

## El papel de la reproducción sexual y asexual de *Prunus cerasus* (Rosaceae) en la fructificación

MATÍAS O. BERRONDO & SUSANA P. BRAVO✉

Centro de Investigaciones Esquel de Montaña y Estepa Patagónica (CIEMEP) (CONICET/UNPSJB).

**RESUMEN.** El cerezo ácido (*Prunus cerasus*) se dispersa e invade el Parque Nacional Los Alerces. Algunos individuos se establecen por germinación e incrementan localmente su abundancia por reproducción asexual. Nuestro objetivo fue determinar si la reproducción sexual era importante para aumentar la oferta de frutos en el tiempo, dado que los individuos originados por germinación varían en su fenología, mientras que los clones generados por los estolones fructifican de forma sincrónica. En un área de alta y otra de baja abundancia de cerezos se midieron las copas de 12 y 5 individuos, respectivamente, los diámetros de sus fustes, las áreas de sus parches de rebrote, la densidad de clones en los parches, y se estimó la producción de frutos de los clones. Además, se estudió por dos años la fenología de fructificación en ambos sitios en 19 y 5 individuos. El diámetro de los fustes se relacionó positivamente con el tamaño de las copas, pero no con el área ocupada por los parches de clones, ya que existieron distintas estrategias de crecimiento de parches, posiblemente relacionadas con las condiciones ambientales en que vive el individuo. Los clones incrementaron el área de fructificación de los individuos hasta 32 veces; la densidad de clones fue de hasta 2.47 individuos/m<sup>2</sup>, con una producción de frutos muy inferior a los individuos originales. Donde la invasión era incipiente, la oferta de frutos no superó los dos meses; donde estaba avanzada, se mantuvo de diciembre a mayo por la fructificación asincrónica entre parches. Ambos tipos de reproducción contribuyen al éxito de la invasión, aumentando la disponibilidad de frutos para la dispersión endozoocórica. Localmente, la reproducción sexual vuelve a la abundancia de frutos constante en el tiempo; la asexual, abundantes en el espacio. Posiblemente, esto ayude a atraer dispersores al inicio de la fructificación hacia el individuo original.

[Palabras clave: fenología, invasiones biológicas, oferta de frutos]

**ABSTRACT.** The role of sexual and asexual reproduction of *Prunus cerasus* (Rosaceae) in fruiting. The acid cherry tree (*Prunus cerasus*) disperses and invades the National Park Los Alerces. Some individuals are established by germination and increase their abundance locally by asexual reproduction. Our objective was to determine if sexual reproduction was important to increase the supply of fruits over time, since individuals originating by germination show variability in phenology, while clones generated by stolons that fruit synchronously. The crowns of different individuals, the diameters of their trunks, the area of regrowth patches, the density of clones in the patches and the fruit production of clones were measured in one area with high and another with low abundance of *P. cerasus*. In addition, the phenology of fruiting in sites with different degrees of invasion was studied for two years. The diameter of trunks was positively related to the size of crowns, but not to the area occupied by the patches. Clones expanded the fruiting area by up to 32 times; clone density was up to 2.47 individuals/m<sup>2</sup> in patches. The clones, however, yielded significantly fewer fruits compared to the original individuals. Fruits offering did not exceed two months in the area recently invaded. Due to asynchronous fruiting among patches, fruit offering remained from December to May in the area where invasion is advanced. Both types of reproduction contribute to invasion success, increasing the offer of fruits for endozoochoric dispersion. Sexual reproduction maintains the abundance of fruits over time and asexual reproduction makes them abundant in space, possibly helping to attract dispersers at the beginning of the fruiting period.

[Keywords: biological invasions, fruit offer, phenology]

### INTRODUCCIÓN

Para que una especie exótica naturalizada comience un proceso de expansión e invasión es necesario que cuente con un eficiente sistema de dispersión (Engel et al. 2011; Westcott and Fletcher 2011). Las especies que tienen a los frugívoros como dispersores de sus semillas son las que logran alcanzar las mayores distancias de dispersión (Clark et al. 2005). La mayoría de las especies vegetales

invasoras más notorias y de mayor impacto son dispersadas por frugívoros (Richardson et al. 2000; Buckley et al. 2006). Por lo tanto, en un proceso de invasión por parte de plantas con frutos carnosos, la atracción de dispersores cumple un rol fundamental (Richardson et al. 2000; Bollen et al. 2004; Kueffer et al. 2009), ya que es relevante para alcanzar áreas alejadas propicias para la germinación y el establecimiento de las plántulas (Howe and Smallwood 1982; Wenny 2001).

El atractivo de una especie para los potenciales dispersores vertebrados aumenta cuando aumenta la oferta en relación a las otras especies presentes (e.g., frutos más grandes, copas más grandes, parches de oferta mayores, oferta prolongada en el tiempo) (Moegenburg and Levey 2003; Fredriksson et al. 2006; Blendinger et al. 2008; Guitián and Munilla 2010; Sato 2022). Uno de los factores de atracción que determina la frecuencia de uso de las especies por los vertebrados o el área donde se alimentan es el tamaño de la oferta de frutos que la especie ofrece, tanto en el tiempo como en el espacio. Este aumento puede ser solo aparente al presentarse la oferta en un área más extendida, y no en mayor cantidad (Moegenburg and Levey 2003; Fredriksson et al. 2006; Blendinger et al. 2008; Guitián and Munilla 2010). Aunque pocas veces se evalúa, el éxito de las especies invasoras con respecto a las nativas radicaría en la capacidad de las especies invasoras de ofertar más cantidad de frutos por un tiempo más prolongado respecto a las especies nativas o en un área más extendida (Meyer 1998; Cordeiro et al. 2004; Gosper 2004; Buckley et al. 2006).

Existe otro tipo de reproducción en las plantas que no depende de interacciones bióticas: la reproducción asexual. Esta implica clonación, ya que se producen meristemas embrionarios a partir de distintos tejidos de la planta. Estos meristemas podrán generar nuevas unidades que luego se podrán independizar, pero serán genéticamente idénticas al individuo que les dio origen (Jeník 1994; Höltken and Gregorius 2006). En las especies de bosques templados latifoliados se encontró que el sistema más eficaz de reproducción asexual es el que se origina a partir de las raíces (e.g., especies de los géneros *Populus*, *Salix* y *Prunus*) (Jeník 1994; Höltken and Gregorius 2006). Se describieron dos estrategias de reproducción por esta vía de clonación a partir de raíces: falange y guerrilla (Lovett Doust 1981; Ye et al. 2006; Bittebiere et al. 2020). En la primera, los clones se dan de manera compacta en el entorno del individuo original, impidiendo el establecimiento de otras plantas; en la segunda, los clones se dan más espaciados por rebrotes desde estolones (raíces superficiales que pueden extenderse horizontalmente por cientos de metros (Lovett Doust 1981; Ye et al. 2006).

Muchas plantas presentan tanto reproducción asexual como sexual, y el grado de ocurrencia de una u otra varía entre especies, pero también puede depender de las condiciones en que se encuentran (Stuefer et al. 2002).

Se ha estudiado que en el caso de poseer ambos tipos de reproducción, la asexual puede impactar la sexual al afectar distintas interacciones (planta-planta o planta-animal) involucradas en esta última. Sin embargo, no se consideraron los posibles impactos de una y otra sobre la frugivoría y la dispersión de semillas (Bittebiere et al. 2020).

