

Universidad Nacional de Tucumán,
Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Influencia de la invasión de *Ligustrum lucidum*
sobre los factores reguladores de la descomposición
de hojarasca en el pedemonte de las Yungas de
Tucumán, Argentina**

Por

Lic. Romina Daiana Fernandez

Directora: Dra. Roxana Aragón

Co-Directora: Dra. Natalia Pérez-Harguindeguy

Instituto de Ecología Regional (UNT- CONICET)



Tucumán, Argentina

2018

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Influencia de la invasión de *Ligustrum lucidum*
sobre los factores reguladores de la descomposición
de hojarasca en el pedemonte de las Yungas de
Tucumán, Argentina**



Instituto de Ecología Regional (UNT- CONICET)



COMISIÓN ASESORA

Nombre y Apellido: Dra. Paula Tecco

Lugar de Trabajo: IMBIV- UNC

Nombre y Apellido: Dr. Ricardo Grau

Lugar de Trabajo: IER-UNT

Nombre y Apellido: Dra. Roxana Aragón

Lugar de Trabajo: IER-UNT

Nombre y Apellido: Dr. Natalia Pérez-Harguindeguy

Lugar de Trabajo: IMBIV- UNC

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:.....

Aclaración:.....

Firma:.....

Aclaración:.....

Firma:.....

Aclaración:.....

“La ciencia será siempre una búsqueda, jamás un descubrimiento real. Es un viaje, nunca una llegada”
(Karl R. Popper)

AGRADECIMIENTOS

“Si he conseguido ver más lejos, es porque me he aupado en hombros de gigantes”

(Isaac Newton)

Esta tesis ha contribuido a mi crecimiento, tanto personal como profesional, y no hubiera sido posible sin el apoyo de instituciones y de tantas personas a las que deseo agradecer aquí, todos ellos son parte de lo que soy y de lo que he logrado.

A Roxana Aragón y a Natalia Pérez Harguindeguy, por la confianza y la oportunidad que me dieron de trabajar con ellas. Soy muy afortunada por haber contado con la paciencia enorme y motivación constante de ambas directoras. Sus correcciones detalladas me inspiraban a mejorar y ayudaron a concretar esta tesis. Las dos representan para mí un ejemplo a seguir, tanto en lo personal como en lo profesional.

A CONICET, porque sin la beca no hubiera podido realizar el doctorado.

Al Instituto de Ecología Regional (IER), mi casa de estudio de posgrado, por brindarme la posibilidad de trabajar en sus instalaciones.

A la Universidad Nacional de Tucumán, en particular a la Facultad de Cs. Naturales e IML, donde sigo realizando mis estudios. A los integrantes del Doctorado en Cs. Biológicas, especialmente a Fernanda Saavedra, por su amabilidad y predisposición para todas las consultas.

A los miembros de la comisión asesora de esta tesis, especialmente a Paula Tecco, y a los miembros del tribunal evaluador, especialmente a José Camilo Bedano, por los valiosos aportes realizados que han mejorado sustancialmente el manuscrito final.

A los integrantes del IER, con quienes compartí esta etapa llena de buenos momentos. Especialmente gracias a mis amigos del IER: gopo, Gaby, Elvira, Sergio, Carlitos, Cande,

bicho, Sofi, Pato, Tobi, Pri, Ale, Juli, Pedro, Dante, soñadores de futuros tan inciertos como el mío, por la buena energía, las charlas, los abrazos y los partidos de ping-pong.

A mis amigos Sergio, Carlitos, Ale, Dante, Maca y a mis hermanas María José y Agostina por la compañía y la ayuda en el campo. A mis amigos de siempre y a los amigos nuevos que sumé a mi vida en cada curso, congreso y pasantía que hice durante el doctorado, gracias por el apoyo, consejos y el cariño.

Gracias al Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV) que fue mi segunda casa de estudios de posgrado. Particularmente, agradezco mucho a los integrantes de las cátedras de biogeografía y ecología de comunidades del IMBIV, quienes dedicaron su tiempo para escuchar mis avances de tesis y compartirme sus conocimientos en cada una de mis visitas.

Agradezco inmensamente a Laura Moreno, al Javi y a su familia, personas muy generosas que me recibieron con las puertas abiertas y me brindaron la calidez de su hogar cordobés.

Gracias a Laura Moreno, Anibal Cuchiatti y Viqui Vaieretti por la predisposición y buena onda con la que siempre me ayudaron en las distintas etapas de la tesis.

Gracias a las autoridades de PROIMI, por permitirme realizar pasantías allí y aprender un poco más de la microbiología. Especialmente a Hipólito Pajot y Analía Álvarez, quienes me dirigieron en las pasantías, y a Enzo, Pedro, Dani, Flavia y Horacio por su ayuda y los buenos momentos compartidos durante mi paso por ese instituto.

Gracias a Gonzalo, por aventurarse a acompañarme desde el comienzo del doctorado, por su ayuda en los muestreos, por su gran amor y por alentarme siempre a seguir creciendo.

Finalmente, en el corazón de los agradecimientos, están mis padres, Bety y Juan, y a mis hermanos Sofía, Martín, María José y Agostina, por su acompañamiento, confianza, motivación y amor incondicional.

Esta tesis va dedicada a mis padres, quienes son responsables en gran parte de lo que soy...

Para ellos, Mamá y Papá, siempre GRACIAS.

Publicaciones derivadas de esta tesis

Fernandez RD; Bulacio N; Álvarez A; Pajot H y Aragón R. **2017**. Fungal decomposers of leaf litter from an invaded and native mountain forest of NW Argentina. *Antonie van Leeuwenhoek*, 110:1207-1218.

