados por especies excluidas competitivamente o facilitadas diversificaron en un grado similar y además tienen, en promedio, de dos a tres veces más especies que los géneros en la categoría neutral, apoyando la hipótesis propuesta. Este patrón fue consistente, independientemente de si se tiene en cuenta un marco filogenético, y en caso de considerarlo, del modelo evolutivo propuesto. La relación de las interacciones planta-planta y la diversificación alpina resultó además ser independiente de la forma de vida, la edad o la distribución geográfica del género. Por otro lado, el patrón de diversidad de especies a nivel de comunidad reflejó, en cierta medida, el patrón global. No obstante, a diferencia de este patrón, los resultados sugieren una mayor probabilidad de encontrar especies congénicas coexistiendo localmente, es decir en la misma comunidad, en la categoría de exclusión competitiva

que en la categoría de facilitación. Estos patrones globales y regionales contrastantes sugieren que tanto la deriva génica, que no implica la diferenciación de nicho, como la selección natural, que si implica esta diferenciación, serían procesos evolutivos de diversificación relevantes en estos ambientes.

**CAPÍTULO IV** – La recepción de polen conespecífico aumentó con la diversidad de polen heteroespecífico depositado en las flores. Esta relación positiva, evidencia de facilitación planta-planta indirecta, predominó en la mayoría de las comunidades estudiadas. Respecto a las respuestas de las especies, la relación entre la recepción de polen conespecífico y la diversidad de donantes heteroespecíficos fue neutral o positiva, pero nunca negativa. Conjuntamente la proporción de especies que exhibieron relaciones positivas aumentó con la altura, es decir con el incremento del estrés ambiental. Las cargas de polen en los estigmas de las flores reflejaron en cierta medida la diversidad de plantas en flor de la comunidad. Específicamente la diversidad de polen heteroespecífico y la cantidad de polen conespecífico promedio por estigma aumentaron, aunque de forma asintótica, con el número de especies floreciendo en la comunidad. Además existe una gran similitud entre las especies representadas en el polen heteroespecífico depositado y las especies de la comunidad estudiada, no obstante los resultados manifiestan también la recepción de polen heteroespecífico de especies externas a la comunidad. Estos resultados ponen en evidencia la relevancia de los efectos facilitadores indirectos, en este caso mediados por los polinizadores, asociados a la diversidad.

## **Discusión general**

Tradicionalmente se ha considerado a las interacciones negativas entre plantas como la fuerza que moldea la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Rabosky 2013). Sin embargo, los estudios de las últimas dos décadas han demostrado que las interacciones positivas o de facilitación juegan un papel igualmente importante (Choler et al. 2001; Callaway et al. 2002; Brooker et al. 2008; Butterfield et al. 2013; He et al. 2013; Cavieres et al. 2016). El principal impulsor de estos estudios resulta ser la Hipótesis del Gradiente de Estrés (Bertness y Callaway 1994), la cual sostiene que ante condiciones ambientales benignas prevalecen las interacciones negativas (ej. competencia) mientras que a mayor estrés biótico o abiótico predominan las

interacciones positivas, como la facilitación. Si bien el fenómeno de facilitación puede actuar directa o indirectamente a través de diferentes mecanismos, en el caso de las interacciones entre plantas la facilitación se da a través de plantas que actúan como “nodrizas” de otras (Brooker 2006; Ren et al. 2008), como ya se explicó en la introducción.

Un sistema ideal para el estudio de estas interacciones de facilitación es el ecosistema de alta montaña debido a las condiciones climáticas extremas a las que las plantas están sujetas (Körner 2003). A pesar de la rigurosidad del clima, es sorprendente la gran diversidad vegetal que albergan los ecosistemas alpinos del mundo, incitando a buscar y dilucidar las causas y mecanismos que la expliquen. La facilitación suscitada por plantas en cojín puede ser, en parte, responsable de tal extraordinaria diversidad. Su forma compacta y achaparrada les permite modificar el hábitat donde estas plantas se establecen creando microhábitats más favorables que el suelo circundante facilitando así el establecimiento y supervivencia de plantas de otras especies (ej. Badano et al. 2007; Callaway 2007; Cavieres et al. 2006, 2007, 2008). Sin embargo, la gran mayoría de los estudios que han evaluado el efecto de los cojines sobre la diversidad vegetal se basan en comparaciones locales, es decir entre la riqueza de especies que crece dentro y fuera de cojines (ej. Cavieres et al. 1998; Molina-Montenegro et al. 2000; Badano et al. 2002; Antonsson et al. 2009; Sklenár 2009; Liczner y Lortie 2014). Por lo tanto, la importancia de la facilitación por plantas en cojín como fuente generadora y preservadora de diversidad a nivel de comunidad, regional, y global han sido comparativamente poco exploradas (Cavieres et al. 2016).

La facilitación por plantas en cojín puede ser un determinante clave de la diversidad vegetal a escalas espaciales más grandes (Cavieres y Badano 2009; Cavieres et al. 2014, 2016), como puse a prueba y confirmé en el capítulo I de la presente tesis. El aumento de la riqueza de especies atribuido a la presencia de plantas en cojín persistió no sólo a nivel de parche (Figura 1.4) o de comunidad (Figura 1.6) sino también a escalas de montaña y de región (Figura 1.7). Por lo tanto, los procesos ecológicos de escala local pueden ser cruciales para promover y preservar la biodiversidad a múltiples escalas espaciales. Conjuntamente, encontré evidencia a favor de la Hipótesis del Gradiente de Estrés (Bertness y Callaway 1994; Callaway et al. 2002) ya que desde la escala de parche a la escala de comunidad la importancia de la presencia de cojines aumentó

considerablemente con el estrés ambiental (Figura 1.4, Figura 1.6), más específicamente con la altitud.

A pesar de la gran diversidad de plantas con una forma de crecimiento en cojín (Aubert et al. 2014; Chen et al. 2017) con el potencial de actuar como plantas nodrizas, muy pocos estudios evalúan múltiples especies de cojines (Badano y Cavieres 2006b; Chen et al. 2015). Estos estudios han encontrado especies de cojines más eficientes como plantas nodriza que otras especies y, llamativamente, estas diferencias pueden surgir no solo entre géneros diferentes, sino también entre especies del mismo género. Por ejemplo, *Potentilla articulata* resulta ser una nodriza considerablemente más eficiente que *Arenaria polytrichoides* (Chen et al. 2015), y *Azorella ruizii* (ex *Laretia acaulis*) resulta ser más eficiente que *Azorella monantha* (Badano y Cavieres 2006b). Esto difiere de lo encontrado (Figura 1.5), donde la riqueza de especies hospedada resultó ser relativamente similar entre las distintas especies de cojines examinadas, siendo el tamaño del cojín un factor más importante en relación a su efectividad como planta nodriza. Mis hallazgos también revelan que hospedan diferentes ensambles de especies (Tabla 1.3) y por lo tanto las especies de cojines se complementan al añadir a la comunidad distintas especies de plantas. Asimismo, en determinados ambientes de alta montaña se pueden encontrar distintas especies de musgos formando cojines (capítulo II) que también hospedan otras plantas vasculares en su interior (Figura 2.2), y por lo tanto el rol de planta nodriza en la alta montaña no es exclusivo de las angiospermas (Figura 2.6). El reconocimiento de los musgos como potenciales plantas nodrizas provee un mejor entendimiento de cómo las comunidades de plantas vasculares se preservan en ecosistemas extremadamente fríos y húmedos, en especial cuando los cojines de angiospermas están ausentes o en muy baja incidencia.

Aunque los factores abióticos han sido determinantes clave de la diversidad biológica a través del espacio y el tiempo (Benton 2009), las interacciones bióticas también pueden desempeñar un papel importante en modelar los patrones de diversidad a diferentes escalas espaciales y promover la diversificación de linajes a través del tiempo (Valiente-Banuet y Verdú 2007; Liow et al. 2015). La evaluación de las consecuencias macroevolutivas de las interacciones bióticas sobre los patrones de biodiversidad es, sin embargo, un desafío en ecología (Jablonski 2008; Kikvidze y Callaway 2009; Liancourt et al. 2012). Se ha sugerido que las interacciones de facilitación, mediadas por plantas

nodriza, actúan como una póliza de seguro para el mantenimiento de la diversidad ante condiciones adversas (Cavieres et al. 2016). Los resultados de la presente tesis (capítulo III) sugieren que las interacciones de facilitación pueden, además, jugar un papel clave como impulsores evolutivos de la diversidad vegetal en los ecosistemas alpinos. De hecho, tanto las interacciones planta-planta negativas (competencia) como las positivas (facilitación) parecen ser fuerzas ecológicas igualmente importantes (Figura 3.1 y Figura 3.2) para comprender el origen de la extraordinaria diversidad vegetal que existe en uno de los ecosistemas más inhóspitos del mundo.

En estos ambientes la facilitación puede también englobar a las interacciones planta-planta indirectas, como aquellas mediadas por socios mutualistas como son los polinizadores (Muñoz y Cavieres 2008; Liao et al. 2011; Tur et al. 2016). Aunque el efecto de compartir polinizadores sobre la polinización de las plantas puede variar de negativo a positivo (Braun y Lortie 2019), la mayoría de las interacciones mediadas por polinizadores han sido caracterizadas como competitivas (Morales y Traveset 2008; Mitchell et al. 2009; Flanagan et al. 2011; Ashman y Arceo-Gómez 2013). En la alta montaña las tasas de polinización son considerablemente bajas (García-Camacho y Totland 2009; Torres-Díaz et al. 2011) debido a que las temperaturas variables y extremas y los vientos fuertes disminuyen la abundancia, diversidad y actividad de los insectos polinizadores (Rathcke 1983; Körner 2003). Bajo este escenario adverso, la facilitación planta-planta a través de la polinización puede ser la regla y no la excepción (Tur et al. 2016). Esta idea es apoyada por los resultados del capítulo IV. Esta forma de facilitación, inferida a través de relaciones positivas entre la recepción de polen conoespecífico y la diversidad del polen heteroespecífico depositado en las flores, resultó ser la interacción predominante dentro y entre las comunidades altoandinas (Figura 4.2 y Figura 4.3). Además estas relaciones positivas se volvieron más frecuentes a mayor altura revalidando la Hipótesis del Gradiente de Estrés. En el contexto de mi estudio, la diversidad vegetal parece ser un factor clave para incorporar a dicha hipótesis porque un mayor reclutamiento y frecuencia de visitas a flores por polinizadores en las comunidades de plantas, conduciendo inherentemente a una mayor recepción de polen conoespecífico y heteroespecífico de distintas especies, será dependiente del agregado floral de múltiples especies creciendo juntas (Makino et al. 2007; Molina-Montenegro et al. 2008; Lázaro et al. 2009; Hegland et al. 2009; Liao et al. 2011; Sieber et al. 2011). En última instancia, este efecto positivo de la diversidad vegetal sobre la recepción de

polen conespecífico (Figura 4.5b) representaría una mejora en el éxito de la polinización, particularmente importante en las comunidades de plantas que experimentan una limitación crónica de la polinización como sucede en las plantas alpinas (García-Camacho y Totland 2009; Arroyo et al. 2017). Además, tales interacciones positivas pueden contribuir a crear retroalimentaciones positivas de biodiversidad a nivel de comunidad (Crespi 2004; Kéfi et al. 2016). Es decir, si bien se ha demostrado que la facilitación es un proceso ubicuo que mantiene e impulsa la diversidad de plantas en todo el mundo (McIntire y Fajardo 2013; Cavieres et al. 2016), también la diversidad de plantas puede conducir a la facilitación, como muestra el capítulo IV.