En especies leñosas exóticas invasoras y no invasoras de E.E.U.U. se encontró que poseer reproducción asexual y dispersión de semillas a largas distancias mediada por mamíferos, aves o agua son dos rasgos diferenciales de las especies invasoras respecto a las nativas (Nunez-Mir et al. 2019). Por ese motivo se consideró a *Prunus cerasus* (cereza ácida) como riesgosa en E.E.U.U. si se abandonaran las plantaciones, ya que eso implicaría dejar de cosechar sus frutos, de impedir el acceso a los frugívoros y de utilizar herbicidas para controlar los rebrotes (Kostick 2016). *Prunus cerasus* puede reproducirse tanto de manera sexual como asexual (siguiendo una estrategia de guerrilla (Ducci and Santi 1997; Stoeckel et al. 2006; Vaughan et al. 2007). Las semillas poseen 2 tipos de dormición, física y fisiológica, y un porcentaje relativamente bajo de germinación (Baskin and Baskin 1998). Sin embargo, esta baja germinación se compensaría por su altísima producción de frutos y por su atracción para los frugívoros (Kostick 2016). En los bosques naturales de su área de distribución original, Europa y Asia, solo logra establecer sus plántulas en los primeros estadios sucesionales post-disturbio (especie de cicatrización) (Höltken and Gregorius 2006). En general, *P. cerasus* necesita claros de al menos 60 m<sup>2</sup> para establecerse y formar los parches de clones por rebrote que las caracterizan (Vaughan et al. 2007; Petrokas 2010). La forma de estos parches depende de varios factores (e.g., edáficos, enfermedades, perturbaciones) (Peterson and Jones 1997). Sin embargo, el tamaño de los mismos se relaciona con su antigüedad; los que poseen el clon de mayor edad son de mayor tamaño y tienen mayor cantidad de clones (Vaughan et al. 2007). Los parches de clones están muy raramente en contacto entre sí (Fernandez et al. 1994; Höltken-Gregorius 2006; Vaughan et al. 2007). Mediante estudios genéticos se determinó que los escasos casos en que clones de genética diferente forman parches contiguos, en realidad tienen diferencias mínimas dadas por mutación (Vaughan et al. 2007). Se postula que esta falta de reclutamiento por reproducción

sexual dentro de los parches de clones se debe a que la reproducción asexual en el entorno del individuo comienza mucho antes que la producción de frutos: cuando comienza la producción el área circundante ya está suficientemente sombreada por las copas de los clones. Esto dificulta la germinación, y aunque se logre el establecimiento, la plántula no tiene suficiente luz para desarrollarse (Ducci and Santi 1997; Cisneros González 2004; Cisneros and Montero 2007).

En cuanto a la maduración de los frutos y la oferta en el tiempo de *P. cerasus*, si bien la fenología puede sufrir pequeñas modificaciones por las condiciones ambientales, está fuertemente determinada por la genética y solo se encuentra sincronizada en los individuos originados por clonación. Debido a esto, si hay reproducción sexual en una población silvestre, la duración de la fructificación se puede prolongar (Ducci and Santi 1997; Rakonjac et al. 2010; Fotirić Akšić et al. 2013). Debido a sus características (e.g., gran tamaño, fuerte color rojo, concentración de azúcares) los frutos resultan muy atractivos para los frugívoros, tanto aves como mamíferos. Aunque por el tamaño de sus semillas la mayoría de los frugívoros no las dispersa, sino que se alimenta de su pulpa, los mamíferos (especialmente los zorros) son los dispersores más frecuentes a largas distancias (González-Varo et al. 2013; López-Bao et al. 2015; Bravo et al. 2019). En España, *P. avium* (cerezo dulce) es considerada nativa; pero, dado el abandono de chacras y la migración de la población humana a las ciudades, se generan poblaciones silvestres provenientes de variedades domesticadas, por lo que su abundancia aumentó de forma notoria. En pocas décadas, la especie pasó a ser la fruta dominante en la dieta de los dispersores carnívoros, por encima de las especies silvestres; incluso, haciendo aumentar la proporción de frutos en la dieta de los zorros (López-Bao et al. 2015).

En la Argentina, *Prunus cerasus*, se está expandiendo en el Parque Nacional Los Alerces (Chubut, Argentina) a partir de pequeñas chacras abandonadas que se ubicaban en su interior (Bravo et al. 2019). En las últimas décadas, la mayoría de los árboles frutales de las chacras dejaron de ser cosechados, ya sea porque se reubicaron los pobladores o porque los pobladores se volcaron a actividades relacionadas con el turismo. Dado el alcance de dispersión de las semillas, sobre todo por zorros, *P. cerasus*

alcanzó zonas en regeneración alejadas de las chacras originales y se encuentra invadiendo distintas áreas dentro del Parque Nacional Los Alerces (Bravo et al. 2019). En la actualidad, existen zonas donde *P. cerasus* ha llegado recientemente y su abundancia es baja, y otras a las que ha arribado hace algunas décadas y es abundante (Bravo et al. 2019). La invasión *P. cerasus* no sigue caminos ni cuerpos de agua, e incluye costa de lagos y zonas de laderas más alejadas, ocupando áreas dominadas por especies nativas como *Lomatia hirsuta* y *Maitenus boaria* (Bravo et al. 2019). *Prunus cerasus* también está ingresando en bosques maduros de *Nothofagus dombeysi* cuyo sotobosque fue degradado por el ganado y la madurez del dosel y la degradación del sotobosque permiten una gran llegada de luz al suelo (Bravo observación personal). A diferencia de lo que ocurre en los bosques de Europa y Asia donde las áreas en regeneración propicias para el establecimiento son claros de decenas o cientos de metros cuadrados (Höltken and Gregorious 2006; Song et al. 2008; Petrokas 2010), en el bosque patagónico, las áreas propicias pueden abarcar desde decenas hasta cientos o miles de hectáreas debido a la dinámica de disturbios (sobre todo, fuego), que se ha incrementado en los últimos años (Veblen and Lorenz 1988; Raffaele and Veblen 1998; Veblen et al. 2003).

Con el objetivo de evaluar cómo la presentación de frutos de *P. cerasus* puede modificarse a medida que se produce la expansión de la especie, realizamos estudios fenológicos y de distribución en áreas de alta y baja abundancia de *P. cerasus*. Nuestra hipótesis es que a medida que la especie se establece en las distintas áreas, la oferta de frutos se incrementa en tiempo y espacio por la contribución diferencial de los mecanismos de reproducción sexual y asexual. Esperamos un incremento en el área que ofrece frutos al avanzar el establecimiento de la especie debido al rápido reclutamiento de individuos que se logra por rebrote (asexual) a partir de los individuos establecidos previamente por germinación (sexual). Los individuos originados por clonación alrededor de un individuo mayor generarán un aumento en el tamaño del parche que ofrece frutos, pasando de ser solo la copa de un árbol a un parche completo, con alta densidad de copas, ofreciendo frutos en forma sincronizada, patrón característico de los clones. Por otra parte, debido a la fructificación asincrónica de los individuos originados por reproducción sexual, la duración de la fructificación se

extenderá durante varias semanas en áreas donde la población se haya establecido principalmente por germinación.

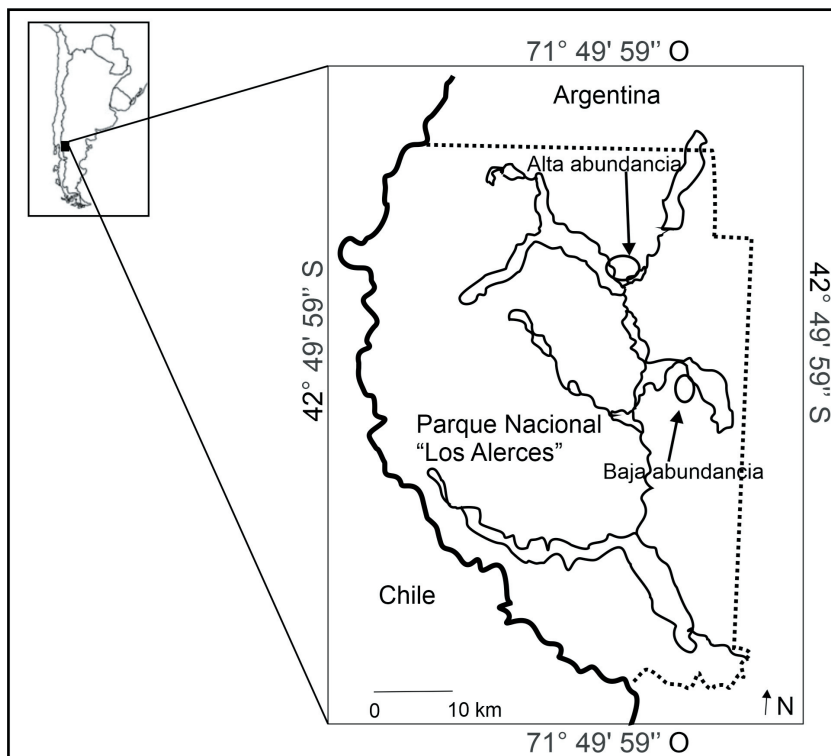
## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

El estudio se desarrolló en el Parque Nacional Los Alerces (PNLA), ubicado en el noroeste de Chubut, Argentina (Figura 1). Los bosques en esta área protegida pueden estar dominados por distintas especies de *Nothofagus* spp. o coníferas como *Austrocedrus chilensis*, dependiendo de la humedad y la altitud (Éskuche 1968; Dimitri 1972). Además, dado que el bosque patagónico se caracteriza por tener una dinámica asociada a disturbios (e.g., avalanchas, caídas de árboles, incendios) (Veblen et al. 1992; Kitzberger et al. 1995, 1997), es común encontrar extensas áreas en diferentes estadios sucesionales. En esos estadios dominan inicialmente especies rebrotantes o de rápida colonización como *Lomatia hirsuta* y *Maytenus boaria* (Veblen and Lorenz 1988; Raffaele and Veblen 1998; Veblen et al. 2003). En las mismas áreas, así como en otras que fueron sujetas a disturbio, es donde logra ingresar *P. cerasus*, caracterizada como pionera (Höltken and Gregorious 2006; Song et al. 2008; Petrokas 2010; Bravo et al. 2019).