Índice General

Resumen	xiv
Summary	xvi

CAPÍTULO I: *Introducción general*

1. Marco teórico.....	2
1.1.1. Impacto de las especies invasoras	7
1.1.2. La descomposición de hojarasca y los efectos de las especies exóticas invasoras sobre sus controles	9
1.1.3. Invasión en los bosques de Las Yungas de Tucumán: el caso de <i>Ligustrum lucidum</i> “ligustro”.....	13
1.1.4. Objetivo, hipótesis y predicciones generales de la tesis.....	15
1.1.5. Objetivos, hipótesis y predicciones específicas de la tesis.....	17
1.1.6. Estructura de la Tesis.....	21
1.2. Materiales y Métodos generales.....	22
1.2.1. Área de estudio.....	22
1.2.2. Selección de los sitios.....	26

CAPÍTULO II: *Descomponibilidad de especies y de mezclas naturales de hojarasca de bosques nativos e invadidos por *L. lucidum**

2.1. Introducción.....	29
2.2. Materiales y Métodos.....	34

2.2.1. Recolección y preparación de muestras de especies dominantes y mezclas.....	34
2.2.2. Descomponibilidad de hojarasca de especies dominantes, de mezclas naturales de hojarasca y descomponibilidad ponderada de las mezclas.....	35
2.2.3. Calidad de la hojarasca.....	38
2.2.3.1. Calidad de hojarasca de especies nativas y exóticas dominantes.....	38
2.2.3.2. Calidad de las mezclas naturales de hojarasca de bosques nativos y de ligustro.....	40
2.2.4. Análisis de datos.....	40
2.2.4.1. Riqueza de especies arbóreas de bosques nativos y de ligustro.....	40
2.2.4.2. Descomponibilidad y calidad de hojarasca de especies nativas y exóticas dominantes.....	40
2.2.4.3. Descomponibilidad y calidad de las mezclas naturales de hojarasca de bosques nativos y de ligustro.....	41
2.2.4.4. Asociación entre la media ponderada de descomponibilidad de las especies dominantes y la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca.....	42
2.3. Resultados.....	42
2.3.1. Riqueza y abundancia de especies arbóreas de bosques nativos y de ligustro.....	42

2.3.1. Descomponibilidad y calidad de hojarasca de especies nativas y exóticas dominantes.....	43
2.3.2. Descomponibilidad y calidad de las mezclas naturales de hojarasca de bosques nativos y de ligustro.....	47
2.3.3. Asociación entre la media ponderada de descomponibilidad de las especies dominantes y la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca.....	50
2.4. Discusión.....	51
2.5. Conclusión.....	55
2.6. Material Suplementario.....	56

CAPÍTULO III: *Ambiente local de descomposición de bosques nativos e invadidos por *L. lucidum* y su efecto sobre la descomposición*

3.1. Introducción.....	58
3.2. Materiales y Métodos.....	62
3.2.1. Diseño experimental y recolección de hojarasca.....	62
3.2.2. Análisis del ambiente local de descomposición.....	63
3.2.3. Descomposición del sustrato común y descomposición <i>in situ</i> de las mezclas de hojarasca	64
3.2.4. Análisis de datos.....	65
3.3. Resultados.....	66
3.3.1. Análisis del ambiente local de descomposición.....	66
3.3.2. Descomposición del sustrato común y descomposición <i>in situ</i> de las mezclas de hojarasca.....	69

3.4. Discusión.....	72
3.5. Conclusión.....	75

CAPÍTULO IV: *Contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición de mezclas de hojarasca de bosques nativos e invadidos por L. lucidum*

4.1. Introducción.....	77
4.2. Materiales y Métodos.....	82
4.2.1. Contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición.....	82
4.2.2. Colecta de la fauna.....	84
4.2.3. Análisis datos.....	85
4.2.3.1. Contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición.....	85
4.2.3.2. Abundancia de individuos de bolsas de malla mediana y grande.....	85
4.3. Resultados.....	86
4.3.1. Contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición.....	86
4.3.2. Abundancia de individuos de bolsas de malla mediana y grande.....	88
4.4. Discusión.....	89
4.5. Conclusión.....	92
4.6. Material Suplementario.....	94

CAPÍTULO V: *Hongos descomponedores de hojarasca de bosques nativos e invadidos por L. lucidum*

5.1. Introducción.....	96
5.2. Materiales y Métodos.....	101
5.2.1. Colecta de mezclas de hojarasca.....	102
5.2.2. Abundancia de hongos lignocelulolíticos.....	102
5.2.3. Parámetros del suelo.....	104
5.2.4. Identificación molecular de hongos ligninolíticos.....	104
5.2.5. Análisis de datos.....	105
5.3. Resultados.....	107
5.3.1. Abundancia de hongos lignocelulolíticos.....	107
5.3.2. Parámetros del suelo y su asociación con la abundancia de hongos.....	108
5.3.3. Identificación molecular de hongos ligninolíticos.....	109
5.4. Discusión.....	110
5.5. Conclusión.....	114
5.6. Material suplementario.....	115