El cambio climático afecta a los ecosistemas alpinos de todo el mundo (Ernakovich et al. 2014), por este motivo las plantas en cojín deberían comenzar a considerarse en biología de la conservación o en las estrategias de restauración de los paisajes alpinos porque proporcionan refugios que evitan una sustancial pérdida de biodiversidad. En los ambientes naturales, la biodiversidad promueve y aumenta la resiliencia de los ecosistemas (Gaston 2000; Isbell et al. 2015; Oliver et al. 2015), es decir, la capacidad para responder a los cambios o perturbaciones resistiendo el daño y recuperándose rápidamente. Por consiguiente, a pesar de que el cambio climático podría afectar a las propias plantas en cojín (Cranston et al. 2015; Hoffmann et al. 2019), su forma de crecimiento altamente adaptada a las condiciones extremas (Körner 2003; Aubert et al. 2014), su longevidad (Morris et al. 2008) y el microhábitat favorable que crean (Callaway 2007) hospedando en su interior una gran diversidad vegetal, sugieren que los cojines son clave para la persistencia y resiliencia a largo plazo de los ecosistemas alpinos al cambio climático (Anthelme et al. 2014). La pérdida de estas especies clave tendría severas repercusiones para la biodiversidad de plantas, no solo localmente sino a múltiples escalas espaciales. En conclusión, los hallazgos de la presente tesis revelan que la facilitación juega un papel central promoviendo y preservando la diversidad de plantas en la alta montaña, y puede representar un mecanismo evolutivo para explicar la extraordinaria diversidad vegetal que albergan los ambientes alpinos del mundo.

# Publicaciones y comunicaciones científicas en el marco de esta tesis

## Capítulo I: Facilitación por cojines de angiospermas a través de múltiples escalas espaciales en el ambiente altoandino

### PUBLICACIONES

- **Sabrina S. Gavini**, Cecilia Ezcurra y Marcelo Aizen (2020) Patch-level facilitation fosters high-Andean plant diversity at regional scales. *Journal of Vegetation Science* 31: 1135-1145. Ganador del Editor's Awards del 2020 en el *Journal of Vegetation Science*.

### CAPÍTULOS DE LIBRO

- Cecilia Ezcurra y **Sabrina S. Gavini** (2020) Alpine plant diversity in temperate mountains of south america. En: Goldstein, M.I., DellaSala, D.A. (Eds.), *Encyclopedia of the World's Biomes*, vol. 1. Elsevier, pp. 323–334. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11906-2>

### PRESENTACIONES EN REUNIONES CIENTÍFICAS

- **Sabrina S. Gavini**. Efectos de la facilitación mediada por plantas nodrizas a distintas escalas espaciales. En: Simposio Diversidad, Ecología y Conservación de ambientes de montaña XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Facultad de Ciencias Agrarias-UNCuyo, Lujan de Cuyo, Mendoza, Argentina. (Septiembre 2017). Modalidad: Conferencista.

## Capítulo II: Facilitación de plantas vasculares por cojines de musgos en ambientes periglaciales de la alta montaña

### PUBLICACIONES

- **Sabrina S. Gavini**, Guillermo Suarez, Cecilia Ezcurra y Marcelo Aizen (2019) Facilitation of vascular plants by cushion mosses in high-Andean communities. *Alpine Botany* 129 (2): 137-148.

## Capítulo III: Interacciones planta-planta como fuerzas promotoras de la diversificación

### PUBLICACIONES

- **Sabrina S. Gavini**, Cecilia Ezcurra y Marcelo Aizen (2019) Plant-plant interactions promote alpine diversification. *Evolutionary Ecology* 33 (2): 195-209.

-

## Agradecimientos

Una vez acabada mi Tesis Doctoral es imposible no pararse un momento y mirar atrás, recapitular y pensar cómo he llegado hasta aquí, y dar las gracias a todas las personas que han hecho posible, de una manera u otra, finalizar este importante proyecto.

En particular quiero agradecer...

### **... A mis padres**

Sólo puedo expresar un agradecimiento infinito a la inagotable generosidad y bondad de mis padres, hacia su respeto y apoyo incondicional (en todos los sentidos) en todas las decisiones que he tomado siempre. Por educarme como persona y permitirme el lujo de poder instruirme sin que el aspecto económico fuese un problema. Gracias de todo corazón, nunca podré devolverles todo lo que me han dado, sin ustedes nada de esto hubiera sido posible.

### **... A mi equipo de dirección**

Estoy convencida de que este trabajo no hubiese llegado a ser lo que es sin la guía brillante de mi director de tesis, Marcelo, quien me socorrió en cada duda, escuchó y ordenó, pacientemente, mis enmarañadas ideas llevando por buen camino la labor emprendida, por su eterno entusiasmo, sus consejos, su motivación, su confianza en mí, y por forzarme siempre a dar un poco más. Por su calidad humana y profesional de la que no dejo de aprender cada día. A Cecilia, mi codirectora, por su inspiradora presencia, por su dulce, paciente y amorosa contención y dedicación desde el inicio de este trabajo, su infinito apoyo, por tomarse el tiempo para escucharme siempre que lo necesité, pero fundamentalmente te quiero agradecer tu enorme calidad humana. Gracias!

... A todos aquellos que me ayudaron y contribuyeron en algún aspecto a esta tesis: Guillermo Suarez, Marcela Ferreyra, Agustín Sáez, Cristina Tur, Paula Mathiasen, Kenneth Whitney... sin los cuales este trabajo estaría inconcluso.

... Al grupo de la Ecología de la Polinización (Marina Arbetman, Carolina Morales, Eduardo Zattara, Marina Strelin, Grecia de Groot, Gabriela Gleiser, Vanina Chalcoff, Gherardo Bogo, entre otros) que, cada uno, representaron estímulos constantes en mi tarea y ejemplos de disciplina y esfuerzo.

**... Quiero agradecer a aquellas instituciones que me han dado oportunidades académicas y profesionales**

A La Universidad Nacional del Comahue (CRUB) y los profesores de la carrera que dejaron una huella en mi vida, algunos enseñando desde lo académico y otros desde su propia humanidad.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), sin la beca doctoral no hubiera sido posible la realización de esta tesis.

A la Administración del Parque Nacional Nahuel Huapi, por permitirme trabajar dentro del parque.

A Catedral Alta Patagonia, que me brindaron permiso, acceso y ascensos gratuitos a Catedral.

## Referencias bibliográficas

- Albach DC, Meudt HM, Oxelman B (2005) Piecing together the “new” Plantaginaceae. *Am J Bot* 92: 297 – 315.
- Alexander MP (1980) A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. *Stain Technol* 55, 13–18.
- Alonso C, Vamosi JC, Knight TM, Steets JA y Ashman TL (2010) Is reproduction of endemic plant species particularly pollen limited in biodiversity hotspots? *Oikos*, 119, 1192-1200.
- Alvarez N et al. (2009) History or ecology? Substrate type as a major driver of spatial genetic structure in Alpine plants. *Ecol Lett* 12: 632–640.
- Ambach W, Blumthaler M y Wendlner G (1991) A comparison of ultraviolet radiation measured at an arctic and an alpine site. *Solar energy*, 47(2), 121–126.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG) (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot J Linn Soc* 181: 1–20.
- Anthelme F, Buendia B, Mazoyer C y Dangles O (2012) Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment. *J Veg Sci* 23: 62–72.
- Anthelme F, Cavieres LA y Dangles O (2014) Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Front Plant Sci* 5.
- Antonsson H, Bjork RG y Molau U (2009) Nurse plant effect of the cushion plant *Silene acaulis* (L.) Jacq. in an alpine environment in the subarctic Scandes, Sweden. *Plant Ecol Divers* 2(1): 17-25.
- Antos JA y Allen GA (1999) Patterns of reproductive effort in male and female shrubs of *Oemleria cerasiformis*: A 6-Year Study. *J Ecol* 87: 77–84.
- Araújo MB y Rozenfeld A (2014) The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography* 37: 406–415.
- Arceo-Gómez G y Ashman TL (2011) Heterospecific pollen deposition: does diversity alter the consequences? *New Phytol* 192(3): 738–746.
- Arceo-Gómez G y Ashman TL (2014a) Coflowering Community Context Influences Female Fitness and Alters the Adaptive Value of Flower Longevity in *Mimulus guttatus*. *Am Nat* 183(2): 50–63.
- Arceo-Gómez G y Ashman TL (2014b) Heterospecific pollen receipt affects self pollen

- more than outcross pollen: implications for mixed-mating plants. *Ecology* 95: 2946–2952.
- Arceo-Gómez G y Ashman TL (2016) Invasion status and phylogenetic relatedness predict cost of heterospecific pollen receipt: implications for native biodiversity decline. *J Ecol*, 104(4): 1003–1008.
- Arceo-Gómez G, Abdala-Roberts L, Jankowiak A, Kohler C, Meindl GA, Navarro-Fernández CM, Parra-Tabla V, Ashman T y Alonso C (2016) Patterns of among- and within-species variation in heterospecific pollen receipt: The importance of ecological generalization. *Am J Bot* 103: 396-407.
- Arceo-Gómez G, Kaczorowski RL, Patel C y Ashman TL (2019b) Interactive effects between donor and recipient species mediate fitness costs of heterospecific pollen receipt in a co-flowering community. *Oecologia* 189: 1041-1047.
- Arceo-Gómez G, Schroeder A, Albor C, Ashman TL, Knight TM., Bennett JM., ... y Parra-Tabla V (2019a) Global geographic patterns of heterospecific pollen receipt help uncover potential ecological and evolutionary impacts across plant communities worldwide. *Sci Rep* 9(1): 8086.
- Armas C, Ordiales R y Pugnaire F (2004) Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85: 2682–2686.
- Arredondo-Núñez A, Badano EI y Bustamante RO (2009) How beneficial are nurse plants? A meta-analysis of the effects of cushion plants on high. Andean plant communities. *Community Ecol* 10: 1–6.
- Arroyo MTK, Armesto JJ et al (1985) Community studies in pollination ecology in the High Temperate Andes of Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Syst Evol* 149:187–203.
- Arroyo MTK, Cavieres LA, Peñaloza A y Arroyo-Kalin MA (2003) Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecol* 169: 12–129.
- Arroyo MTK, Pacheco DA y Dudley LS (2017) Functional role of long-lived flowers in preventing pollen limitation in a high elevation outcrossing species. *AoB Plants*, 9(6), plx050.
- Arroyo MTK, Primack R et al. (1982) Community studies in pollination ecology in the High Temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal differences. *Am J Bot* 69: 82–97.
- Ashman TL y Arceo-Gómez G (2013) Toward a predictive understanding of the fitness