Dentro del área que luego (1937) constituiría el Parque Nacional existieron pequeñas chacras establecidas por personas de diversas nacionalidades; en particular, europeos que accedían desde Chile trayendo ganado (Orellana Ibáñez and Novella 2018) (Figura 1). Con el tiempo, algunas incorporaron pequeñas plantaciones de frutales como *P. cerasus* (Orellana Ibáñez and Novella 2018). Estos árboles y otros incorporados más recientemente por emprendimientos turísticos son la fuente original de la invasión que hoy se encuentra en estado de expansión dentro del parque (Bravo et al. 2019). En este contexto, trabajamos en dos zonas que ofrecen frutos, pero que representan distinto grado de avance de la invasión: una zona con mayor densidad de individuos e individuos de mayor edad (alta abundancia), y otra donde la especie llegó más recientemente, que posee individuos más jóvenes y menos abundancia de la especie (baja abundancia). En ambas zonas encontramos heces de zorros con semillas de *P. cerasus* y observamos aves alimentándose de estos frutos.

**Alta abundancia.** La chacra de la familia Mermoud estaba asentada en el valle del río Menéndez, a orillas de Lago Verde (Orellana Ibáñez and Novella 2018). Esta chacra, que dejó de funcionar a principios de los '90, hoy



**Figura 1.** Ubicación del Parque Nacional Los Alerces. Detalle de la localización de las áreas invadidas utilizadas en este estudio.

**Figure 1.** Location of Los Alerces National Park. Details of the location of invaded areas used in the present study.

es un área con alta abundancia de *P. cerasus*. Los árboles que originalmente ocupaban un pequeño sector dentro del huerto de frutos aledaño a la casa, en la actualidad se distribuyen en todo el valle del Río Menéndez y sobre el faldeo del cerro Alto el Petiso. En esta área se pueden ver parches de rebrote, caracterizados por una alta densidad de clones de distintas edades, muchos de los cuales florecen y fructifican, pero cuyos diámetros no superan los 4 cm.

**Baja abundancia.** Unos 20 km al sur sobre la orilla oeste del Lago Futalaufquen, en Puerto Bustillo, se encuentra otra chacra abandonada con presencia de *P. cerasus*. A partir de esta, la especie invasora ingresó recientemente a un área en recuperación ubicada a 1.5 km. Los individuos de esta zona son más jóvenes que los del área de alta abundancia, y si bien comenzaron a rebrotar, solo dos muestran clones a su alrededor.

#### *Oferta de frutos en el espacio*

Entre noviembre y diciembre 2022 se procedió a la búsqueda y medición de individuos reproductivos de *P. cerasus* en las dos áreas antes descriptas. En el área de baja abundancia se procedió a buscar sistemáticamente dentro de un sector de ~7 ha. Para ello, instalamos en el centro una grilla de 5 ha, con transectas cada 20 m, y recorrimos cada cuadrante relevando la presencia de individuos dando frutos. Ampliamos el área de búsqueda en torno a la grilla realizando transectas, utilizando sendas de turismo, caminos, áreas circundantes a las construcciones y la costa del lago. En el área de alta abundancia se localizaron todos los individuos adultos (reproductivos) de *P. cerasus* a lo largo de una transecta de 1 km de largo y 40 m de ancho.

A fin de determinar en qué proporción se puede ampliar el área de la copa (i.e., parche de oferta de frutos) debido a la presencia de un parche de clones en torno al árbol principal y cómo puede variar a medida que crece el árbol, se midió el diámetro de la copa y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de los individuos encontrados en ambas áreas. En torno a los individuos más longevos (DAP > 10 cm) se encontraban agrupados individuos de menor porte (clones) del individuo principal. En esos casos se midió el DAP y la copa del individuo mayor del grupo, y los diámetros mayor y menor del parche de rebrotes fructificantes que lo rodeaba, ya que observamos que poseían una forma ovalada (por lo general,

con orientación este-oeste). Del mismo modo que se reporta para *P. cerasus* en bosques templados de Gran Bretaña (Vaughan 2007), en el PNLA, los parches de clones se encontraron distanciados uno de otro en la mayoría de los casos. En los dos casos que observamos continuidad entre parches, siguiendo las recomendaciones de Ducci y Santi (1998), usamos las diferencias en el estadio fenológico entre individuos pertenecientes a un grupo de clones y al otro como proxy de diferencias entre los parches.

Para evaluar si era relevante la cantidad de frutos que estaban ofreciendo los clones al momento del estudio respecto a la oferta del árbol principal, realizamos una estimación de la producción. Dado que algunos clones son pequeños y producen escasos frutos que caen o son removidos rápidamente, lo que podría llevar al error de considerarlos como no reproductivos, se estimó la cantidad de frutos producida por los clones contabilizando las flores. Se contabilizaron las flores en 30 individuos de distinto DAP, elegidos al azar de distintos parches de ambas áreas. Para los individuos con mayores copas se realizó una estimación contabilizando la cantidad de flores en dos ramas y multiplicando por el número de ramas. Debido al aumento del error en los conteos al incrementarse el volumen de la copa y la altura del individuo, en el caso del individuo mayor que da origen al parche no se realizaron estimaciones precisas del número de flores, pero se estableció que en todos los casos era mayor a 1000 flores, por contar con más de 300 flores por ramas y más de 4 ramas conformando la copa.

Con el objetivo de caracterizar los parches de clones, se evaluó la densidad de individuos dentro de los mismos y la abundancia relativa de la especie respecto a otras. Para ello, en la zona de alta abundancia se seleccionaron 10 parches al azar y se estableció en cada uno una transecta de 5 m de largo por 3 m de ancho. En cada transecta se contabilizó el total de individuos con una altura > 10 cm de altura de *P. cerasus* y de la especie arbórea nativa dominante en el dosel que la acompañaba en el parche.

#### *Oferta de frutos en el tiempo*

La estimación y el análisis de la fenología de frutos se realizó siguiendo los procedimientos propuestos por Morellato et al. (2000) y Borchert et al. (2002). Entre noviembre 2020 y mayo 2021, y noviembre 2021 y mayo 2022

se realizaron registros de fenología cada 15 días sobre 19 individuos con más de 15 cm de DAP encontrados a lo largo de una transecta de 1 km de largo y 40 m de ancho en la zona de alta abundancia, y los 5 individuos con iguales características presentes en 12 ha del área de baja abundancia. Se consideraron dos fenofases: frutos maduros y frutos cayendo. Los primeros mostraban una coloración rojo brillante y se requería ejercer presión para retirarlos del árbol; en este estadio solo las aves consumen los frutos. Los segundos mostraron un color morado oscuro y caían por su propio peso o ante una mínima manipulación; es el estadio que habilita la disponibilidad para los frugívoros terrestres. Para calcular la intensidad de cada fenofase observamos con binoculares la copa desde distintas direcciones y categorizamos los individuos en una escala de 0 a 4, representando el porcentaje estimado de copa que ocupaba cada fenofase: 0=ausencia de la fenofase; 1=presencia de la fenofase con una magnitud entre 1-25%; 2=presencia de la fenofase con una magnitud entre 26-50%; 3=presencia de la fenofase con una magnitud 51-75%, y 4=presencia de la fenofase con una magnitud entre 76-100%. Con estos valores se calculó el índice de Fournier (FI) (Fournier 1974), que suma los valores de todos los individuos en cada observación y los divide por el máximo valor posible para la suma (número de individuos por cuatro). Para expresarlo en porcentaje, se lo multiplica por 100.

$$FI = (\sum x_i / [n * 4]) * 100 \quad \text{Ecuación 1}$$

Es decir, el máximo valor es 100 y se alcanza cuando todos los individuos están sincronizados y alcanzan la máxima magnitud de la fenofase en cuestión al mismo tiempo.