CAPÍTULO VI: *Discusión general*

6.1. Discusión general.....	118
6.2. Futuras líneas de investigación.....	125

BIBLIOGRAFÍA.....	127
--------------------------	------------

Resumen

La invasión por especies exóticas puede alterar procesos ecosistémicos como la descomposición y el reciclado de carbono y nutrientes. En el bosque subtropical húmedo del noroeste de Argentina, gran porcentaje de los bosques secundarios están dominados por la especie exótica invasora *Ligustrum lucidum* (“ligustro”). El objetivo general de esta tesis fue analizar la influencia de la invasión del ligustro sobre los reguladores de la descomposición en bosques secundarios del pedemonte de la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Se evaluó si la descomponibilidad y la calidad difieren entre ligustro y las especies nativas y el resto de las exóticas abundantes, entre el conjunto de especies nativas y el conjunto de especies exóticas y entre las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro y bosques nativos (Capítulo II). Luego, se evaluó el ambiente local de descomposición de bosques de ligustro y nativos, la descomposición de un sustrato común y su asociación con variables del ambiente local y se comparó la descomposición *in situ* de las mezclas producidas por ambos tipos de bosque y su asociación con la descomposición del sustrato común y con la descomponibilidad de las mezclas (Capítulo III). Conjuntamente, se analizó la contribución relativa de la meso y macrofauna en la descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca de bosques nativos y de ligustro (Capítulo IV). Finalmente, se evaluó la abundancia de hongos lignocelulolíticos, su relación con variables edáficas y la composición de hongos ligninolíticos en las mezclas de hojarasca de ambos bosques (Capítulo V). Los resultados mostraron que ligustro presentó mayor descomponibilidad que las especies nativas. Además, debido a la gran abundancia y a la mayor descomponibilidad de la hojarasca de ligustro, su invasión aumentó la descomposición a nivel comunitario. Si bien los bosques de ligustro presentaron mayor amplitud térmica en la interfase suelo-hojasca, menor profundidad de mantillo y menor

humedad, estos cambios en las condiciones del ambiente local no influyeron en las tasas de descomposición del sustrato común y de las mezclas. En los bosques de ligustro solo la macrofauna tuvo efecto en la descomposición de sus mezclas de hojarasca, mientras que, en bosques nativos, tanto la meso como la macrofauna tuvieron una contribución significativa en la descomposición de sus mezclas y tendieron a ser más abundantes. No obstante, esto no modificó el patrón de descomposición dado por la descomponibilidad, es decir las mezclas de ligustro se descompusieron más, aún sin considerar el efecto de la fauna. De igual manera, la mayor abundancia de hongos celulolíticos y ligninolíticos en mezclas de bosques nativos, no aumentó su descomposición en relación a las mezclas de bosques de ligustro. Los resultados principales de esta Tesis sugieren que el impacto de la invasión del ligustro sobre la descomposición está dado principalmente por cambios en la descomponibilidad de la hojarasca que producen sus bosques. Esta Tesis representa el primer estudio que explora al mismo tiempo, los efectos de la invasión de una especie exótica sobre todos los reguladores de un proceso ecosistémico complejo, relacionado con el reciclado de C y nutrientes. Los resultados de este estudio aportan evidencias que permitirán mejorar los diagnósticos sobre los mecanismos a través de los cuales las especies invasoras afectan nuestros ecosistemas.

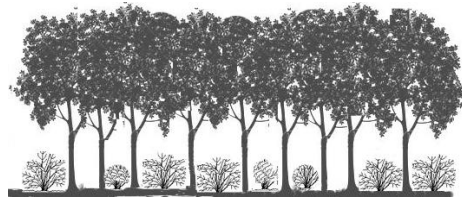
Palabras clave: bolsas de descomposición, Bosque subtropical de montaña, descomposición de hojarasca, especies exóticas invasoras, experimento de jardín común, fauna del suelo, hongos descomponedores, sustrato común.

Summary

Invasions of exotic species can have a strong influence on ecosystem processes such as decomposition and nutrient cycling. In the Subtropical Andean Mountain Forests of Northwestern Argentina, a large percentage of secondary forests are dominated by the invasive exotic species *Ligustrum lucidum* (“glossy privet”). The main objective of this Thesis was to analyze the influence of glossy privet invasion on the drivers of decomposition in the lower mountain forest of Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. We compared the decomposability and leaf litter quality of glossy privet, native species and other exotic species, and between leaf litter mixtures of native and invaded forests (i.e. glossy privet invaded forest) (Chapter II). We analyzed, the decomposition of a common substrate and its association with local environment variables, and we also compared *in situ* decomposition of leaf litter mixtures and its association with the decomposition of the common substrate and with the decomposability of the leaf litter mixtures (Chapter III). In addition, we evaluated the relative contribution of micro, meso, and macrofauna in *in situ* decomposition of leaf litter mixtures of native and invaded forests (Chapter IV). Finally, we explored the abundance of lignocellulolytic fungi, their relationship with edaphic variables, and the composition of ligninolytic fungi in leaf litter mixtures of both forest types (Chapter V). The results showed that glossy privet exhibited a higher decomposability than native species. In addition, glossy privet invasion increases decomposition at the community level due to its high abundance and high decomposability. The changes in the local environmental conditions such as the higher temperature range of soil-litter interface, lower depth of mulch, and lower soil humidity in invaded forests did not influence the decomposition rates of common substrate or leaf litter mixtures. In invaded forests only the macrofauna had an effect on the decomposition of their litter mixtures, but in native forests,

both the meso and the macrofauna had a significant contribution in the decomposition of their mixtures and tended to be more abundant. However, this did not modify the decomposition pattern given by the decomposability, that is, leaf litter mixtures from invaded forests decomposed more rapidly, even without considering the effect of the fauna. Similarly, the higher abundance of cellulolytic and ligninolytic fungi in leaf litter mixtures of native forest did not increase their decomposition compared to leaf litter mixtures of invaded forests. The main results of this Thesis suggest that the impact of glossy privet invasion on the decomposition is mainly due to changes in the decomposability of leaf litter that this species produces. This thesis represents the first study that explores at the same time, the effects of the invasion of an exotic species on all the drivers of a complex ecosystem process, related to carbon and nutrient cycling. The results of this study provide evidence that will improve the diagnosis of the mechanisms involved on the effect of invasive exotic species in our ecosystems.