- costs of heterospecific pollen receipt and its importance in co-flowering communities. *Am J Bot* 100(6): 1061–1070.
- Ashman TL, Alonso C, Parra-Tabla V y Arceo-Gómez G (2020) Pollen on stigmas as proxies of pollinator competition and facilitation: complexities, caveats, and future directions. *Ann Bot* 125: 1003-1012.
- Aubert S, Boucher F, Lavergne S, Renaud J y Choler P (2014) 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. *Alpine Bot* 124(1): 59-70.
- Badano EI y Cavieres LA (2006a) Impacts of ecosystem engineers on community attributes: effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Divers Distrib* 12: 388–396.
- Badano EI y Cavieres LA (2006b) Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *J Biogeogr* 33: 304–313.
- Badano EI, Jones CG, Cavieres LA y Wright JP (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 EI, Molina-Montenegro MA, Quiroz C y Cavieres LA (2002) Efectos de la planta en cojín *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) sobre la riqueza y diversidad de especies en una comunidad alto-andina de Chile central. *Rev Chil Hist* 75: 757–765.
- Badano EI, Villarroel E, Bustamente RO, Marquet PA y Cavieres LA (2007) Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. *J Ecol* 95: 682–688.
- Bai Y y Romo JT (1995) Seedling emergence of *Artemisia frigida* in relation to hydration-dehydration cycles and seedbed characteristics. *J Arid Environ* 30:57–65.
- Ballantyne G, Baldock KCR, Rendell L y Willmer PG (2017) Pollinator importance networks illustrate the crucial value of bees in a highly speciose plant community. *Sci Rep* 7(1).
- Barthélémy D, Brion C y Puntieri JG (2008) *Plants of Patagonia*. Buenos Aires, Vázquez Mazzini Editores, 240 p.
- Bartomeus I, Bosch J y Vila M (2008) High invasive pollen transfer, yet low deposition on native stigmas in a *Carpobrotus* -invaded community. *Ann Bot* 102: 417 –

- Baselga A y Orme CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol* 3(5): 808–812.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol Biogeogr* 19: 134-143.
- Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecol Biogeogr* 21: 1223-1232.
- Bateman BL, VanDerWal J, Williams SE y Johnson CN (2012) Biotic interactions influence the projected distribution of a specialist mammal under climate change. *Divers Distrib* 18: 861–872.
- Bates D, Machler M Bolker B (2011) lme4: linear mixed-effects models using S4 classes. – R package ver. 0.999375-42.
- Bates D, Maechler M, Bolker B y Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw* 67: 1–48.
- Beilstein MA, Al-Shehbaz IA y Kellogg EA (2006) Brassicaceae phylogeny and trichome evolution. *Am J Bot* 93(4): 607 - 619.
- Belkina OA y Mavlyudov BR (2011) Mosses on glaciers of Spitsbergen. *Bot Zhurn* 96 (5): 582-596.
- Belkina OA y Vilnet AA (2015) Some aspects of the moss population development on the Svalbard glaciers. *Czech Polar Rep* 5(2): 160–175.
- Benadi G y Pauw A (2018) Frequency dependence of pollinator visitation rates suggests that pollination niches can allow plant species coexistence. *J Ecol* 106(5): 1892–1901.
- Bennett J y Mathews S (2006) Phylogeny of the Parasitic Plant Family Orobanchaceae Inferred from Phytochrome A. *Am J Bot* 93(7): 1039 - 1051.
- Benton MJ (2009) The Red Queen and the Court Jester: Species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* 323 (5915): 728–732.
- Bergamo PJ, Susin Streher N, Traveset A, Wolowski M y Sazima M (2019) Pollination outcomes reveal negative density-dependence coupled with interspecific facilitation among plants. *Ecol Lett* 23 (1): 129-139.
- Beringer J, Lynch AH, Chapin FS, Mack M y Bonan GB (2001) The Representation of Arctic Soils in the Land Surface Model: The Importance of Mosses. *J Clim* 14: 3324–3335.
- Bertel C, Hülber K, Frajman B y Schönswetter P (2016) No evidence of intrinsic

- reproductive isolation between two reciprocally non-monophyletic, ecologically differentiated mountain plants at an early stage of speciation. *Evol Ecol* 30 (6): 1031-1042.
- Bertness MD y Callaway RM (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9: 191–193.
- Besnard G, Muasya AM, Russier F, Roalson NS y Christin PA (2009) Phylogenomics of C4 photosynthesis in sedges (Cyperaceae): Multiple appearances and genetic convergence. *Mol Biol Evol* 26: 1909 - 1919.
- Biella P, Akter A, Ollerton J, Tarrant S, Janecek S, Jersákova J y Klecka J (2019) Experimental loss of generalist plants reveals alterations in plant-pollinator interactions and a constrained flexibility of foraging. *Sci Rep* 9, 7376.
- Bird CE, Fernandez-Silva I, Skillings DJ y Toonen RJ (2012) Sympatric speciation in the post “modern synthesis” era of evolutionary biology. *Evol Biol* 39(2): 158–80.
- Bliss LC (1962) Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. *Arctic* 15: 117–144.
- Block W, Smith RIL y Kennedy AD (2009) Strategies of survival and resource exploitation in the Antarctic fellfield ecosystem. *Biol Rev* 84: 449–484.
- Blomberg SP, Garland T Jr y Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717–745.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH y White JS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24, 127–135.
- Bolnick DI y Fitzpatrick BM (2007) Sympatric speciation: models and empirical evidence. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38(1): 459–487.
- Bonanomi G, Stinca A, Chirico GB, Ciaschetti G, Saracino A y Incerti G (2015) Cushion plant morphology controls biogenic capability and facilitation effects of *Silene acaulis* along an elevation gradient. *Funct Ecol* 30: 1216–1226.
- Boucher FC, Zimmermann NE y Conti E (2016) Allopatric speciation with little niche divergence is common among alpine Primulaceae. *J Biogeogr* 43: 591–602.
- Braun J y Lortie CJ (2019) Finding the bees knees: a conceptual framework and systematic review of the mechanisms of pollinator-mediated facilitation. *Perspect Plant Ecol Syst* 36: 33–40.
- Bremer B y Eriksson T (2009) Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the

- family, subfamilies, and tribes. *Int J Plant Sci* 170(6): 766 - 793.
- Bret-Harte MS, García EA, Sacre VM, Whorley JR, Wagner JL, Lippert SC, Scarano FR y Chapin FS (2004) Plant and soil responses to neighbour removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *J Ecol* 92: 635–647.
- Briggs HM, Anderson LM, Atalla LM, Delva AM, Dobbs EK y Brosi BJ (2016) Heterospecific pollen deposition in *Delphinium barbeyi*: linking stigmatic pollen loads to reproductive output in the field. *Ann Bot* 117: 341-347.
- Brooker R y Callaghan TV (1998) The balance between positive and negative interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196–207.
- Brooker RW (2006) Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytol*, 171, 271–289.
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CJ, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis MJT et al. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *J Ecol* 96: 18–34.
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, et al. (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal* 9(2): 378–400.
- Bruce P y Bruce A (2017) *Practical Statistics for Data Scientists*. O'Reilly Media.
- Bruun HH, Moen J, Virtanen R, Grytnes J, Oksanen L y Angerbjörn A (2006) Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *J Veg Sci* 17: 37-46.
- Buehler D, Poncet BN, Holderegger R, Manel S, Taberlet P y Gugerli F (2013) An outlier locus relevant in habitat-mediated selection in an alpine plant across independent regional replicates. *Evol Ecol* 27(2): 285-300.
- Burke JM, Sanchez A, Kron K y Luckow M (2010) Placing the woody tropical genera of Polygonaceae: A hypothesis of character evolution and phylogeny. *Am J Bot* 97: 1377 - 1390.
- Butterfield BJ (2009) Effects of facilitation on community stability and dynamics: synthesis and future directions. *J Ecol* 97: 1292-1201.
- Butterfield BJ, Cavieres LA, Callaway RM, Cook BJ, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R et al. (2013) Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. *Eco Lett* 16: 478–486.

- Callaway RM (1995) Positive interactions among plants. *Bot Rev* 61: 306-349.
- Callaway RM (2007) Positive interactions and inter-dependence in plant communities. Springer, Dordrecht, NL.
- Callaway RM, et al. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844–848.
- Carlsson BA y Callaghan TV (1991) Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *J Ecol* 79: 973–983.
- Carvalho LG, Biesmeijer JC, Benadi G, Fründ J, Stang M, Bartomeus I,... Kunin W E (2014) The potential for indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness. *Ecol Lett* 17(11): 1389–1399.
- Casanova-Katny A y Cavieres LA (2012) Antarctic moss carpets facilitate growth of *Deschampsia antarctica*, but not its survival. *Polar Biol* 35: 1869–1878.
- Casanova-Katny A, Torres-Mellado GA y Eppley SM (2016) Reproductive output of mosses under experimental warming on Fildes Peninsula, King George Island, maritime Antarctica. *Rev Chil Hist* 89 (1).
- Catorci A, Malatesta L, Velasquez JL, Tardella FM y Zeballos H (2016) The interplay of nurse and target plant traits influences magnitude and direction of facilitative interactions under different combinations of stress and disturbance intensities in Andean dry grassland. *J Plant Ecol* 9(3): 296–310,
- Cavieres LA y Badano EI (2009) Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *J Ecol* 97: 1181–1191.
- Cavieres LA, Arroyo MTK, Peñaloza A, Molina-Montenegro MA y Torres C (2002) Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *J Veg Sci* 13: 547-554.
- Cavieres LA, Badano EI, Sierra-Almeida A y Molina-Montenegro MA (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. *Arct Antarct Alp Res* 39: 229–236.
- Cavieres LA, Badano EI, Sierra-Almeida A, Gomez-Gonzalez S y Molina-Montenegro M (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 LA, Brooker RW, Butterfield BJ, Cook BJ, Kikvidze Z, Lortie CJ, et al.