#### *Análisis de datos*

La relación del DAP con el área de la copa, el área del parche y la producción de frutos se analizaron mediante regresiones lineales de Pearson. Las distribuciones de las ofertas de frutos maduros y cayendo en cada sitio y para cada año estudiado se compararon mediante la prueba de Wallraff, que permite evaluar si dos muestras tienen la misma dispersión (Zar 1996). Finalmente, las curvas de intensidad de las fenofases para cada sitio y año fueron comparadas utilizando pruebas de Kolmogorov-Smirnov. Mediante la prueba de Barlett evaluamos la homocedacia. Todos los análisis se realizaron con el programa R, versión 4.3.1 (R Development Core Team 2023), utilizando el paquete Circular Statistics

(version 0.5-0) (Agostinelli and Lund 2023) para realizar la prueba de Wallraff.

## RESULTADOS

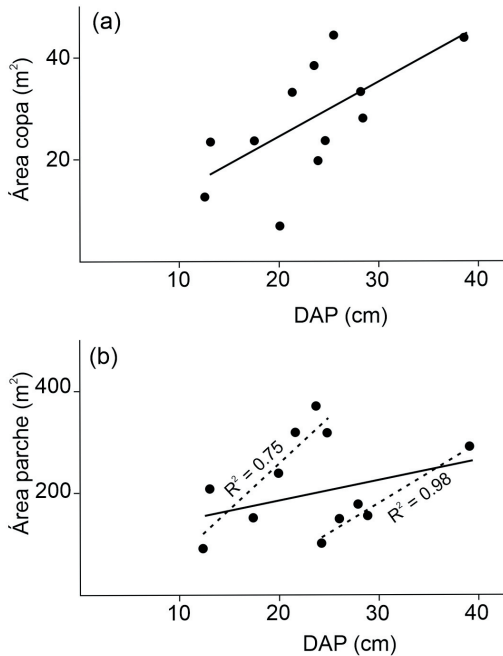
### *Oferta de frutos en el espacio*

En el área de baja abundancia, a pesar de la intensidad del muestreo realizado, detectamos solo 5 individuos de *P. cerasus*. Todos los individuos presentaron estolones con brotes de pequeños clones, y en algunos de ellos, 1 o 2 clones capaces de fructificar. Solo los dos individuos mayores con 25 y 30 cm de DAP, mostraron parches de clones desarrollados y de suficiente porte como para fructificar. Estos individuos mostraron áreas de copas de 19.6 y 33 m<sup>2</sup>, con parches de 97 y 110 m<sup>2</sup>, respectivamente. A esto se suma un parche denso de 131.88 m<sup>2</sup> que se originó en torno a un individuo muerto (fracturado). El resto de los individuos tuvo áreas de copas de entre 3 y 12.5 m<sup>2</sup>.

En el área de alta abundancia encontramos 12 individuos dentro de la transecta con el parche de clones desarrollado y floreciendo. También hubo clones pequeños que aún no presentaban flores. El área de las copas varió entre 7 y 44 m<sup>2</sup>; los DAP, entre 12.5 y 38.5 cm, y los parches, de 90 a 371 m<sup>2</sup>. El área de la copa se relacionó linealmente con el DAP de los individuos (Figura 2a) ( $R^2_{aj} = 0.4$ ,  $n=12$ ,  $P=0.02$ ), pero no así el tamaño del parche (Figura 2b) ( $R^2_{aj} = 0.01$ ,  $n=12$ ,  $P=0.3$ ). Se detectaron individuos que poseían un desarrollo de parche mucho mayor al promedio, pero con DAP similar. Sobre esa base se definieron dos grupos (Figura 2b) que se ajustaron a dos rectas de similar pendiente ( $F=1.1$ ,  $P=0.3$ ,  $gl=1$ ) para la relación entre el incremento del parche con el aumento del DAP.

El parche de clones incrementó de tres a 32 veces el área que ofrece frutos en relación con el área ocupada por la copa del individuo original. En promedio, la copa del individuo original representó  $14.22 \pm 7.28\%$  del parche, variando entre el 3 y el 31%. La oferta de frutos de un clon fue muy inferior (3-100 flores/copa) a la del individuo original (>1.000 frutos), y correlacionó con el DAP de los clones (Figura 3) ( $R^2_{aj} = 0.52$ ,  $n=30$ ,  $P<0.0001$ ).

Dentro de los parches, la densidad de *P. cerasus* fue  $1.23 \pm 0.68$  individuos/m<sup>2</sup>, variando entre 2.47 y 0.7 individuos/m<sup>2</sup>; esta fue la especie más abundante en el 80% de los parches evaluados. La especie nativa más



**Figura 2.** Relación entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) de los individuos originales de *P. cerasus* con el área de su copa (a) y el área ocupada por sus parches de rebrotes (b). Las líneas punteadas en (b) representan las regresiones lineales a las que ajustan los dos subgrupos de individuos que se formaron.

**Figure 2.** Relation of diameter at breast height (DBH) of original individuals of *P. cerasus* with their crown area (a) and the area occupied by their patch of clones (b). The dotted lines in (b) represent the linear regressions fitted to the two subgroups of individuals that were formed.

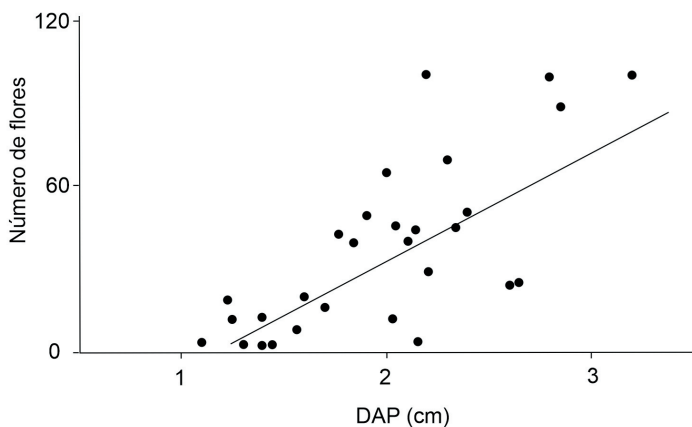
abundante dentro de los parches fue *L. hirsuta*, con la excepción de un caso en el que fue *M. boaria*. Las especies nativas mostraron una densidad promedio dentro de los parches de  $0.75 \pm 0.79$  individuos/m<sup>2</sup>, variando entre 0 y 1.67 individuos/m<sup>2</sup> para *L. hirsuta* y entre 0 y 2.4 individuos/m<sup>2</sup> para *M. boaria*.

### Oferta de frutos en el tiempo

En la zona donde la invasión se encuentra avanzada (área de alta abundancia), los frutos estuvieron disponibles durante 3 meses para los dispersores aéreos y hasta 5 meses para los terrestres (Figura 4). En la zona donde la invasión está comenzando (área de baja abundancia), la oferta se limitó a 1 o 2 meses como máximo (Figura 4). No hubo diferencias entre años en cuanto a la distribución de la oferta de frutos en el tiempo para ninguna de las fenofases evaluadas, ni en la zona de alta abundancia (maduros: Wallraff=1.48,  $P=0.22$ ,  $gl=1$ ; cayendo: Wallraff=2.36,  $P=0.12$ ,  $gl=1$ ) ni en la zona de baja abundancia donde la invasión está comenzando (maduros: Wallraff=1.16,  $P=0.20$ ,  $gl=1$ ; cayendo: Wallraff=0.17,  $P=0.68$ ). Sin embargo, las diferencias entre los sitios no siempre fueron estadísticamente significativas (Figura 4). En cuanto a la intensidad de cada fenofase (proporción de individuos cursando la fenofase al mismo tiempo), en general fue menor y sostenida en el tiempo en la zona con la alta abundancia (Figura 5). No hubo diferencias entre años para ninguna de las fenofases evaluadas ni en la zona de alta abundancia (maduros: K-S=0.22,  $P=0.4$ ; cayendo: K-S=0.11,  $P=0.98$ ) ni en la zona de baja abundancia (maduros: K-S=0.11,  $P=0.79$ ; cayendo: K-S=0.11,  $P=0.73$ ).