Keywords: common substrate, experiment of garden common, fungal decomposers, invasive exotic species, leaf litter decomposition, *Ligustrum lucidum*, Litterbag experiment, soil fauna, , subtropical mountain forest.



CAPÍTULO I

Introducción general

1.1. MARCO TEÓRICO

Las invasiones biológicas representan una amenaza para la biodiversidad global (Sala et al. 2000; Mooney 2005) y, a su vez para las propiedades ecosistémicas y los beneficios que la humanidad deriva de la biodiversidad (Zavaleta 2000; Crooks 2002; Le Maitre 2004). Las invasiones biológicas pueden ocurrir cuando los organismos son transportados a áreas nuevas a menudo distantes, fuera de su área de distribución, donde sus descendientes proliferan, se dispersan y persisten (Richardson et al. 2000). Este fenómeno de movimiento de la biota es histórico y, aunque no es exclusivamente provocado por seres humanos, por milenios el hombre sirvió como agente de dispersión de organismos, tanto accidental como deliberadamente (Vilá et al. 2008). El incremento mundial de las invasiones biológicas sigue los pasos del incremento en el transporte y el comercio (Mack et al. 2000).

Desde comienzos del año 1500, los europeos transportaron especies del viejo mundo a sus nuevos asentamientos en las Américas, Asia y África (Mack et al. 2000). Posteriormente, en particular a principios del siglo XX, la intensificación del tránsito de personas y mercancías, ligada a la creciente globalización, multiplicó tanto la escala espacial de las introducciones como el número de organismos que se transportan de una región a otra (Mack et al. 2000; Vilá et al. 2008). Como consecuencia de esto, el movimiento de organismos provocado por el hombre en los últimos 200 a 500 años, es sin duda mucho mayor en frecuencia e impacto, que el causado por fuerzas naturales en cualquier período equivalente de la historia de la Tierra (Mack et al. 2000; Seebens et al. 2017).

Con los diversos medios de transporte y las nuevas tecnologías, el hombre ha sido capaz de borrar las fronteras naturales que han impedido durante millones de años el desplazamiento de las especies entre áreas separadas por montañas, océanos o grandes ríos (Vilá et al. 2008). En el “Antropoceno”, la nueva era propuesta en el contexto del desmesurado impacto de las actividades humanas en el funcionamiento de la Tierra, el movimiento de especies aumentó exponencialmente, produciendo lo que algunos autores llaman un proceso global de homogeneización biótica (Olden 2005; Lockwood et al. 2007). Hoy en día, el fenómeno de las invasiones biológicas es considerado, junto con el cambio climático y los cambios en el uso de la tierra, como uno de los principales motores de alteración global de los ecosistemas y de pérdida de los bienes y servicios ecosistémicos (Vitousek et al. 1997; Mack et al. 2000; Pimentel et al. 2001; Vilá et al. 2008).

Las invasiones biológicas son el resultado de un proceso espacio-temporal continuo que implica una serie de etapas: transporte, colonización, establecimiento y propagación de las especies exóticas en las nuevas áreas invadidas (Richardson et al. 2000; Teoharides y Dukes 2007) (Figura 1.1). En la etapa de transporte, las especies exóticas deben superar la barrera geográfica que impide su dispersión, lo cual generalmente ocurre como resultado de la acción humana (Lockwood et al. 2007). Una vez introducidas, las especies exóticas deben enfrentarse a las condiciones que les impone el nuevo ecosistema. Para que esta etapa de colonización resulte exitosa, las especies deberán superar los filtros abióticos (e.g. tipo de suelo, disponibilidad de recursos, clima) y bióticos (e.g. competencia, herbivoría, etc.) del ecosistema receptor (Teoharides y Dukes 2007). El siguiente paso para la invasión es el establecimiento, para lo cual la especie debe ser capaz de reproducirse y formar poblaciones autosostenidas por al menos 10 años en las nuevas áreas de establecimiento

(Richardson et al. 2000; Teoharides y Duker 2007). Finalmente en la etapa de propagación, la especie se dispersa a nuevas áreas a distancias considerables de las plantas madres y, el éxito de esta etapa depende de la capacidad de dispersión de la especie y de las características del paisaje (eg. conectividad, regímenes de disturbios, etc.) (Richardson et al. 2000; Teoharides y Duker 2007).

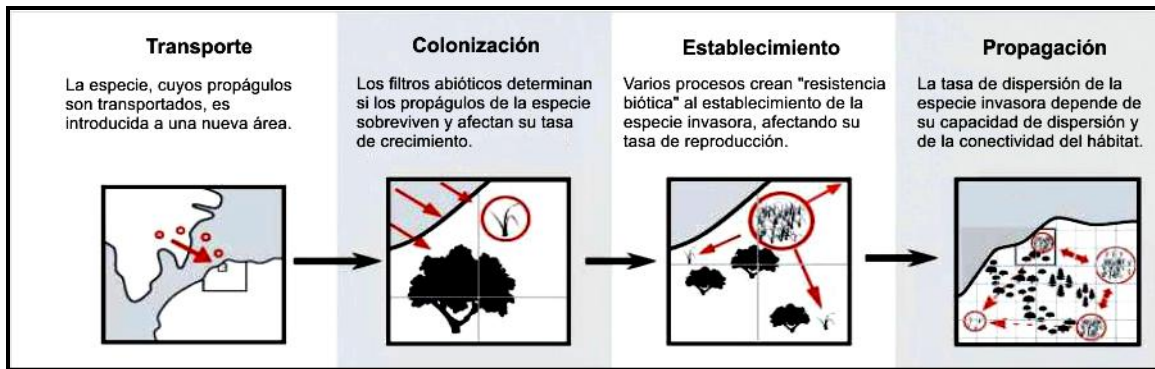


Figura 1.1. Etapas del proceso de las invasiones biológicas con los factores y procesos que afectan el éxito de cada etapa (modificado de Teoharides y Duker 2007).