- (2014) Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecol Lett* 17: 193–202.
- Cavieres LA, Hernández-Fuentes C, Sierra-Almeida A y Kikvidze Z (2016) Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. *Funct Ecol* 30: 52–59.
- Cavieres LA, Peñaloza APG, Papić C y Tambutti M (1998) Efecto nodriza de *Laretia acaulis* en plantas de la zona andina de Chile central. *Rev Chil Hist* 71: 337–347.
- Cavieres LA, Quiroz CL y Montenegro MA (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 LA, Quiroz CL, Molina-Montenegro MA, Muñoz AA y 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 Syst* 7: 217–226.
- Celaya IN, Arceo-Gómez G, Alonso C y Parra-Tabla V (2015) Negative effects of heterospecific pollen receipt vary with abiotic conditions: ecological and evolutionary implications. *Ann Bot* 116(5): 789–795.
- Chalcoff VR, Aizen MA y Ezcurra C (2012) Erosion of a pollination mutualism along an environmental gradient in a south Andean treelet, *Embothrium coccineum* (Proteaceae). *Oikos* 121(3): 471–480.
- Chao A (1987) Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783–91.
- Chaves MM, Maroco JP y Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Funct Plant Biol* 30: 239–264.
- Chen JG, Li YB, Yang Y, et al. (2017) How cushion communities are maintained in alpine ecosystem: A review and case study on alpine cushion plant reproduction. *Plant Divers*, 39, 221e228.
- Chen JG, Schöb C, Zhou Z, Gong QB, Li XH, Yang Y, et al. (2015) Cushion plants can have a positive effect on diversity at high elevations in the Himalayan Hengduan Mountains. *J Veg Sci* 26: 768–777.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31, 343–366.
- Choler P, Michalet R y Callaway RM (2001) Facilitation and competition on gradients

- in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295–3308.
- Cohen JI (2014) A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of Boraginaceae: evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution. *Cladistics*: 30: 139 – 169.
- Colwell RK (2013) EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9.1.0. (Software and User’s Guide) Available at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cornell HV y Karlson RH (1997) Local and regional processes as controls of species richness. In: *Spatial Ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions* (eds Tilman, D. y Kareiva, P.). Princeton University Press, Princeton, NJ, pp. 250– 268.
- Cornell HV y Lawton JH (1992) Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *J Anim Ecol* 61: 1–12.
- Cornell HV (1999) Unsaturation and regional influences on species richness in ecological communities: a review of the evidence. *Ecoscience* 6: 303–315.
- Cornell HV, Karlson RH y Hughes TP (2008) Local-regional species richness relationships are linear at very small to large scales in west-central Pacific corals. *Coral Reefs* 27: 145-151.
- Coyne JA y Orr HA (2004) *Speciation*. Sinauer y Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Cranston BH, Monks A, Whigham PA y Dickinson KJM (2015) Variation and response to experimental warming in a New Zealand cushion plant species. *Austral Ecol* 40(6): 642–650.
- Crepet WL y Niklas KJ (2009) Darwin’s second “abominable mystery”: Why are there so many angiosperm species? *Am J Bot* 96: 366 – 381.
- Crespi BJ (2004) Vicious circles: positive feedback in major evolutionary and ecological transitions. *Trends Ecol Evol* 19(12): 627–633.
- Crooks JA (2002) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153–166.
- Daniels LD y Veblen TT (2004) Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology* 85: 1284–1296.
- Dauber J, Biesmeijer JC, Gabriel D, Kunin WE, Lamborn E, Meyer B... y Petanidou T (2010) Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild

- plants: a pan-European approach. *Journal of Ecology*, 98, 188-196.
- Davis JI y Soreng RJ (2007) A preliminary phylogenetic analysis of the grass subfamily Pooideae (Poaceae), with attention to structural features of the plastid and nuclear genomes, including an intron loss in GBSSI. *Aliso* 23: 335-348.
- De Bello F, Dolezal J, Dvorsky M, Chlumska Z, Rehakova K, Klimesova J y Klimes L (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.
- Dickson JH y Johnson RE (2014) Mosses and the beginnings of plant succession on the Walker Glacier, southeastern Alaska. *Lindbergia* 37: 60-65.
- Dieckmann U, Doebeli M, Metz JAJ y Tautz D (2004) Adaptive speciation. Cambridge Studies in Adaptive Dynamics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dietzsch AC, Stanley DA y Stout JC (2011) Relative abundance of an invasive alien plant affects native pollination processes. *Oecologia* 167: 469–479.
- Donath TW y Eckstein RL (2010) Effects of bryophytes and grass litter on seedling emergence vary by vertical seed position and seed size. *Plant Ecol* 207: 257-268.
- Donhauser J y Frey B (2018) Alpine soil microbial ecology in a changing world. *FEMS Microbiol Ecol*, 94(9).
- Downie SR, Katz-Downie DS y Watson MF (2000) A phylogeny of the flowering plant family Apiaceae based on chloroplast DNA rpl16 and rpoC1 intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily Apioideae. *Am J Bot* 87: 273-292.
- Doxford SW, Ooi MKJ y Freckleton RP (2013) Spatial and temporal variability in positive and negative plant–bryophyte interactions along a latitudinal gradient. *J Ecol* 101: 465–474.
- Dvorsky M, Dolezal J, Kopecky M, Chlumska Z, Janatkova K y 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, e53514.
- Eddie WMM, Shulkina T, Gaskin J, Haberle RC y Jansen RK (2003) Phylogeny of Campanulaceae s. str. inferred from ITS Sequences of Nuclear Ribosomal DNA. *Ann Mo Bot Gard* 90: 554-575.
- Emer C, Vaughan IP, Hiscock S y Memmott J (2015) The impact of the invasive alien

- plant, *impatiens glandulifera*, on pollen transfer networks. *PLoS One* 10: e0143532.
- Eriksson O (1996) Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source–sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248–258.
- Eriksson O (2016) Evolution of angiosperm seed disperser mutualisms: the timing of origins and their consequences for coevolutionary interactions between angiosperms and frugivores. *Biol Rev* 91(1): 168–186.
- Ernakovich JG, Hopping KA, Berdanier AB, Simpson RT, Kachergis EJ, Steltzer H y Wallenstein MD (2014) Predicted responses of arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. *Glob Chang Biol* 20: 3256–3269.
- Erschbamer B, Niederfriniger Schlag R y Winkler E (2008) Colonization processes on a central Alpine glacier foreland. *J Veg Sci* 19: 855–862.
- Erzberger P y Schröder W (2013) The genus *Bryum* (Bryaceae, Musci) in Hungary. *Studia bot hung* 44: 5–192.
- Fang Q y Huang SQ (2013) A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology* 94: 1176–1185.
- Fang Q, Gao J, Armbruster WS y Huang SQ (2019) Multi-year stigmatic pollen-load sampling reveals temporal stability in interspecific pollination of flowers in a subalpine meadow. *Oikos*, 128, 1739-1747.
- Feldman TS, Morris WF y Wilson WG (2004) When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105: 197–207.
- Ferreira M, Cingolani A, Ezcurra C y Bran D (1998a) High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *J Veg Sci* 9(3): 307–316.
- Ferreira M, Clayton S y Ezcurra C (1998b) La flora altoandina de los sectores este y oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana* 36: 65–79.
- Fick SE y Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 37: 4302-4315.
- Filazzola A y Lortie CJ (2014) A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants. *Global Ecol Biogeogr*, 23 (12): 1335-1345.
- Firat M, Özüdoğru B, Tarikahya-Hacıoğlu B, Bülbül AS, Al-Shehbaz IA y Mummenhoff K (2014) Phylogenetic position and taxonomic assignment of *Thlaspi aghricum* P.H.Davis y K.Tan (Brassicaceae). *Phytotaxa* 178: 287 - 297.
- Flanagan RJ, Mitchell RJ y Karron JD (2011) Effects of multiple competitors for

- pollination on bumblebee foraging patterns and *Mimulus ringens* reproductive success. *Oikos* 120(2): 200–207.
- Fontaine C, Collin CL y Dajoz I (2008) Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *J Ecol* 96: 1002-1010.
- Freestone AL y Harrison S (2006) Regional enrichment of local assemblages is robust to variation in local productivity, abiotic gradients, and heterogeneity. *Ecol Lett* 9: 95–102.
- Freire SE, Chemisquy MA, Anderberg AA, Beck SG, Meneses RI, Loeuille B y Urtubey E (2014) The *Lucilia* group (Asteraceae, Gnaphalieae): phylogenetic and taxonomic considerations based on molecular and morphological evidence. *Plant Syst Evol* 301: 1227-1248.
- Fritz SA y Purvis A (2010) Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. *Conserv Biol* 24(4): 1042–1051.
- Fu ZX, Jiao BH, Nie B, Zhang GJ, Gao TG y China Phylogeny Consortium (2016) A comprehensive generic-level phylogeny of the sunflower family: Implications for the systematics of Chinese Asteraceae. *J Syst Evol* 54: 416 – 437.
- Fukami T (2004) Community assembly along a species pool gradient: implications for multiple-scale patterns of species diversity. *Popul Ecol* 46(2): 137-147.
- Galbany-Casals M, Unwin M, Garcia-Jacas N, Smitsen RD, Susanna A y Bayer RJ (2014) Phylogenetic relationships in *Helichrysum* (Compositae: Gnaphalieae) and related genera: Incongruence between nuclear and plastid phylogenies, biogeographic and morphological patterns, and implications for generic delimitation. *Taxon* 63(3): 608 - 624.
- Galen C y Gregory T (1989) Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: consequences of foreign pollen contamination for seed set in the alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 81: 120-123.
- Garcia-Camacho R y Totland Ø (2009) Pollen limitation in the Alpine: a meta-analysis. *Arct Antarct Alp Res* 41:103–111.
- Gardes M y Dahlberg A (1996) Mycorrhizal diversity in arctic and alpine tundra: an open question. *New Phytol* 133: 147–157.
- Garibotti IA, Pissolito CI y Villalba R (2011) Vegetation development on deglaciated rock outcrops from Glaciar Frías, Argentina. *Arct Antarct Alp Res* 43: 35–45.
- Gaston KJ y Blackburn TM (2000) Pattern and process in macroecology. Oxford, UK:

Blackwell Science Ltd.

- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220–227.
- Gavini SS, Ezcurra C y Aizen MA (2019) Plant–plant interactions promote alpine diversification. *Evol Ecol* 33: 195–209.
- Gavini SS, Ezcurra C y Aizen MA (2020) Patch-level facilitation fosters high-Andean plant diversity at regional scales. *J Veg Sci*, 31: 1135–1145.
- Gehrke B y Linder HP (2011) Time, space and ecology: why some clades have more species than others. *J Biogeogr* 38: 1948–1962.
- Gelman A y Hill J (2007) Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ghazoul J (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *J Ecol* 94: 295–304.
- Gimenez-Benavides L, Escudero A y Iriondo JM (2007) Reproductive limits of a late-flowering high-mountain Mediterranean plant along an elevational climate gradient. *New Phytol* 173: 367–382.
- Giron D, Frago E, Glevarec G, Pieterse CMJ y Dicke M (2013) Cytokinins as key regulators in plant-microbe-insect interactions: connecting plant growth and defence. *Funct Ecol* 27(3): 599–609.
- Gittenberger E (1991) What about non-adaptive radiation? *Biol J Linn Soc* 43: 263–272.
- Godfray HCJ y Lawton JH (2001) Scale and species numbers. *Trends Ecol Evol* 16: 400–404.
- Goertzen LR, Cannone JJ, Gutell RR y Jansen RK (2003) ITS secondary structure derived from comparative analysis: Implications for sequence alignment and phylogeny of the Asteraceae. *Mol Phylogenet Evol* 29: 216 - 234.
- Goldberg DE (1990) Components of resource competition in plant communities. In J. Grace and D. Tilman, eds. *Perspectives in plant competition*. Academic Press, New York. pp 27–49.
- Gomez-Aparicio L (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *J Ecol* 97: 1202–1214.
- Gornall JL, Jonsdottir IS, Woodin SJ y Van der Wal R (2007) Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia* 153: 931–941.
- Gornall JL, Woodin SJ, Jonsdottir IS y Van der Wal R (2011) Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. *Oecologia* 166: 769–782.

- Gotelli NJ y Colwell RK (2011) Estimating species richness. In: Magurran AE, McGill BJ (eds). *Frontiers in Measuring Biodiversity*. New York: Oxford University Press, 39–54.
- Goulson D (1994) A model to predict the influence of insect flower constancy on interspecific competition between insect pollinated plants. *J Theor Biol* 168: 309-314.
- Gradstein SR, Churchill SP y Salazar-Allen N (2001) *Guide to the Bryophytes of Tropical America*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, Vol: 86.
- Grant V (1994) Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proc Natl Acad Sci USA* 91: 3–10.
- Greenberg AK y Donoghue MJ (2011) Molecular systematics and character evolution in Caryophyllaceae. *Taxon* 60: 1637 – 1652.
- Groeneveld EVG y Rochefort L (2005) *Polytrichum strictum* as a solution to frost heaving in disturbed ecosystems: a case study with milled Peatlands. *Restor Ecol* 13: 74–82.
- Groeneveld EVG, Masse A y Rochefort L (2007) *Polytrichum strictum* as a nurse-plant in Peatland restoration. *Restor Ecol* 15: 709–719.
- Hacker SD y Bertness MD (1995) Morphological and physiological consequences of a positive plant interaction. *Ecology* 76: 2165–2175.
- Hagen M, Wikelski M y Kissling WD (2011) Space Use of Bumblebees (*Bombus spp.*) Revealed by Radio-Tracking. *PLoS ONE* 6(5), e19997.
- Hair JF, Risher JJ, Sarstedt M y Ringle CM (2018) When to use and how to report the results of PLS-SEM. *Eur Bus Rev*, 00–00.
- Hansen DM, Kiesbuy HC, Jones CG y Muller CB (2007) Positive indirect interactions between neighboring plant species via a lizard pollinator. *Am Nat* 169: 534-542.
- Hansen TF (1997) Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution* 51: 1341-1351.
- Harder L y Aizen MA (2004) The functional significance of synchronous protandry in *Alstroemeria aurea*. *Funct Ecol* 18: 467–474.
- Hardin JW y Hilbe JM (2007) *Generalized linear models and extensions*. Stata Press
- Harrison S y Cornell HV (2007) Merging evolutionary and ecological explanations for geographic gradients in species richness. *Am Nat* 170: S1–S4.
- Harrison S y Cornell HV (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecol Lett* 11: 969–979.

- Hastie T y Tibshirani R (1990) *Generalized Additive Models*. London: Chapman and Hall.
- Hastie T (2006) *Gam: Generalized Additive Models*. R package version 0.98, URL. <http://CRAN.R-project.org/>.
- He FL, Gaston KJ, Connor EF y Srivastava DS (2005) The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale. *Ecology* 86: 360–365.
- He Q, Bertness MD y Altieri AH (2013) Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecol Lett* 16(5): 695–706.
- Hegland SJ y Boeke L (2006) Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecol Entomol* 31: 532-538.
- Hegland SJ, Grytnes JA y Totland Ø (2009) The relative importance of positive and negative interactions for pollinator attraction in a plant community. *Ecol Res* 24: 929–936.
- Heinrich B (1976) Bumblebee foraging and the economics of sociality: how have bumblebees evolved to use a large variety of flowers efficiently? Individual bees have specialized behavioral repertoires, and the colony, collectively, can harvest food from many different resources. *Am Sci*, 64: 384–395.
- Herben T (2004) Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. *Evol Ecol* 18 (5-6): 493–520.
- Hershkovitz MA (1993) Revised circumscriptions and subgeneric taxonomies of *Calandrinia* and *Montiopsis* (Portulacaceae) with notes on phylogeny of the portulacaceous alliance. *Ann Mo Bot Gard* 80: 333 – 265.
- Herzog S y Kessler M (2006) Local vs. regional control on species richness: a new approach to test for competitive exclusion at the community level. *Global Ecol Biogeogr* 15: 163-172.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG y Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Clim* 25: 1965–1978.
- Hobbie SE, Shevtsova A y Chapin FS (1999) Plant responses to species removal and experimental warming in Alaskan tussock tundra. *Oikos* 84: 417–434.
- Hoffmann AA, Rymer PD, Byrne M, Ruthrof KX, Whinam J, McGeoch M, et al. (2019) Impacts of recent climate change on terrestrial flora and fauna: Some emerging Australian examples. *Austral Ecol* 44: 3-27.

- Holmgren M, Scheffer M y Huston MA (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966–1975.
- Hoot SB, Kramer J y Arroyo MTK (2008) Phylogeny position of the South American dioecious genus *Hamadryas* and related Ranunculaceae (Ranunculaceae). *Int J Plant Sci* 169: 433-443.
- Hu SS, Dilcher DL, Jarzen DM y Taylor DW (2008) Early steps of angiosperm pollinator coevolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 240–245.
- Huang ZH, Liu HL y Huang SQ (2015) Interspecific pollen transfer between two coflowering species was minimized by bumblebee fidelity and differential pollen placement on the bumblebee body. *J Plant Ecol* 8(2): 109–115.
- Hughes CE y Atchison GW (2015) The ubiquity of alpine plant radiations: from the Andes to the Hengduan Mountains. *New Phytol* 207: 275–282.
- Huston MA (1999) Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- Iler AM y Goodell K (2014) Relative floral density of an invasive plant affects pollinator foraging behaviour on a native plant. *J Pollinat Ecol* 13:174–183.
- Isbell F, Craven D, Connolly J. et al. (2015) Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526: 574–577.
- Jablonski D (2008) Biotic interactions and macroevolution: extensions and mismatches across scales and levels. *Evolution* 62 (4): 715–739.
- Jakobsson A, Padron B y Traveset A (2008) Pollen transfer from invasive *Carpobrotus* spp. to natives: a study of pollinator behaviour and reproduction success. *Biol Conserv* 141:136–145.
- Jeschke M y Kiehl K (2008) Effects of a dense moss layer on germination and establishment of vascular plants in newly created calcareous grasslands. *Flora* 203: 557–566
- Jha S y Kremen C (2013) Resource diversity and landscape-level homogeneity drive native bee foraging. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 555–558.
- Jimenez MS y Suárez GM (2017) *Philonotis pomangium* (Bartramiaceae, Bryophyta): An addition to the Bryoflora of Peru. *Bol Soc Argent Bot* 52 (2): 341-350.
- Jimenez MS, Suárez GM y Larraín J (2016) Rediscovery and lectotypification of *Philonotis brevifolia* Herzog. (Bartramiaceae, Bryophyta), a neglected species from Chile. *Cryptogam Bryol* 37 (2): 1-6.

- Jimenez MS, Suárez GM y Schiavone MM (2014) Fruiting material of *Philonotis esquelensis* Matteri (Bartramiaceae, Bryophyta) discovered in Chile. *Bol Soc Argent Bot* 49 (4): 463-471.
- Johnson SD, Peter CI, Nilsson LA y Agren J (2003) Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring magnet plants. *Ecology*, 84, 2919-2927.
- Johnson AL y Ashman T-L (2019) Interspecific pollen transfer network structure shifts along spatial invasion gradients in a diverse island ecosystem. *New Phytol* 221: 142–154.
- Johnson AL, Rebolledo-Gómez M y Ashman TL (2019) Pollen on stigmas of herbarium specimens: a window into the impacts of a century of environmental disturbance on pollen transfer. *Am Nat* 194: 405–413.
- Johnstone JF, Chapin FS III, Hollingsworth TN, Mack ME, Romanovsky V y Turetsky M (2010) Fire, climate change, and forest resilience in interior Alaska. *Can J For Res* 40 (7): 1302-1312.
- Jones CG, Lawton JH y Schachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373–386
- Jones CG, Lawton JH y Schachak M (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946–1957.
- Jones GA y Henry GHR (2003) Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian High Arctic. *J Biogeogr* 30(2): 277–296.
- Kadereit JW, Griebeler EM y Comes HP (2004) Quaternary diversification in European alpine plants: pattern and process. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 359: 265-274.
- Kadmon R y Tielborger K (1999) Testing for source–sink population dynamics: an experimental approach exemplified with desert annuals. *Oikos* 86: 417–429.
- Karaman V (2006) Phylogeny of *Hinterhubera*, *Novenia* and related genera based on the nuclear ribosomal (nr) DNA sequence data (Asteraceae: Astereae). PhD dissertation. Baton Rouge, LA Louisiana State University.
- Kéfi S, Holmgren M y Scheffer M (2016) When can positive interactions cause alternative stable states in ecosystems? *Funct Ecol* 30: 88-97.
- Kikvidze Z y Callaway RM (2009) Ecological Facilitation May Drive Major Evolutionary Transitions. *BioScience* 59 (5): 399–404.
- Kikvidze Z, Brooker RW, Butterfield BJ, Callaway RM, Cavieres LA, Cook BJ, ... et al. Schöb C (2015) The effects of foundation species on community assembly: a