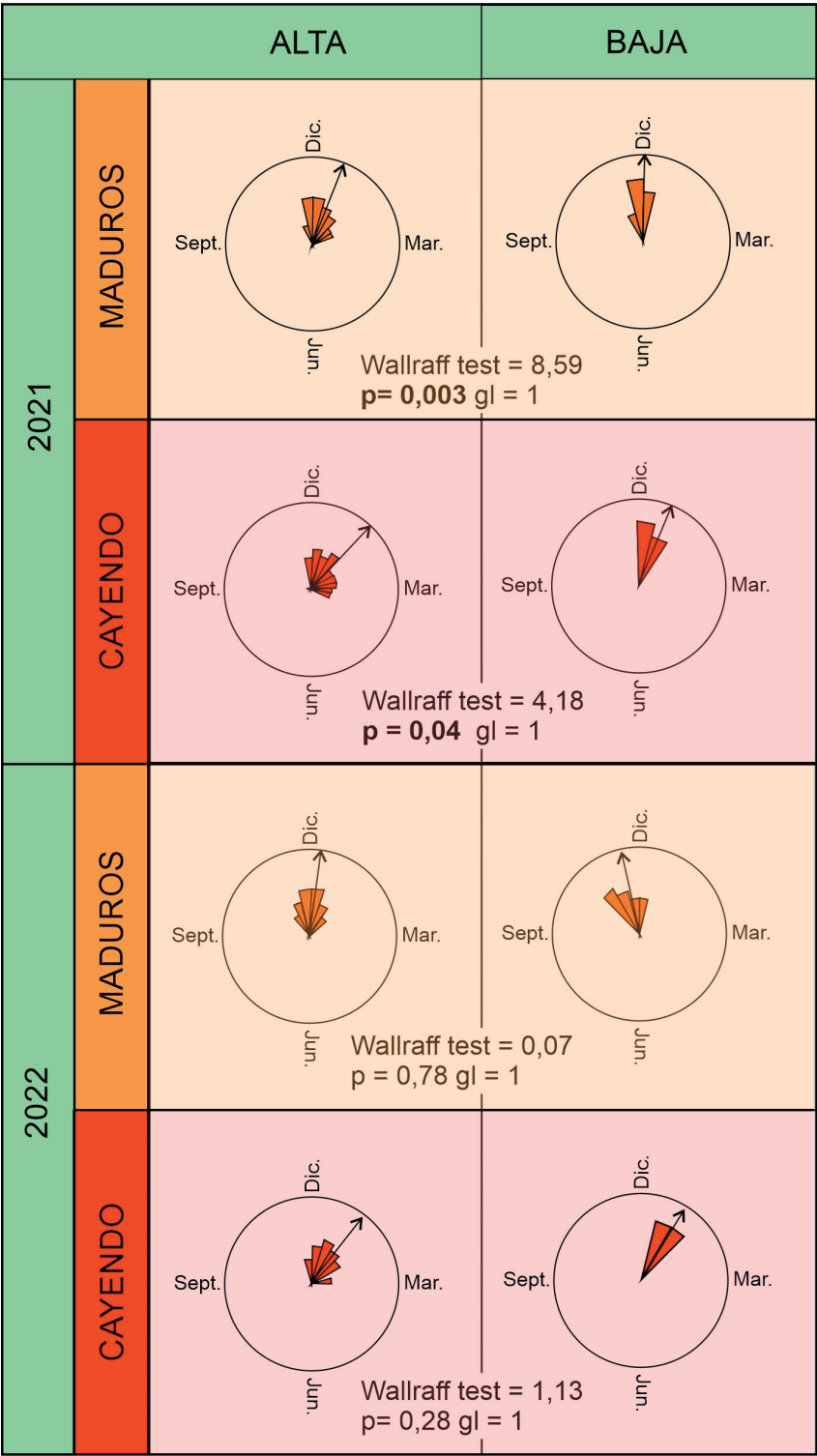
## DISCUSIÓN

Nuestro trabajo describe por primera vez cómo la reproducción sexual y la asexual interactúan con la atracción de potenciales dispersores de semillas. Ambos tipos de reproducción fueron relevantes para incrementar distintos aspectos de la oferta de frutos: mientras la reproducción asexual



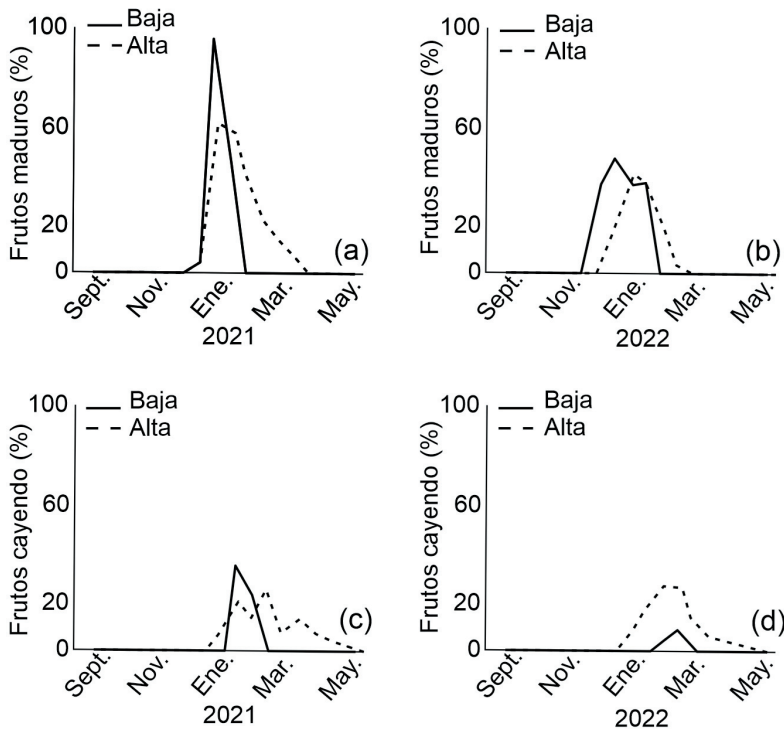
**Figura 3.** Relación entre la producción de flores y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de los clones.

**Figure 3.** Relationship between the number of flowers and diameter at breast height (DBH) of clones.



**Figura 4.** Distribución quincenal de frecuencias e intensidad de las fenofases de los frutos de *P. cerasus* al madurar, para los dos años del estudio (2021-2022), para el sitio de alta y el de baja abundancia. Las distribuciones circulares de los dos sitios para cada fenofase y año se compararon mediante la prueba de Wallraff. Se indican en negrita las diferencias significativas ( $P>0.05$ ).

**Figure 4.** Fortnightly distribution of frequencies and intensity of ripe fruits phenophases of *P. cerasus* in both sites, during the two years of the study (2021-2022), for the high and low abundance sites. Circular distributions of both sites for each phenophase and year was compared using Wallraff test. Significant differences are indicated in bold ( $P>0.05$ ).



**Figura 5.** Valoraciones quincenales del índice de Fournier para cada fenofase de los frutos maduros de *P. cerasus*: frutos maduros 2021 (a), frutos maduros 2022 (b), frutos cayendo 2021 (c), frutos cayendo 2022 (d). La línea continua corresponde al sitio donde la abundancia es baja; la línea punteada, al sitio donde es alta. En todos los casos, las curvas fueron significativamente distintas  $P < 0.01$  (prueba de Kolmogorov-Smirnov).