El éxito de la invasión de una especie exótica depende de las características de la especie (invasividad) y de las propiedades del ecosistema invadido (invasibilidad). El término invasividad se refiere a las características de las especies exóticas que favorecen una invasión exitosa (Lonsdale 1999) y numerosos trabajos han intentado identificar patrones comunes en esas características. Por ejemplo, semillas pequeñas y el periodo juvenil corto son características propuestas originalmente para explicar la invasividad de especies de *Pinus* (Rejmánek y Richardson 1996), y posteriormente se ha extendido su uso para explicar el éxito de invasión de otras especies de gimnospermas y angiospermas (Richardson y Rejmánek 2004). A escala global, las especies exóticas invasoras en general, muestran mayor capacidad competitiva (Vilà y Weiner 2004) y mayor/alta plasticidad

fenotípica (Daehler 2003) que las especies nativas del área invadida. También se encontró que la reproducción vegetativa es una característica correlacionada con la invasividad en diferentes floras (Richardson y Pyšek 2006) y que la tasa de crecimiento relativo está correlacionada con el éxito de invasión de especies leñosas de climas mediterráneos (Grotkopp y Rejmánek 2007). Sin embargo, es importante destacar que no todas las especies exóticas invasoras presentan las características mencionadas y no todas las especies que poseen estas características se convierten en invasoras, ya que el éxito de las invasiones depende en gran parte del ambiente receptor (Castro Diez et al. 2014). La presencia de patrones comunes en las características de las especies exóticas más invasivas se ha puesto en el contexto de diferentes hipótesis, por ejemplo la hipótesis “evolución del incremento de la capacidad competitiva, (EICA)” (Blossey y Notzold 1995). Esta hipótesis plantea que debido a que los enemigos naturales especializados pueden estar ausentes en el área donde la especie es introducida, las especies invasoras pueden evolucionar reduciendo la asignación de recursos en defensas químicas anti-herbívoros y aumentando la asignación al crecimiento y / o a la reproducción. De esta manera, las especies invasoras crecerán más rápido y / o producirán más semillas, y estarán menos defendidas en relación con los congéneres nativos. De alguna manera contrapuesta a la anterior, la hipótesis de “nuevas armas” (Callaway y Aschehoug 2000) sugiere que el éxito de la invasión de una especie está relacionado con su capacidad para producir compuestos alelopáticos que afectan la competencia con la vegetación nativa por los recursos. Por su parte, y relacionada con la hipótesis EICA, la hipótesis de “liberación de enemigos” (Elton 1958; Keane y Crawley 2002) asume fundamentalmente que, las especies invasoras al liberarse de la fuerte supresión que sobre ellas ejercían sus enemigos naturales (depredadores, herbívoros,

parásitos o patógenos) en su rango nativo, pueden alcanzar mayores densidades y expandirse en su rango introducido.

La invasibilidad se refiere a las características del ambiente o a los componentes de la comunidad que determinan su vulnerabilidad a la invasión (Lonsdale 1999; Sakai et al. 2001; Richardson y Pyšek 2006). También se han propuesto numerosas hipótesis para explicar la invasibilidad de un ecosistema (Hierro et al. 2005). Por ejemplo, la hipótesis de resistencia biótica (sinónimo de *Diversity-invasibility hypothesis*; Elton, 1958; Shea y Chesson 2002) propone que ecosistemas con alta biodiversidad y riqueza de especies son más resistentes contra los invasores que los ecosistemas con baja biodiversidad. La hipótesis “del nicho vacío” (Levine y D'Antonio 1999) sugiere que la ausencia de ciertas formas de vida en un ecosistema puede favorecer el establecimiento de especies exóticas que pertenecen a esa forma de vida ausente, aprovechando un nicho/hábitat vacante. La hipótesis de “fusión de las invasiones” (“*invasional meltdown*”; Simberloff y Von Holle 1999) propone que la invasión exitosa de especies exóticas es favorecida por la presencia de otras especies exóticas, debido a relaciones de facilitación entre ellas. Por su parte, la hipótesis de “disturbios” (Gray 1879; Mack et al. 2000) sostiene que, en general, las especies exóticas que invaden comunidades disturbadas son especies “ruderales”, por lo que serían mejores competidoras y resistentes a las condiciones de estrés generadas por el disturbio que las especies nativas, y aprovecharían mejor los recursos en tempranas etapas sucesionales (Huston y Smith 1987). Además de estas hipótesis, se ha propuesto que las características del ecosistema invadido tales como su conectividad y heterogeneidad favorecen la llegada de propágulos y las posibilidades de establecimiento exitoso de las especies exóticas (Maron y Vilà 2001; Hitchmugh 2011). Estas hipótesis, al igual que las

hipótesis postuladas para explicar la invasividad, han sido testeadas en numerosos estudios (e.g. Maron y Vilà 2001; Chane-ton et al. 2004; Tecco et al. 2006; Montti et al. 2016), pero no pueden ser consideradas como patrones únicos sino más bien como alternativas frecuentes. En otras palabras, aún con toda la información disponible sobre las invasiones biológicas, resulta muy difícil predecir eventos de invasión, debido a la gran variación que existe entre las especies potencialmente invasoras, los ambientes receptores y las interacciones que se producen entre estos factores (Catford et al. 2009).