- global study on alpine cushion plant communities. *Ecology* 96(8): 2064–2069.
- Kikvidze Z, Michalet R, Brooker RW, Cavieres LA, Lortie CJ, Pugnaire FI y Callaway RM (2011) Climatic drivers of plant–plant interactions and diversity in alpine communities. *Alp Bot* 121: 63–70.
- Kilian N, Gemeinholzer B y Lack WL (2009) Cichorieae. Systematics, evolution and biogeography of Compositae, eds Funk VA, Susanna A, Stuessy TF, Bayer RJ (International Association for Plant Taxonomy, Vienna), pp 343-383.
- King C, Ballantyne G, Willmer PG y Freckleton R (2013) Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods Ecol Evol* 4: 811–818.
- Knight TM et al. (2005) Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36: 467–497.
- Kock N y Lynn GS (2012) Lateral Collinearity and Misleading Results in Variance-Based SEM: An Illustration and Recommendations. *J Assoc Inf Syst* 13 (7): 546-580.
- Kock N (2015) Common Method Bias in PLS-SEM: A Full Collinearity Assessment Approach. *IJeC* 11(4): 1-10.
- Körner C (2003) Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin: Springer.
- Kreyer D, Oed A, Walther-Hellwig K y Frankl R (2004) Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris* agg. and *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). *Biol Conserv* 116(1): 111–118.
- Krna MA, Day TA y Ruhland CT (2009) Effects of neighboring plants on the growth and reproduction of *Deschampsia antarctica* in Antarctic tundra. *Polar Biol* 32: 1487–1494.
- Kron KA, Judd WS, Stevens PF, Crayn DM, Anderberg AA, Gadek PA, Quinn CJ y Luteyn JL (2002) Phylogenetic classification of Ericaceae: molecular and morphological evidence. *Bot Rev* 68: 335-423.
- Kudo G y Hirao AS (2006) Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts. *Popul Ecol* 48: 49–58.
- Lagomarsino LP, Antonelli A, Muchhala N, Timmermann A, Mathews S y Davis CC

- (2014) Phylogeny, classification, and fruit evolution of the species-rich Neotropical bellflowers (Campanulaceae: Lobelioideae). *Am J Bot* 101: 2097-2112.
- Lankinen A (2001) In vitro pollen competitive ability in *Viola tricolor*: temperature and pollen donor effects. *Oecologia* 128(4): 492–498.
- Lanuza JB, Bartomeus I, Ashman TL y Rader R (2020) Recipient and donor characteristics govern the hierarchical structure of heterospecific pollen competition networks. *bioRxiv* doi: 10.1101/2020.01.21.914515
- Larraín J (2007) Adiciones a la flora de musgos de la isla grande de chiloé, Chile. *Gayana Bot* 64 (1): 7-23.
- Larson BMH y Barrett SCH (2000) A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biol J Linn Soc* 69: 503–520.
- Larson DL, Royer RA y Royer MR (2006) Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. *Biol Conserv* 130: 148–159.
- Laverty TM (1992) Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. *Oecologia* 89: 502–508.
- Lawton JH (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177–192.
- Lázaro A, Hegland SJ y Totland Ø (2008) The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia* 157(2): 249–257.
- Lazaro A, Lundgren R y Totland Ø (2009) Co-flowering neighbors influence the diversity and identity of pollinator groups visiting plant species. *Oikos* 118: 691–702.
- Le Roux PC y McGeoch MA (2010) Interaction intensity and importance along two stress gradients: adding shape to the stress-gradient hypothesis. *Oecologia* 162: 773-745.
- Lengyel S, Gove AD, Latimer AM, Majer JD y Dunn RR (2009) Ants sow the seeds of global diversification in flowering plants. *PLoS ONE* 4: e5480.
- Li B, Cantino PD, Olmstead RG, Bramley GLC, Xiang CL, Ma ZH, Tan YH y Zhang DX (2016) A large-scale chloroplast phylogeny of the Lamiaceae sheds new light on its subfamilial classification. *Sci Rep* 6: 34343.
- Li WP, Yang FS, Jivkova T y Yin GS (2012) Phylogenetic relationships and generic delimitation of Eurasian *Aster* (Asteraceae: Astereae) inferred from ITS, ETS and trnL-F sequence data. *Ann Bot* 109: 1341 – 1357.

- Liancourt P, Choler P, Gross N, Thibert-Plante X y Tielbörger K (2012) How Facilitation May Interfere with Ecological Speciation. *Int J Ecology* 11.
- Liao K, Gituru RW, Guo YH y Wang QF (2011) The presence of co-flowering species facilitates reproductive success of *Pedicularis monbeigiana* (Orobanchaceae) through variation in bumble-bee foraging behaviour. *Ann Bot* 108: 877–884.
- Liczner AR y Lortie CJ (2014) A global meta-analytic contrast of cushion-plant effects on plants and on arthropods. *PeerJ* 2:e265: 10.7717/peerj.265.
- Lin Y, Berger U, Grimm V y Ji QR (2012) Differences between symmetric and asymmetric facilitation matter: exploring the interplay between modes of positive and negative plant interactions. *J Ecol* 100:1482–1491.
- Liow LH, Reitan T y Harnik PG (2015) Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night. *Ecol Lett* 18: 1030–1039.
- Löffler J y Finch OD (2005) Spatio-temporal gradients between high mountain ecosystems of central Norway. *Arct Antarct Alp Res* 37: 499-513.
- Löffler J (2007) The influence of micro-climate, snow cover, and soil moisture on ecosystem functioning in high mountains. *J Geogr Sci* 17: 3–19.
- López-Angulo J, Pescador DS, Sánchez AM, Miho MAK, Cavieres LA y Escudero A (2018) Determinants of high mountain plant diversity in the Chilean Andes: From regional to local spatial scales. *PLoS One* 13: e0200216.
- Loreau M y Mouquet N (1999) Immigration and the maintenance of local species diversity. *Am Nat* 154: 427–440.
- Mabberley DJ (2008) *Mabberley's plant book, a portable dictionary of plants, their classification and uses*. Ed 3. Cambridge University Press.
- Madon B, et al. (2013) Community-level vs species-specific approaches to model selection. *Ecography* 36: 1291-1298.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F y Lortie CJ (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J Ecol* 97: 199-205.
- Magnusson A, Skaug H, Nielsen A, Berg C, Kristensen K, Maechler M, ... Brooks M (2017) *glmmTMB: Generalized linear mixed models using template model builder*. Retrieved from <https://github.com/glmmTMB>
- Makino TT, Ohashi K y Sakai S (2007) How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a

- plant? *Funct Ecol* 21: 87–95.
- Malmer N, Albinsson C, Svensson BM y Wallen B (2003) Interferences between *Sphagnum* and vascular plants: effects on plant community structure and peat formation. *Oikos* 100: 469–482.
- Manel S et al. y IntraBioDiv Consortium (2012) Broad-scale adaptive genetic variation in alpine plants is driven by temperature and precipitation. *Mol Ecol* 21: 3729–3738.
- Marcante S, Kiebachner T y Erschbamer B (2013) Reproductive responses of glacier foreland species to simulated climate change. *Coll Phytosociol* 29: 361–373.
- Margesin R (2009) *Permafrost Soils*. Berlin: Springer International Publishing.
- Martins L, Oberprieler C y Hellwig FH (2003) A phylogenetic analysis of Primulaceae s.l. based on internal transcribed spacer (ITS) DNA sequence data. *Plant Syst Evol* 237(1–2): 75 – 85.
- Matsumoto T, Takakura KI y Nishida T (2010) Alien pollen grains interfere with the reproductive success of native congener. *Biol Invasions* 12: 1617–1626.
- McCain CM y Grytnes JA (2010) Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. Chichester: John Wiley y Sons, Ltd.
- McCormick ML, Aslan CE, Chaudhry TA y Potter KA (2019) Benefits and limitations of isolated floral patches in a pollinator restoration project in Arizona. *Restoration Ecology*, 27, 1282-1290.
- McGill BJ (2010) Matters of scale. *Science* 328: 575–576.
- McIntire EJ y Fajardo A (2014) Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytol* 201: 403–416.
- McPeck MA (2008) The ecological dynamics of clade diversification and community assembly. *Am Nat* 172: E270–E284.
- Meerow AW, Fay MF, Guy CL, Li Q-B, Zaman FQ y Chase MW (1999) Systematics of Amaryllidaceae based on cladistic analysis of plastid *rbcL* and *trnL-F* sequence data. *Am J Bot* 86: 1325 – 1345.
- Meier ES, et al. (2010) Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography* 33: 1038–1048.
- Meyer KM, Hoot SB y Arroyo MTK (2010) Phylogenetic affinities of South American *Anemone* (Ranunculaceae) including the endemic segregate genera, *Barneoudia* and *Oreithales*. *Int J Plant Sci* 171: 323 - 331.
- Michalet R, Bagousse-Pinguet L, Maalouf JP y Lortie CJ (2013) Two alternatives to the

- stress-gradient hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. *J Veg Sci* 25: 609-613.
- Michalet R, Brooker RW, Cavieres LA, Kikvidze Z, Lortie CJ, Pugnaire FI, Valiente-Banuet A y Callaway RM (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, Schob C, Lortie CJ, Brooker RW y Callaway RM (2014) Partitioning net interactions among plants along altitudinal gradients to study community responses to climate change. *Funct Ecol* 28: 75–86.
- Michalet R, Xiao S, Touzard B, Smith DS, Cavieres LA, Callaway RM y Whitham TG (2011) Phenotypic variation in nurse traits and community feedbacks define an alpine community. *Ecol Lett* 14: 433–443.
- Mitchell RJ, Flanagan RJ, Brown BJ, Waser NM y Karron JD (2009) New frontiers in competition for pollination. *Ann Bot* 103: 1403–1413.
- Moeller DA (2004) Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* 85: 3289–3301.
- Molau U (1997) Age-related growth and reproduction in *Diapensia lapponica*, an arctic-alpine cushion plant. *Nord J Bot* 17: 225-234.
- Molina-Montenegro M, Badano E y Cavieres L (2008) Positive Interactions among Plant Species for Pollinator Service: Assessing the 'Magnet Species' Concept with Invasive Species. *Oikos* 117(12): 1833-1839.
- Molina-Montenegro MA, Torres C, Parra MJ y Cavieres LA (2000) Asociacion de especies al cojin *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Hook. (Apiaceae) en la zona andina de Chile central (37°S). *Gayana Bot* 57: 161–168.
- Montgomery BR y Rathcke BJ (2012) Effects of floral restrictiveness and stigma size on heterospecific pollen receipt in a prairie community. *Oecologia* 168: 449-458.
- Morales CL y Traveset A (2008) Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Crit Rev Plant Sci* 27: 221–238.
- Moreira-Hernández JI y Muchhala N (2019) Importance of Pollinator-Mediated Interspecific Pollen Transfer for Angiosperm Evolution. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 50(1): 1-27.
- Moreira-Hernández JI, Terzich N, Zambrano-Cevallos R, Oleas NH y Muchhala N (2019) Differential Tolerance to Increasing Heterospecific Pollen Deposition in

- Two Sympatric Species of *Burmeistera* (Campanulaceae: Lobelioideae). *Int J Plant Biol* 180 (9): 000–000.
- Morris WF y Doak DF (1998) Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. *Am J Bot* 85: 784–793.
- Morris WF, Pfister CA, Tuljapurkar S, Haridas CV, Boggs CL, Boyce MS, et al. (2008) Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology* 89: 19–25.
- Mulder CPH et al. (2004) Species evenness and productivity in experimental plant communities. *Oikos* 107: 50–63.
- Munoz AA y Cavieres LA (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.
- Namazi A (2015) Facilitation, competition, and stress tolerance in plants in stressful environments. University of New South Wales. Biological, Earth y Environmental Sciences. Phd Thesis.
- Navas ML y Violle C (2009) Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecol* 10: 131–137.
- Niederfriniger Schlag R y Erschbamer B (2000) Germination and establishment of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps, Austria. *Arct Antarct Alp Res* 32: 270-277.
- Noda T (2004) Spatial hierarchical approach in community ecology: a way beyond low predictability of local phenomena. *Population Ecology* 46: 105-117.
- Nosil P (2008) Speciation with gene flow could be common. *Mol Ecol* 17: 2103–2106.
- Núñez C, Aizen M y Ezcurra C (1999) Species associations and nurse effects in patches of high-Andean vegetation. *J Veg Sci* 10: 357–364.
- Nürk NM, Michling F y Linder HP (2017) Are the radiations of temperate lineages in tropical alpine ecosystems pre-adapted? *Glob Ecol Biogeogr* 27: 1-12.
- O'Brien RM (2007) A Caution Regarding Rules of Thumb for Variance Inflation Factors. *Qual Quant* 41(5): 673–690.
- Oliver TH, Heard MS, Isaac NJB, et al. (2015) Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends Ecol Evol*, 30 (11): 673-684.
- Ollerton J, Stott A, Allnutt E, Shove S, Taylor C y Lamborn E (2007) Pollination niche overlap between a parasitic plant and its host. *Oecologia* 151: 473–485.