**Figure 5.** Fortnightly valuations of the Fournier index for each phenophase of ripe fruits of *P. cerasus*: ripe fruits 2021 (a), ripe fruits 2022 (b), falling fruits 2021 (c), falling fruits 2022 (d). The continuous line represents the site where abundance is low; the dotted line, the site with high abundance. In all the cases, curves were significantly different  $P < 0.01$  (Kolmogorov-Smirnov test).

aumenta la oferta en el espacio, la sexual lo hace en el tiempo. La reproducción asexual incrementó en varias veces el área de oferta de frutos en relación con la copa del individuo original. Si bien el tamaño del área ocupada por los rebrotes se relacionó con el tamaño de la copa de los árboles y con el DAP, existieron distintas estrategias de asignación de recursos, como ocurre con otras especies que presentan reproducción sexual y asexual (Ronsheim and Bever 2000; Charpentier 2002; Zhang and Zhang 2007). Lamentablemente, a pesar de haber incrementado el esfuerzo de muestreo, debido al bajo número de individuos con parche desarrollado en la zona de baja abundancia solo pudimos evaluar la relación entre el DAP del individuo original, su copa y parche de rebrote asociado para los individuos de la zona de alta abundancia. Hubo algunos individuos que asignaron, en proporción, más recursos a la reproducción asexual, mostrando parches de rebrote mucho más extensos que otros con similar DAP. Dado que la pendiente de las curvas fue la misma, la diferencia de asignación no sería el ritmo de crecimiento del parche en relación con el crecimiento del individuo (DAP), sino en relación con cuándo o cómo se inicia la formación del parche. Aparentemente, algunos individuos podrían comenzar a extender estolones de

forma mucho más temprana que otros (menor DAP) o a producir en el inicio estolones más extensos (mayor parche inicial) que los otros. Las diferencias encontradas podrían estar dadas por la alta diversidad que se genera a partir de la reproducción sexual, ya que tanto para *P. cerasus* como para *P. avium* se encontró que numerosas características fenotípicas están determinadas por la genética y varían entre los genomas de distintos grupos clonales (Rakonjac et al. 2010; Vaughan et al. 2007). Se ha visto en estas y otras especies que tales características determinadas por la genética del individuo pueden, a la vez, ser moldeadas por el ambiente (Ronsheim and Bever 2000; Fischer and van Klunen 2001; Charpentier 2002; Zhang and Zhang 2007; Fotirić Akšić et al. 2013). Las condiciones ambientales también podrían ser responsables del incremento de la reproducción asexual. Por ejemplo, el individuo con el parche de reproducción asexual más grande en proporción a su DAP se encontraba bajo la sombra de un Coihue (*Notofagus dombeyi*), justo al borde del área en recuperación con alta luminosidad, impactado por las actividades antrópicas. Es decir, se encontraba en condiciones distintas a la mayoría de los individuos dentro del parque (Bravo et al. 2019), y poco apropiada para el crecimiento de especies pioneras y

para la producción de frutos (Song et al. 2008; Petrokas 2010). Es probable que en condiciones de menor luminosidad, los recursos se direccionen preferencialmente a extender los estolones por sobre el desarrollo del individuo.

En bosques antiguos del Reino Unido se encontró que tanto en áreas sometidas a manejo y explotación forestal como en áreas sin manejo ni explotación, el tamaño de los parches de clones de *P. avium* se correlaciona de manera positiva con la edad de los individuos más antiguos que lo conforman (Vaughan et al. 2007). En nuestro estudio también encontramos que a medida que se incrementa el DAP del árbol principal, estimador habitual de la edad en árboles, aumenta el tamaño de su parche de clones. De hecho, en el área de baja abundancia donde la invasión es más reciente (i.e., menos individuos y de menor DAP), los parches recién se están formando y, por lo mismo, pudimos medirlos solo en dos individuos. Como discutimos previamente en el presente estudio, si bien se encontró que otros factores pueden influir en el tamaño del parche, hay que considerar que son situaciones diferentes. En el Reino Unido, la especie fue introducida hace más de 1000 años por los romanos (Cisneros González 2004); en nuestro caso, hace apenas décadas. Por lo tanto, en UK, los parches que se evalúan son antiguos y los árboles originales desaparecieron hace mucho tiempo, quedando hoy agrupamientos de individuos de gran porte en distintas áreas del bosque; al estudiar su genotipo y observar su fenología, resultan ser clones, un patrón más evidente en las áreas de bosque sin manejo (Vaughan et al. 2007).

Para otras especies de *Prunus* se ha postulado que dentro de un parche de clones se pueden encontrar individuos generados por germinación debido a la gran cantidad de semillas que las aves pueden dispersar en cercanía del árbol original. Por ejemplo, en el caso de la invasión por el cerezo de Santa Lucía (*Prunus mahaleb*) en la provincia de Buenos Aires, se encontró un patrón de agrupamiento similar de individuos jóvenes en torno a uno principal, dado no por rebrote sino por la baja dispersión de sus semillas durante los primeros años de fructificación (Amodeo and Zalba 2013). Sin embargo para *P. avium* y *P. cerasus*, la bibliografía indica que no es factible que se produzca reclutamiento

de individuos por germinación dentro de un parche, dado que cuando el árbol comienza a producir frutos, los clones generan un entorno sombreado. Debido a esto, aunque hubiera germinación y los individuos pudieran tolerar la sombra en los primeros años, no logran crecer de forma adecuada sin buena luz al cabo de 2 a 5 años (Cisneros González 2004; Cisneros and Montero 2007).

Las especies nativas que encontramos co-dominando con *P. cerasus* también se caracterizan por ser pioneras y por generar sotobosques sombríos que dificultarían aun más el establecimiento de plántulas de *P. cerasus* por germinación. Los bosques dominados por *L. hirsuta* tienden a ralearse al cabo de unas décadas, dando lugar a claros que permiten el avance de la sucesión (Veblen et al. 1992; Kitzberger 2012). Los clones de *P. cerasus* producidos por rebrote tienen una mayor tolerancia al sombreado y pueden capitalizar la luz rápidamente cuando se abren claros en el dosel (Cisneros González 2004; Cisneros and Montero 2007). A futuro, esta veloz respuesta a la luz podría obstaculizar el establecimiento de las especies nativas. Las condiciones de falta de luz en el sotobosque hacen aun más relevante cualquier característica que pueda ayudar a incrementar el atractivo para los dispersores, como las que estudiamos en el presente trabajo.

Por otro lado, los frutos de *P. cerasus* son varias veces más grandes que los de las nativas en el bosque andino-patagónico, y eso aumenta su atractivo para los frugívoros. Al mismo tiempo, tanto mamíferos como aves se alimentan de frutos en parches que representan una mayor oferta, algo que a menudo está determinado por el tamaño de los frutos (Malizia 2001; Moegenburg and Levey 2003; Guitián and Munilla 2010). Los parches de *P. cerasus* en el parque representaron extensas áreas (90-370 m<sup>2</sup>) de oferta de frutos, aunque la producción de cada clon fue escasa. Sin embargo, la densidad de clones dentro de un parche fue alta, lo que permitiría que al inicio de la fructificación exista un gran parche muy atractivo ofreciendo frutos (Blendinger et al. 2008). Estos parches extensos serían fácilmente ubicables tanto para los frugívoros aéreos como para los terrestres. Aunque el parche se achica a medida que avanza el período de fructificación, limitándose al individuo central, este parche ya habría sido localizado por los frugívoros; incluso, ese único individuo central poseería una oferta de frutos varias veces superior a la de las

especies nativas (Hoermann 2013). De esta forma, el parche estaría actuando como una caja de resonancia del individuo original para la atracción de frugívoros al inicio del período de oferta de frutos y por el momento no estaría incrementando en realidad significativamente la cantidad de frutos.

Otro aspecto que vuelve atractivo un recurso para un frugívoro es un tiempo prolongado de fructificación (Gosper 2004; Buckley et al. 2006; Palacio et al. 2021). De acuerdo con distintos autores, una de las características con mayor variabilidad entre distintos genotipos tanto de *P. avium* como *P. cerasus* es el tiempo de maduración de los frutos, una de las razones por las que las plantaciones comerciales de cerezas ácidas y dulces se deban realizar a partir de clonación o esquejes (Rakonjac et al. 2010; Fotirić Akšić et al. 2013). Nuevamente, además del componente genético existe un aumento en la variabilidad dado por la interacción del genoma y por las condiciones ambientales; esto puede generar cambios entre años según las condiciones climáticas (Rakonjac et al. 2010). En el presente estudio se pudo ver que al aumentar el número de individuos originados por germinación (19 individuos en la zona de alta abundancia vs. 5 en la de baja abundancia), la oferta de frutos en el tiempo se prolongó significativamente, extendiéndose a lo largo de toda la temporada de fructificación. Si bien la intensidad de la fructificación disminuyó, no significa que la oferta haya sido baja, sino que da cuenta, precisamente, de la asincronía entre parches, dado que no todos los individuos están ofreciendo frutos a un mismo tiempo sino de manera sucesiva. En contrapartida, las especies nativas de frutos carnosos presentan períodos de fructificación acotados (Lediuk et al. 2014). Algunas de ellas pueden estar representadas por decenas o por cientos de individuos en áreas como las evaluadas (e.g., *Aristotelia chilensis*, *Ribes magellanicum*); sin embargo, nunca ofrecen frutos más allá de 2 o 3 semanas por temporada reproductiva (Lediuk et al. 2014). Esta alta variabilidad fenológica de *P. cerasus* en cuanto al período de fructificación, sumada a la generación de parches con fructificación sincrónica dada por la reproducción asexual, puede ser de alto valor evolutivo pues otorga plasticidad adaptativa; no obstante, es un problema para la producción comercial de frutos y vuelve a las especies especialmente riesgosas como invasoras al ser introducidas a una nueva área (Fischer and van Kleunen 2001; Silvertown 2008).