1.1.1. Impacto de las especies invasoras

Una vez que una especie exótica se ha establecido fuera de su área de distribución de manera exitosa, a través de diversos mecanismos, puede afectar los diferentes niveles de organización de la biósfera: individuos, población, comunidad y ecosistema (Parker et al. 1999). Así, puede considerarse el impacto de una especie invasora como última etapa del proceso de invasión, en la cual, las especies invasoras producen consecuencias ecológicas y/o económicas en el área invadida (Catford et al. 2009). La magnitud del impacto está relacionada con las características de la especie exótica invasora, con el grado en el que la exótica invasora difiera de las especies nativas, con las características del ambiente receptor y con la interacción resultante entre estos factores (Levine et al. 2003; Gaernter et al. 2009). Uno de los mecanismos más frecuentes a través del cual las invasoras afectan la estructura de la comunidad receptora es la competencia por luz o agua, en la que las invasoras, si poseen características de buenas competidoras como se mencionó más arriba, terminan superando a las nativas. En otros casos las invasoras pueden alterar las propiedades químicas del suelo (e.g. por producción de compuestos alelopáticos) o el régimen de

disturbio (e.g. por producción de biomasa más inflamable) y así también modificar la estructura de la comunidad receptora al mismo tiempo que modifican directamente las propiedades del ecosistema (Levine et al. 2003). Por ejemplo, en Nueva Zelanda, las invasiones de diferentes especies del género *Pinus*, por su mayor tamaño y tendencia a formar parches densos, dominan y reemplazan la vegetación nativa (Richardson et al. 1994). Por su parte, la invasión por especies australianas del género *Acacia* en un ecosistema de tipo Mediterráneo de Sudáfrica disminuyó significativamente la riqueza de especies nativas, posiblemente también por exclusión competitiva (Gaernter et al. 2009).

Los impactos de las invasiones sobre la estructura de la comunidad pueden afectar los procesos ecosistémicos si las invasoras, además, difieren de las especies nativas en características funcionales (e.g., tasa de crecimiento, tolerancia a la sombra, fenología, composición química; Chapin et al. 2002; Garnier et al. 2004; Wardle et al. 2004; Díaz et al. 2007; Vivanco y Austin 2008; Ehrenfeld 2010; Furey et al. 2014). Los cambios en el funcionamiento ecosistémico serán aún más importantes si las especies exóticas se convierten en dominantes en los ecosistemas invadidos (Litton y Giardina 2008; Peltzer et al. 2010; Wardle et al. 2011). Esto se debe a que las especies dominantes concentran la mayor proporción de la biomasa del sistema y se considera que las propiedades ecosistémicas dependen fundamentalmente de ellas y de sus características (“*mass ratio hypothesis*”, Grime 1998).

En una revisión sobre los impactos de las especies exóticas, Levine et al. (2003) encontraron que los impactos hidrológicos de las especies invasoras estuvieron explicados frecuentemente por diferencias entre especies invasoras y nativas en su fenología, biomasa

de tejido fotosintético, tasas de transpiración o profundidad de enraizamiento. Como ejemplo de invasoras que modifican el régimen hidrológico podemos citar a *Tamarix* sp. que aumenta la evapotranspiración en ecosistemas riparios del este de Estados Unidos (Zavaleta 2000) y *Salix* sp. que por su uso más eficiente del agua y raíces más profundas, produce un déficit de agua subterránea en áreas invadidas de un desierto semiárido de China (Ohte et al. 2003). Además de afectar el ciclo hidrológico, numerosos estudios han documentado como las especies exóticas pueden alterar la descomposición de hojarasca y el reciclado de nutrientes (e.g. Dukes y Mooney 1999; Levine et al. 2003; Ehrenfeld 2010).

1.1.2. La descomposición de hojarasca y los efectos de las especies exóticas invasoras sobre sus controles

La descomposición de hojarasca es un proceso fundamental en los ecosistemas terrestres debido a que a través de él, se reciclan el carbono y los nutrientes (Swift et al. 1979; Couiteaux et al. 1995). Como parte del proceso de descomposición, parte del carbono fijado durante la fotosíntesis retorna a la atmósfera y otra parte, junto con los nutrientes contenidos en la hojarasca (e.g. nitrógeno, fósforo, etc.) son liberados nuevamente al suelo para ser incorporados por las plantas, consumidos por los organismos edáficos o almacenados en el suelo (Swift et al. 1979; Hättenschwiller et al. 2005; Berg y McLaugherty 2008). La liberación simultánea de CO₂ y la mineralización de nutrientes dependen de una serie de factores bióticos y abióticos (Couiteaux et al. 1995).

Estudios empíricos identificaron tres reguladores claves de la descomposición: el clima (principalmente la temperatura y el régimen de precipitaciones), la calidad del sustrato en

descomposición (i.e. estructura y componentes bioquímicos de la hojarasca) y la comunidad de organismos descomponedores (i.e. diversidad, actividad, abundancia de bacterias, hongos y fauna del suelo) (Swift et al. 1979; Coûteaux et al. 1995; Aerts 1997; Cornelissen et al. 1999). A escala regional, el clima ejerce un control directo sobre el potencial de descomposición del ecosistema ya que determina la actividad metabólica de los descomponedores (Swift et al. 1979; Aerts 1997; Zhou et al. 2008). A escala local, la topografía y la estructura de la vegetación modulan el clima local, afectando las condiciones del ambiente en el que se produce la descomposición (ambiente local de descomposición), en la interfase aire-suelo donde la hojarasca está en contacto con los organismos descomponedores y las propiedades del suelo (Hobbie 1992; Chapin et al. 2002; Hättenschwiler et al. 2005; Seidelmann et al. 2016). La invasión por especies exóticas puede alterar la estructura de la vegetación y, a través del efecto que su canopia, raíces y hojarasca producen sobre la temperatura, humedad y características del suelo, puede modificar, además, el ambiente local de descomposición y, en consecuencia, las tasas de descomposición (Levine et al. 2003; Mack y D'Antonio 2003). Así por ejemplo, Kourtev et al. (1998) encontraron que la invasión de un arbusto y una hierba anual en bosques de Norteamérica, incrementa el pH del suelo modificando la comunidad de microorganismos descomponedores. Posteriormente, en una revisión sobre los mecanismos de impacto de las especies exóticas, Ehrenfeld (2010) postuló que las especies exóticas cuyas raíces se extienden más profundamente que las especies nativas o son activas durante mayor parte del año, pueden disminuir la humedad del suelo. En la misma revisión, este autor sostiene que las especies exóticas perennifolias, al producir mayor biomasa en cierto tiempo del año diferente al de la comunidad nativa, pueden reducir las fluctuaciones de la temperatura del aire y, así afectar la dinámica de C, nutrientes y de agua (Ehrenfeld 2010).