- Ollerton J, Winfree R y Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321 – 326.
- Olofsson J, Kitti H, Rautiainen P, Stark S y Oksanen L (2001) Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling. *Ecography* 24: 13–24.
- Olofsson J, Stark S y Oksanen L (2004) Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos* 105: 386–396.
- Orme D, Freckleton R, Thomas G, Petzoldt T, Fritz S, Isaac N y Pearse W (2012) Caper: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. <http://CRAN.R-project.org/package=caper>
- Osborne JL, Martin AP, Carreck NL, Swain JL, Knight ME, Goulson D... y Sanderson RA (2008) Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape. *J Anim Ecol* 77(2): 406–415.
- Panero JL y Funk VA (2008) The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: major clades of the Asteraceae revealed. *Mol Phylogenet Evol* 47: 757–782.
- Paradis E (2012) Analysis of phylogenetics and evolution With R. Second Ed. Springer, New York.
- Paradis E, Claude J y Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290.
- Pearson RG y Dawson TE (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecol Biogeogr* 12: 361–371.
- Pelser PB, Nordenstam B, Kadereit JW y Watson LE (2007) An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. *Taxon* 56 (4): 1077 - 1104.
- Potter D, Eriksson T, Evans RC, Oh S, Smedmark JEE, Morgan DR, Kerr M, Robertson KR, Arsenault M, Dickinson TA y Campbell CS (2007) Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Syst Evol* 266: 5 – 43.
- Potts SG, Vulliamy B, Dafni A, Ne'eman G y Willmer P (2003) Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84: 2628–2642.
- Primack R y Inouye D (1993) Factors affecting pollinator visitation rates: A biogeographic comparison. *Current Science*, 65, 257-262.

- Pysek P y Liska J (1991) Colonization of *Sibbaldia tetrandra* cushions on alpine scree in the Pamiro-Alai Mountains, Central Asia. *Arctic Alpine Res* 23: 263–272.
- Qian H y Jin Y (2016) An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *J Plant Ecol* 9 (2): 233–239.
- Qian H, Ricklefs RE y White PS (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecol Lett* 8: 15–22.
- Quintanar A, Castroviejo S y Catalán P (2007) Phylogeny of the tribe Aveneae (Pooideae, Poaceae) inferred from plastid trnT-F and nuclear ITS sequences. *Am J Bot* 94: 1554 - 1569.
- Quintanar A, Catalán P y Castroviejo S (2010) A review of the systematics and phylogenetics of the Koeleriinae (Poaceae: Poaeae). Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons, eds Seberg O, Petersen G, Barfod AS, Davis JI (Aarhus: Aarhus University Press), pp 511-538.
- R Core Development Team (2017 - 2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rabosky DL (2013) Diversity-Dependence, Ecological Speciation, and the Role of Competition in Macroevolution. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 44(1): 481–502.
- Rasmann S, Alvarez N y Pellissier L (2014) The Altitudinal Niche-Breadth Hypothesis in Insect-Plant Interactions. In *Annual Plant Reviews* (eds C. Voelckel and G. Jander).
- Rathcke B (1983) Competition and facilitation among plants for pollination. In: *Pollination Biology* (ed. Real, L.) Academic Press, Orlando, FL, pp 305–325.
- Rayburn AP, Davidson JB y White HM (2012) Possible Effects of Moss on Distribution and Performance of a Threatened Endemic Primrose. *West N Am Nat* 72: 84–92.
- Reid AM y Lortie CJ (2012) Cushion plants are foundation species with positive effects extending to higher trophic levels. *Ecosphere* 3(11): 96
- Reid AM, Lamarque LJ y Lortie CJ (2010) A systematic review of the recent ecological literature on cushion plants: champions of plant facilitation. *Web Ecol* 10: 44–49.
- Ren H, Yang L y Liu N (2008) Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Prog Nat Sci*, 18:137–142.

- Revell LJ (2010) Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods Ecol Evol* 1:319–329.
- Revell LJ (2012) Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol Evol* 3: 217-223.
- Reverter BR, Sánchez-Cañete EP, Resco V, Serrano-Ortiz P, Oyonarte C y Kowalski AS (2010) Analyzing the major drivers of NEE in a Mediterranean alpine shrubland. *Biogeosciences* 7: 2601–2611.
- Rice WR (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223–225.
- Ricketts TH et al. (2008) Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol Lett* 11: 1121- 1121.
- Ricklefs RE y Schluter D Editors (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167–171.
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global biodiversity patterns in biodiversity. *Ecol Lett* 7: 1–15.
- Ricklefs RE (2008) Disintegration of ecological community. *Am Nat* 172: 741–750.
- Ricklefs RE (2010) Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 1265–1272.
- Roberts P, Newsham KK, Bardgett RD, Farrar JF y Jones DL (2009) Vegetation cover regulates the quantity, quality and temporal dynamics of dissolved organic carbon and nitrogen in Antarctic soils. *Polar Biol* 32: 999–1008.
- Romero GQ, Goncalves-Souza T, Vieira C y Koricheva J (2015) Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: A meta-analysis. *Biol Rev* 90: 877–890.
- Sand-Jensen K, Hammer KJ, Madsen-Østerbye M, Dencker T y Kragh T (2015) Positive interactions between moss cushions and vascular plant cover improve water economy on Öland's alvar, Sweden. *Botany* 93(3): 141-150.
- Sauquet H, Carrive L, Poullain N, Sannier J, Damerval C y Nadot S (2015) Zygomorphy evolved from disymmetry in Fumarioideae (Papaveraceae, Ranunculales): New evidence from an expanded molecular phylogenetic framework. *Ann Bot* 115: 895 - 914.

- Schöb C, Armas C, Guler M, Prieto I y Pugnaire FI (2013) Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *J Eco* 101: 753–762.
- Schöb C, Butterfield BJ y Pugnaire FI (2012) Foundation species influence trait- based community assembly. *New Phytol* 196 (3): 824-834.
- Schöb C, Michalet R, Cavieres LA, Pugnaire FI, Brooker RW, Butterfield BJ,... y Callaway RM (2014) A global analysis of bidirectional interactions in alpine plant communities shows facilitators experiencing strong reciprocal fitness costs. *New Phytol* 202: 95–105.
- Schulke B y Waser NM (2001) Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. *Oecologia* 127: 239–245.
- Seifan M, Hoch EM, Hanoteaux S y Tielbörger K (2014) The outcome of shared pollination services is affected by the density and spatial pattern of an attractive neighbour. *J Ecol* 102(4): 953–962.
- Shurin JB y Allen EG (2001) Effects of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scales. *Am Nat* 158: 624–637.
- Shurin JB y Srivastava DS (2005) New perspectives on local and regional diversity: beyond saturation. In: *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities* (eds Holyoak, M., Leibold, M.A. y Holt, R.). University of Chicago Press, Chicago, IL, pp. 399–417.
- Shurin JB (2007) How is diversity related to species turnover through time? *Oikos* 116: 957–965.
- Sieber Y, Holderegger R y Waser NM, et al. (2011) Do alpine plants facilitate each other's pollination? Experiments at a small spatial scale. *Acta Oecol* 37 (4): 369-374.
- Sih A y Baltus MS (1987) Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in Catnip. *Ecology* 68: 1679–1690.
- Skaug H, Fournier D, Bolker B, Magnusson A y Nielsen A (2016) Generalized linear mixed models using ‘AD Model Builder’. R Package version 0.8.3.3. <http://glmmadmb.r-forge.r-project.org/>
- Sklenár P (2009) Presence of cushion plants increases community diversity in the high equatorial Andes. *Flora* 204: 270–277.
- Smith RIL (1988) Recording bryophyte microclimate in remote and severe environments. In: Glime JM (ed) *Methods in bryology*. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp 275–284.

- Sohlberg EH y Bliss LC (1984) Microscale pattern of vascular plant distribution in two High Arctic plant communities. *Can J Bot* 62: 2033–2042.
- Soliveres S y Maestre FT (2014) Plant–plant interactions, environmental gradients and plant diversity: a global synthesis of community-level studies. *Perspect Plant Ecol* 16:154–63.
- Sonboli A, Stroka K, Kazempour Osaloo S y Oberprieler C (2012) Molecular phylogeny and taxonomy of *Tanacetum* L. (Compositae, Anthemideae) inferred from nrDNA ITS and cpDNA trnH-psbA sequence variation. *Plant Syst Evol* 298: 431 - 444.
- Soreng RJ, Peterson PM, Romaschenko K, Davidse G, Zuloaga FO, Judziewicz EJ, Filguieras TS, Davis JI y Morrone O (2015) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *J Syst Evol* 53: 117–137.
- Startsev N, LieVers VJ y Landhausser SM (2008) Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: implication for forest floor development. *J Veg Sci* 19: 253–260.
- Startsev NA, LieVers VJ y McNabb DH (2007) Effects of feathermoss removal, thinning and fertilization on lodgepole pine growth, soil microclimate and stand nitrogen dynamics. *For Ecol Manag* 240: 79–86.
- Stegen JC, Freestone AL, Crist TO, Anderson MJ, Chase JM y Comita LS et al. (2013) Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in breeding bird communities. *Global Ecol Biogeogr* 22: 202–212.
- Stein A y Kreft H (2015) Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biol Rev Camb Philos Soc* 90: 815-836.
- Stein A, Gerstner K y Kreft H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol Lett* 17: 866-880.
- Stevens PF (2005) Angiosperm Phylogeny Website. Version 14. [WWW document]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Stiers I y Triest L (2017) Low interspecific pollen transfer between invasive aquatic *Ludwigia grandiflora* and native co-flowering plants. *Biol Invasions* 19(10): 2913–2925.
- Stone JL y Jenkins EG (2008) Pollinator Abundance and Pollen Limitation of a Solanaceous Shrub at Premontane and Lower Montane Sites. *Biotropica* 40: 55-

61.