Es probable que en el futuro, la dinámica de la invasión que está comenzando en el PNLA sea similar a lo descrito para el Reino Unido respecto de las áreas de bosque sin manejo (Vaughan et al. 2007). Se podría esperar que a medida que los árboles grandes mueran, los rebrotes aumenten su tamaño e independencia y produzcan sus propios rebrotes, generando una marcada distribución agrupada para la especie dentro del bosque (Vaughan et al. 2007). Si esto ocurre, los resultados encontrados en relación con la oferta de frutos se intensificarían. Dado que los clones aumentan rápidamente la producción de flores cuando comienzan a crecer (e.g., en torno a 100 flores cuando alcanzan los 2.5 cm DAP), es esperable que a medida que pasen los años, los parches aumenten la atracción de frugívoros, así como la cantidad de frutos que aportan. Un aspecto fenológico a destacar en el contexto de un escenario de cambio climático es que observamos individuos en los que los frutos no llegan a madurar antes de que comiencen las heladas. Si estas se atrasaran como resultado del aumento de las temperaturas previstos por la mayoría de los escenarios de cambio climático, *P. cerasus* podría presentar una temporada de oferta de frutos aun más extendida.

En la bibliografía se reconoce que el potencial de *P. cerasus* como especie invasora estaría dado por su variabilidad elevada, su plasticidad asociada y por poseer reproducción sexual y asexual (Buckley et al. 2006). Estas características le permiten aumentar el número de propágulos y ocupar espacios en un área, a la vez que alcanza áreas alejadas (Buckley et al. 2006). Este trabajo postula que contar con ambos tipos de reproducción y una alta variabilidad fenológica también le conferiría ventajas desde perspectivas menos estudiadas como la atracción de dispersores de semillas. Esto implicaría que la especie puede alcanzar más fácilmente nuevas áreas en regeneración, aptas para su reclutamiento. Cómo se observó en España con *P. avium* (López-Bao et al. 2015), en el Parque Nacional Los Alerces, *P. cerasus* podría generar una disrupción en la relación de los dispersores con las especies nativas, potencialmente llegando a afectar la dispersión de todas las especies nativas a lo largo de la temporada de fructificación. Este patrón se hace más pronunciado debido a que los zorros, principales dispersores de larga distancia en estos bosques, se encuentran particularmente atraídos por *P. cerasus* (Bravo et al. 2019).

AGRADECIMIENTOS. Estamos especialmente agradecidos a los revisores anónimos y a la editora por los comentarios sobre las primeras versiones del trabajo. A los guardapaques Laura Fenoglio y Pedro Cenoz, y a la Dra.

Cecilia Núñez. Este trabajo fue financiado parcialmente por FONCyT PICT 2013-0948, CONICET e IDEA WILD. Los autores agradecen a la Administración de Parques Nacionales por las autorizaciones de trabajo.

## REFERENCIAS

- Agostinelli, C., and U. Lund. 2023. R package 'circular': Circular Statistics (version 0.5-0). URL: [cran.r-project.org/package=circular](https://cran.r-project.org/package=circular).
- Amodeo, M. R., and S. M. Zalba. 2013. Wild cherries invading natural grasslands: Unraveling colonization history from population structure and spatial patterns. *Plant Ecology* 214:1299-1307. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0252-4>.
- Baskin, C. C., and J. M. Baskin. 1998. *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier.
- Bittebiere, A.-K., M.-L. Benot, and C. Mony. 2020. Clonality as a key but overlooked driver of biotic interactions in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 43:125510. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125510>.
- Blendinger, P. G., B. A. Loiselle, and J. G. Blake. 2008. Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the Upper Amazon. *Oecologia* 158:273-283. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1146-3>.
- Bollen, A., L. Van Elsacker, and J. U. Ganzhorn. 2004. Tree dispersal strategies in the littoral forest of Sainte Luce (S.E. Madagascar). *Oecologia* 139:604-616. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1544-0>.
- Borchert, R., G. Rivera, and W. Hagnauer. 2002. Modification of Vegetative Phenology in a Tropical Semi-deciduous Forest by Abnormal Drought and Rain. *Biotropica* 34(1):27-39. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00239.x>.
- Bravo, S. P., M. O. Berrondo, and V. R. Cueto. 2019. Are small abandoned plantations a threat for protected areas in Andean forests? The potential invasion of non-native cultivated species. *Acta Oecologica* 95:128-134. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.11.002>.
- Buckley, Y. M., S. Anderson, C. P. Catterall, R. T. Corlett, T. Engel, et al. 2006. Management of plant invasions mediated by frugivore interactions. *Journal of Applied Ecology* 43:848-857. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01210.x>.
- Charpentier, A. 2002. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology* 15:521-530. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-1345-0\\_16](https://doi.org/10.1007/978-94-017-1345-0_16).
- Cisneros González, O. 2004. Autoecología del cerezo de monte (*Prunus avium* L.) en Castilla y León. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid, España. Pp. 252. <https://doi.org/10.20868/UPM.thesis.220>.
- Cisneros, O. and G. Montero. 2007. *Silvicultura de Prunus avium*. URL: [tinyurl.com/53b4x92p](https://tinyurl.com/53b4x92p).
- Clark, C. J., Poulsen, J. R., Bolker, B. M., Connor, E. F. and V. T. Parker. 2005. Comparative seed shadows of bird, monkey and wind-dispersed trees. *Ecology* 86(10):2684-2694. <https://doi.org/10.1890/04-1325>.
- Cordeiro, N. J., D. A. G. Patrick, B. Munisi, and V. Gupta. 2004. Role of dispersal in the invasion of an exotic tree in an East African submontane forest. *Journal of Tropical Ecology* 20:449-457. <https://doi.org/10.1017/S026646740400152X>.
- Dimitri, M. J. 1972. La región de los bosques andino-patagónicos, sinopsis general. INTA Colección Científica Tomo X, Buenos Aires, Argentina.
- Ducci, F., and F. Santi. 1997. The distribution of clones in managed and unmanaged populations of wild cherry (*Prunus avium*). *Canadian Journal of Forest Research* 27:1998-2004. <https://doi.org/10.1139/x97-159>.
- Engel, K., R. Tollrian, and J. M. Jeschke. 2011. Integrating biological invasions, climate change and phenotypic plasticity. *Communicative and Integrative Biology* 4(3):247-250. <https://doi.org/10.4161/cib.4.3.14885>.
- Eskuche, U. 1968. Fisonomía y Sociología de los bosques de *Nothofagus dombeyi* en la Región de Nahuel Huapi. *Vegetatio* 16:1-4. <https://doi.org/10.1007/BF00261362>.
- Fernández, R., F. Santi, and J. Dufour. 1994. Les matériels forestiers de reproduction sélectionnés de merisier (*prunus avium* L.): classement, provenances et variabilité. *Revue Forestière Française* 46:629-638. <https://doi.org/10.4267/2042/26593>.
- Fischer, M., and M. Van Kleunen. 2001. On the evolution of clonal plant life histories. *Evolutionary Ecology* 15:565-582. <https://doi.org/10.1023/A:1016013721469>.
- Fotirić Akšić, M. F., V. Raconaj, D. Nikolić, and G. Zec. 2013. Reproductive biology traits affecting productivity of sour cherry. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 48:33-41. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2013000100005>.
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Fredriksson, G. M., S. A. Wich, and Trisno. 2006. Frugivory in sun bears (*Helarctos malayanus*) is linked to El Niño-related fluctuations in fruiting phenology, East Kalimantan, Indonesia. *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 489-508. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00688.x>.
- González-Varo, J. P., J. V. López-Bao, and J. Guitián. 2013. Functional diversity among seed dispersal kernels generated by carnivorous mammals. *Journal of Animal Ecology* 82:562-571. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12024>.
- Gosper, C. R. 2004. Fruit characteristics of invasive bitou bush, *Chrysanthemoides monilifera* (Asteraceae), and a comparison with co-occurring native plant species. *Australian Journal of Botany* 52:223-230. <https://doi.org/10.1071/BT03046>.