Por su parte, en un estudio realizado en bosques riparios del centro de España, Medina Villar et al. (2016) encontraron que la invasión de un árbol exótico causa un aumento de N mineral en el suelo debido a su capacidad de fijar N atmosférico y liberarlo a través exudados radiculares.

El segundo factor en orden jerárquico a escala regional que regula la descomposición es la calidad del sustrato a descomponer. La calidad del sustrato influye en la descomposición tanto directamente (Cornelissen et al. 1999; Pérez-Harguindeguy et al. 2000) como indirectamente, al afectar los nutrientes del suelo (Ehrenfeld et al. 2005) y, consecuentemente, la actividad de la fauna edáfica (Vos et al. 2011). Algunos trabajos reportan que la hojarasca con mayores concentraciones de nitrógeno, fósforo y área foliar específica se descompone más rápido (e.g., Berg et al. 1993, Aerts 1997). Mientras que otros trabajos indican que la mayor descomposición de la hojarasca se asocia a su menor relación C: N, menor contenido de lignina y menor dureza foliar (e.g., Melillo et al. 1982; Cornelissen 1996; Pérez-Harguindeguy et al. 2000; Quested et al. 2007; Cornwell et al. 2008; Bakker et al. 2011). Las especies exóticas pueden afectar las tasas de descomposición modificando también este control de este proceso, si producen hojarasca de diferente calidad y/o cantidad que la vegetación nativa (Vitousek y Walker 1989; Dascanio et al. 1994). Por ejemplo, Rothstein et al. (2004) encontraron que un árbol invasor de un bosque montano tropical de Hawái, produce mayor cantidad de hojarasca con menor contenido de lignina, fenoles y taninos que la vegetación nativa, por lo cual presenta mayor tasa de descomposición. En pastizales de Estados Unidos, Drenovsky y Batten (2007) encontraron que una hierba anual invasora produce mayor biomasa que la vegetación nativa y de menor

calidad (mayor relación lignina: N), y esto podría aumentar el aporte de hojarasca al suelo y a su vez podría disminuir su descomposición y el reciclado de C y nutrientes. Godoy et al. (2010) observaron que, en general, las especies exóticas invasoras del ecosistema Mediterráneo de España se descomponen más lento que las especies nativas debido al mayor contenido de lignina en la hojarasca de las primeras.

Por último, el tercer control fundamental del proceso de descomposición es la comunidad de organismos descomponedores (i.e. composición, abundancia y actividad), ya que este proceso es el reflejo directo de sus actividades metabólicas (Seastedt 1984; Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003; Hätenschwiler y Gasser 2005). Las bacterias y los hongos son actores claves en el proceso de descomposición principalmente debido a sus capacidades enzimáticas para degradar compuestos orgánicos de la hojarasca (Chapin et al. 2002; de Boer et al. 2005). Por su parte, los invertebrados contribuyen a la descomposición a través del consumo, fragmentación y mezcla de hojarasca y a través de interacciones con los microorganismos (Seastedt 1984; Irmiler 2000; Bradford et al. 2002). Las comunidades de los organismos descomponedores están reguladas por la calidad de la hojarasca, las condiciones ambientales locales y por varios factores físico-químicos del suelo como el contenido de materia orgánica, el pH y la densidad aparente (Griffiths et al. 2008; Prescott y Grayston 2013). Los cambios producidos por las especies exóticas en el ambiente local o en la calidad del sustrato, y/o su combinación pueden afectar la composición, abundancia y actividad de organismos descomponedores (Ehrenfeld 2003; Wolfe y Klironomos 2005; van Hengstum et al. 2014). Así por ejemplo, Kourtev et al. (2003) encontraron que la invasión de una hierba anual en pastizales aumenta el pH del suelo y a su vez modifica la estructura y actividades de la comunidad microbiana. Como posible explicación a este

cambio, los autores postulan que los cambios en la carga de los iones conducen a cambios en la absorción de las partículas del suelo y por lo tanto en su disponibilidad para los microorganismos en el suelo. Por su parte, Pawson et al. (2010) encontraron que la invasión de coníferas en pastizales de Nueva Zelanda por su mayor cobertura del dosel, modifica la humedad del suelo lo cual produce cambios en la comunidad de invertebrados. A su vez, y tal como postula la hipótesis “*invasional meltdown*” (Simberloff y Von Holle 1999) todos estos cambios que las especies exóticas producen en los reguladores de la descomposición podrían tener relevancia por su efecto en el funcionamiento del ecosistema (en particular en el reciclado de C y nutrientes) porque podrían facilitar la invasión de otras especies exóticas.