- Streher NS, Bergamo PJ, Ashman TL, Wolowski M y Sazima M (2020) Effect of heterospecific pollen deposition on pollen tube growth depends on the phylogenetic relatedness between donor and recipient. *AoB PLANTS*, 12, plaa016.
- Struwe L (2014) Classification and Evolution of the Family Gentianaceae. The Gentianaceae – Volume 1: Characterization and Ecology, eds Rybczynsky J, Davey M, Mikula A (Springer, Berlin, Heidelberg)
- Suárez GM y Schiavone MM (2011) *Pohlia* section *Pohlia* (Bryaceae) in Central and South America. *Nova Hedwigia* 92 (3-4): 453-477.
- Suárez-Mariño A, Arceo-Gómez G, Sosenski P y Parra-Tabla V (2019) Patterns and effects of heterospecific pollen transfer between an invasive and two native plant species: the importance of pollen arrival time to the stigma. *Am J Bot* 106: 1308–1315.
- Tank DC, Beardsley PM, Kelchner SA y Olmstead RG (2006) Review of the systematics of Scrophulariaceae s.l. and their current disposition. L. A. S. Johnson Review No. 7. *Aust Syst Bot* 19: 289 – 307.
- Thompson JN (2004) The coevolutionary process. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Thompson JN (2005) The geographic mosaic of coevolution. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Thomson JD (1978) Effect of stand composition on insect visitation in two-species mixtures of *Hieracium*. *Am Midl Nat* 100:431– 440.
- Thomson JD (1982) Patterns of Visitation by Animal Pollinators. *Oikos* 39(2): 241-250.
- Thomson JD, Fung HF y Ogilvie JE (2019) Effects of spatial patterning of co-flowering plant species on pollination quantity and purity. *Ann Bot* 123 (2): 303-310.
- Tomasello S (2014) Polyploidy and high mountain environments. Evolutionary processes at different scales in the subtribe Leucanthemopsidinae (Compositae, Anthemideae). PhD dissertation. Baviera, Regensburg University.
- Torimaru T y Tomaru N (2006) Relationships between flowering phenology, plant size, and female reproductive output in a dioecious shrub, *Ilex leucoclada* (Aquifoliaceae). *Can J Bot* 84: 1860–1869.
- Torres-Díaz C, Gómes-González S y Stotz GC, et al. (2011) Extremely long-lived stigmas allow extended cross-pollination opportunities in a high Andean plant.

- PLoS One 6(5): e19497.
- Totland Ø (1993) Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany*, 71, 1072-1079.
- Totland Ø (1994) Influence of climate, time of day and season, and flower density on insect flower visitation in alpine Norway. *Arct Alp Res* 26: 66–71.
- Tur C, Sáez A, Traveset A y Aizen MA (2016) Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecol Lett* 19(5): 576–586.
- Turcotte J y Houle G (2001) Reproductive costs in *Salix planifolia* ssp *planifolia* in subarctic Quebec, Canada. *Ecoscience* 8: 506–512.
- Turetsky MR, Mack MC, Hollingsworth TN y Harden JW (2010) The role of mosses in ecosystem succession and function in Alaska's boreal forest. *Can J For Res* 40: 1237-1264.
- Ulrich W y Gotelli NJ (2007) Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology* 88: 1824–1831.
- Ulrich W, Almeida-Neto M y Gotelli NJ (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3–17.
- Valiente-Banuet A y Verdu M (2007) Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecol Lett* 10: 1029– 1036.
- Valiente-Banuet A, Rumebe AV, Verdú M y Callaway RM (2006) Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proc Natl Acad Sci* 103(45): 16812-16817.
- Vamosi JC, Knight TM, Steets JA, Mazer SJ, Burd M y Ashman TL (2006) Pollination decays in biodiversity hotspots. *Proc Natl Acad Sci* 103(4): 956-961.
- Van der Niet T, Peakall R y Johnson SD (2014) Pollinator-driven ecological speciation in plants: New evidence and future perspectives. *Ann Bot* 113: 199 – 211.
- Van der Wal R y Brooker RW (2004) Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. *Funct Ecol* 18:77–86.
- Van der Wal R, Pearce ISK y Brooker RW (2005) Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia* 142: 159–168.
- Vargas P (2003) Molecular evidence for multiple diversification patterns of alpine plants in Mediterranean Europe. *Taxon* 52: 463–476.
- Verboom GA, Bergh NG, Haiden SA, Hoffmann V y Britton MN (2015) Topography

- as a driver of diversification in the Cape Floristic Region of South Africa. *New Phytol* 207: 368–376.
- Verdú M, Jordano P y Valiente-Banuet A (2010) The phylogenetic structure of plant facilitation networks changes with competition. *J Ecol* 98(6): 1454–1461.
- Voelckel C, et al. (2008) Transcriptional and biochemical signatures of divergence in natural populations of two species of New Zealand alpine *Pachycladon*. *Mol Ecol* 17: 4740–4753.
- Voje KL, Holen ØH, Liow LH y Stenseth NC (2015) The role of biotic forces in driving macroevolution: beyond the Red Queen. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 282: 20150186.
- Walker BH (1992) Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology*, 6, 18–23.
- Walker KJ y Preston CD (2006) Ecological predictors of extinction risk in the Flora of Lowland England, UK. *Biodivers Conserv* 15:1913–1942.
- Walther-Hellwig K y Frankl R (2000) Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae) in an agricultural landscape. *J Appl Ent* 124: 299–306.
- Wang GX, Li YS, Wu QB y Wang Y (2006) Impacts of permafrost changes on alpine ecosystem in Qinghai–Tibet Plateau. *Sci China Ser D Earth Sci* 49 (11): 1156–1169.
- Wardle P, Ezcurra C, Ramírez C y Wagstaff S (2001) Comparison of the flora and vegetation of the southern Andes and New Zealand. *New Zeal J Bot* 39: 69–108.
- Warwick SI, Sauder ICA y Al-Shehbaz IA (2008) Phylogenetic relationships in the tribe Alysseae (Brassicaceae) based on nuclear ribosomal ITS DNA sequences. *Botany* 86(4): 315–336.
- Waser N (1986) Flower Constancy: Definition, Cause, and Measurement. *Am Nat* 127(5): 593–603.
- Waser NM y Fugate ML (1986) Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 70: 573–577.
- Waser NM y Ollerton J (2006) Plant–pollinator interactions: from specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM y Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060

- Webb CO, Ackerly DD y Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24: 2098-2100.
- Weber XA y Schmidt-Lebuhn AN (2015) Generic boundaries of *Leucochrysum* and *Waitzia* (Asteraceae: Gnaphalieae). *Aust Syst Bot* 28: 203 – 218.
- Westphal C, Steffan-Dewenter I y Tscharkntke T (2006) Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. *Ecol Entomol* 31: 389-394
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr* 30: 280 – 338.
- Whittaker RJ, Willis KJ y Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J Biogeogr* 28: 453–470.
- Wiens JJ y Donoghue MJ (2004) Historical ecology, biogeography and species richness. *Trends Ecol Evol* 19: 639– 644.
- Wiens JJ y Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36: 519–539.
- Wiens JJ, et al. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol Lett* 13: 1310–1324.
- Wirth LR, Waser NM y Graf R, et al. (2011) Effects of floral neighborhood on seed set and degree of outbreeding in a high-alpine cushion plant. *Oecologia* 167 (2): 427-434.
- Witman JD, Etter RJ y Smith F (2004) The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: a global perspective. *Proc Natl Acad Sci USA* 101: 15664-15669.
- Wojciechowski M, Lavin M y Sanderson MJ (2004) A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid matK gene resolves many well-supported subclades within the family. *Am J Bot* 91: 1846 – 1862.
- Wolowski M, Carvalheiro LG y Freitas L (2017) Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *J Ecol* 105: 332-344.
- Wright JP y Jones CG (2004) Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology* 85: 2071–2081.
- Wright JP y Jones CG (2006) The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *BioScience* 56: 203–209.

- Wright JP (2009) Linking populations to landscapes: species richness scenarios resulting from changes in the dynamics of an ecosystem engineer, the beaver (*Castor canadensis*). *Ecology* 90: 3418–3430.
- Wright JP, Jones CG y Flecker AS (2002) An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Ecosyst Ecol* 132: 96–101.
- Wright JP, Jones CG, Boeken B y Shachak M (2006) Predictability of ecosystem engineering effects on species richness across environmental variability and spatial scales. *J Ecol* 94: 815–824.
- Xie YP, Meng Y, Sun H y Nie ZL (2016) Molecular Phylogeny of *Gueldenstaedtia* and *Tibetia* (Fabaceae) and their Biogeographic Differentiation within Eastern Asia. *PLoS ONE* 11(9): e0162982.
- Yang CF, Gituru RW y Guo YH (2007) Reproductive isolation of two sympatric louseworts, *Pedicularis rhinanthoides* and *Pedicularis longiflora* (Orobanchaceae): how does the same pollinator type avoid pollen transfer? *Biol J Linn Soc* 90: 37–48.
- Yang CF, Wang QF y Guo YH (2013) Pollination in a patchily distributed lousewort is facilitated by presence of a co-flowering plant due to enhancement of quantity and quality of pollinator visits. *Ann Bot* 112: 1751–1758.
- Yang Y, Chen JG, Schöb C y Sun H (2017) Size-Mediated Interaction between a Cushion Species and Other Non-cushion Species at High Elevations of the Hengduan Mountains, SW China. *Front Plant Sci* 8: 465.
- Yoder JB y Nuismer SL (2010) When does coevolution promote diversification? *Am Nat* 176: 802–817.
- Yu Y, Downie SR, He XJ, Deng XL y Yan L (2011) Phylogeny and biogeography of Chinese *Heracleum* (Apiaceae tribe Tordylieae) with comments on their fruit morphology. *Plant Syst Evol* 296: 179 – 203.
- Zanne AE, et al. (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature* 506: 89–92.
- Zhao ZG y Wang YK (2015) Selection by pollinators on floral traits in generalized *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) along altitudinal gradients. *PLOS ONE*, 10(2), e0118299.
- Zobel M (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol Evol* 12:266–269.

Zuloaga FO, Morrone O y Belgrano MJ (eds.) (2008) Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). *Monogr Syst Bot Missouri Bot Gard* 107: 1-3348.

Zuur AF, Leno EN, Walker NJ, Saveliev AA y Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology*. New York: Springer.