- Gutián, J., and I. Munilla. 2010. Responses of mammal dispersers to fruit availability: Rowan (*Sorbus aucuparia*) and carnivores in mountain habitats of northern Spain. *Acta Oecologica* 36:242-247. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.01.005>.
- Hoermann, I. 2013. Flora nativa: Parque Nacional Los Alerces, Trevelin y Esquel. Dunken, Buenos Aires, Argentina.
- Howe, H. F., and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review Ecology and Systematic* 13:201-228. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>.
- Höltken, A. M., and H-R. Gregorius. 2006. Detecting local establishment strategies of wild cherry (*Prunus avium* L.). *BMC Ecology* 6:13. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-13>.
- Jeník, J. 1994. Clonal growth in woody plants: a review. *Folia Geobotanica* 29:291-306. <https://doi.org/10.1007/BF02803802>.
- Kitzberger, T. 2012. *Ecotones Between Forest and Grassland*. Springer. New York, NY, USA. Pp. 63. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3797-0>.
- Kitzberger, T., T. T. Veblen, and R. Villalba. 1995. Tectonic influences on tree growth in northern Patagonia, Argentina: the roles of substrate stability and climatic variation. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1684-1696. <https://doi.org/10.1139/x95-182>.
- Kitzberger, T., T. T. Veblen, and R. Villalba. 1997. Climatic influences on fire regimes along a rain forest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography* 24:35-47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.1997.tb00048.x>.
- Kostick, S. A. 2016. *A Survey of Winter-Hardy Prunus Species: Evaluation of Seed Germination, Seedling Establishment, and Pollen Viability*. Tesis doctoral. Universidad de Minnesota. Pp. 129. URL: <hdl.handle.net/11299/181802>.
- Kueffer, C., C. C. Daehler, C. W. Torres-Santana, C. Laverigne, J. Y. Meyer, R. Otto, and L. Silva. 2009. A global comparison of plant invasions on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12:145-161. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.06.002>.
- Lediuk, K. D., M. A. Damascos, J. G. Puntieri, and M. Svriz. 2014. Differences in phenology and fruit characteristic between invasive and native woody species favor exotic species invasiveness. *Plant Ecology* 215:1455-1467. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0402-3>.
- López-Bao, J. V., J. P. González-Varo, and J. Gutián. 2015. Mutualistic relationships under landscape change: Carnivorous mammals and plants after 30 years of land abandonment. *Basic and Applied Ecology* 16:152-161. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.12.001>.
- Lovett Doust, L. L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*): I. The Dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* 69:743-755.
- Malizia, L. R. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. *The Condor* 103:45-61. <https://doi.org/10.1093/condor/103.1.45>.
- Meyer, J. Y. 1998. Observations on the reproductive biology of *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae), an alien invasive tree on the island of Tahiti (South Pacific Ocean). *Biotropica* 30:609-624. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00101.x>.
- Moegenburg, S. M., and D. J. Levey. 2003. Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short-term responses. *Ecology* 84:2600-2612. <https://doi.org/10.1890/02-0063>.
- Morellato, L. P., D. C. Talora, A. Takahasi, C. C. Bencke, E. C. Romera, et al. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica* 32(4b):811-823. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x>.
- Nunez-Mir, G. C., Q. Guo, M. Rejmánek, B. V. Iannone III, and S. Fei. 2019. Predicting invasiveness of exotic woody species using a traits-based framework. *Ecology* 100(10):e02797. <https://doi.org/10.1002/ecy.2797>.
- Orellana Ibáñez, I. A., and M. M. Novella. 2018. Parque Nacional Los Alerces, un acercamiento a conocer su diversidad. Secretaría de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva de la Provincia de Chubut. Rawson, Chubut, Argentina.
- Palacio, F. X., J. F. Cataudela, D. Montalti, and M. Ordánod. 2021. Do frugivores exert selection on fruiting phenology? Potential scenarios across three plant populations of a Neotropical vine, *Passiflora caerulea*. *Evolutionary Ecology* 35: 555-574. <https://doi.org/10.1007/s10682-021-10121-0>.
- Peterson, C., and R. Jones. 1997. Clonality in Woody Plants: A Review and Comparison with Clonal Herbs. Pp. 263-289 in H. de Kroon and J. van Groenendaal (eds.). *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands.
- Petrokas, R. 2010. Prerequisites for the reproduction of wild cherry (*Prunus avium* L.). *Baltic Forestry* 16:139-153.
- R Development Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: [R-project.org](https://www.R-project.org).
- Raffaele, E., and T. T. Veblen. 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrub land in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9:693-698. <https://doi.org/10.2307/3237287>.
- Rakonjac, V., M. Fotirić Akišć, D. Nikolić, D. Milatović, and S. Čolić. 2010. Morphological characterization of 'Oblačinska' sour cherry by multivariate analysis. *Scientia Horticulturae* 125:679-684. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.05.029>.
- Richardson, D. M., N. Allsopp, C. M. D'Antonio, S. J. Milton, and M. Rejmánek. 2000. Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75(1):65-93. <https://doi.org/10.1017/s0006323199005435>.
- Ronsheim, M. L., and J. D. Bever. 2000. Genetic variation and evolutionary trade-offs for sexual and asexual reproductive modes in *Allium vineale* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 87:1769-1777. <https://doi.org/10.2307/2656827>.

- Sato, H. 2022. Significance of seed dispersal by the largest frugivore for large-diaspore trees. *Scientific Reports* 12: 19086. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-23018-x>.
- Silvertown, J. 2008. The evolutionary maintenance of sexual reproduction: evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Science* 169:157-168. <https://doi.org/10.1086/523357>.
- Song, G-Q., G. A. Lang, S. V. Dolgov, and K. C. Sink. 2008. Cherries. Pp 161-187 in C. Kole and T. C. Hall (eds.). *Compendium of Transgenic Crop Plants: Transgenic Temperate Fruits and Nuts*. Chapter 6. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK. <https://doi.org/10.1002/9781405181099.k0406>.
- Stoeckel, S., J. Grange, J. F. Fernández-Manjarres, I. Bilger, N. Frascaria-Lacoste, et al. 2006. Heterozygote excess in a self-incompatible and partially clonal forest tree species - *Prunus avium* L. *Molecular Ecology* 15:2109-2118. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02926.x>.
- Stuefer, J. F., B. Erschbamer, H. Huber, and J. I. Suzuki. 2002. The ecology and evolutionary biology of clonal plants: an introduction to the proceedings of Clone-2000. *Evolutionary Ecology* 15:223-230. <https://doi.org/10.1023/A:1016017822027>.
- Vaughan, S. P., J. E. Cottrell, D. J. Moodley, T. Connolly, and K. Russell. 2007. Clonal structure and recruitment in British wild cherry (*Prunus avium* L.). *Forest Ecology and Management* 242:419-430. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.059>.
- Veblen, T. T., T. Kitzberger, and A. Lara. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rainforest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3:507-520. <https://doi.org/10.2307/3235807>.
- Veblen, T. T., T. Kitzberger, E. Raffaele, and D. C. Lorenz. 2003. Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. Pp. 265-295 in T. T. Veblen, W. L. Laker, G. Montenegro and T. W. Swetnam (eds.). *Fire and Climatic Change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer, New York, New York, USA. [https://doi.org/10.1007/0-387-21710-X\\_9](https://doi.org/10.1007/0-387-21710-X_9).
- Veblen, T., and D. C. Lorenz. 1988. Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in Patagonia. *Vegetatio* 71:113-126. <https://doi.org/10.1007/BF00044825>.
- Wenny, D. G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3:51-74.
- Westcott, D. A., and C. S. Fletcher. 2011. Biological invasions and the study of vertebrate dispersal of plants: Opportunities and integration. *Acta Oecologica* 37:650-656. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.04.007>.
- Ye, X. H., F. H. Yu, and M. Dong. 2006. A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Annals of Botany* 98:187-191. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl086>.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3rd Edition, Prentice Hall, Inc., Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- Zhang, Y., and D. Zhang. 2007. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. *Frontiers of Biology in China* 2:256-262. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0036-0>.