1.1.3. Invasión en los bosques de las Yungas: el caso de *Ligustrum lucidum* “ligustro”

En numerosos ecosistemas de la Argentina la invasión de especies exóticas ha contribuido de manera importante en la revegetación de las comunidades. En el ecosistema de las Yungas de Argentina, los “nuevos bosques” o bosques secundarios, son frecuentemente dominados por las especies exóticas *Ligustrum lucidum*, *Morus alba*, y *Gleditsia triacanthos* (Grau et al. 2008). En particular, *L. lucidum* (“ligustro”) es una especie altamente invasora de las Yungas del NOA, y presenta tres focos notorios de invasión, en las localidades de Yala (provincia de Jujuy), San Lorenzo (provincia de Salta) y Sierra de San Javier (provincia de Tucumán) (Figura 1.2; Montti et al. 2017). De estas tres localidades, la Sierra de San Javier es la que presenta mayores bosques de ligustro, principalmente en el piedemonte, en áreas de cultivos abandonados (Figura 1.3.), donde duplicó su área de 306 a 620 ha entre los años 1972 y 2010 (Montti et al. 2017).

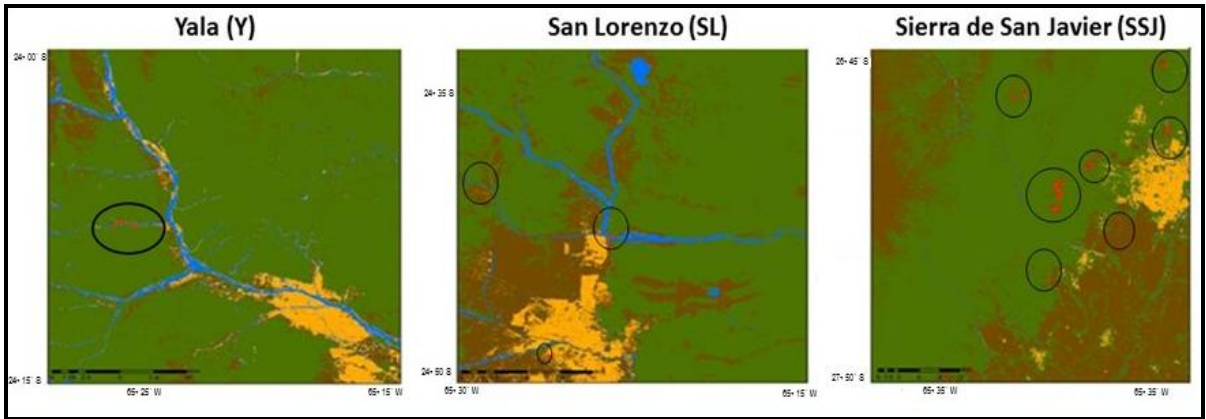


Figura 1.2. Distribución actual de los bosques de ligustro. Las áreas rojas representan los bosques monoespecíficos de ligustro encerrados por los círculos negros (modificado de Montti et al. 2017).

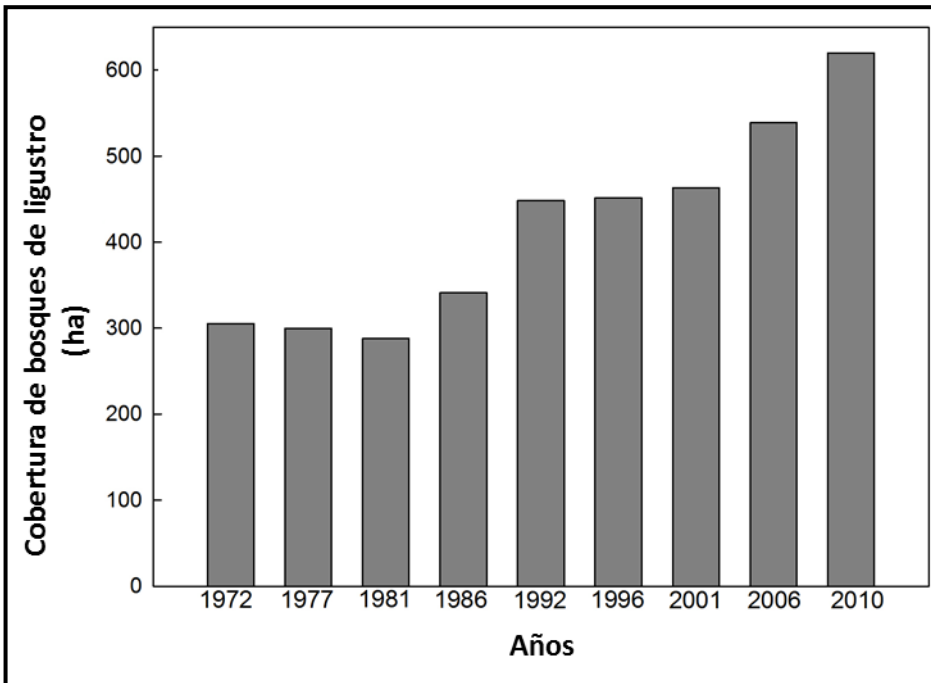


Figura 1.3. Cobertura de los bosques de ligustro (ha) en la Sierra de San Javier, en cada año del período 1972- 2010 (modificado de Montti et al. 2017).

Ligustrum lucidum es un árbol perennifolio, originario de China, que fue posiblemente introducido al país principalmente para sombra urbana, jardinería, cercos vivos y cortinas de vientos. Uno de los primeros registros en Argentina data de principios del siglo XX

(Montti et al. 2016). Esta especie posee numerosas características que la convierten en una buena competidora en las nuevas áreas de introducción. Por un lado, posee rápido crecimiento, es auto-compatible y se reproduce sexual y vegetativamente (Aragón y Groom 2003; Easdale et al. 2007). Al mismo tiempo presenta una alta producción de frutos carnosos en la época seca, cuando la mayoría de las especies nativas no producen frutos, brindando una fuente de recursos para las aves frugívoras que, a su vez, dispersan las semillas (Montaldo 1993; Aragón y Morales 2003; Tecco et al. 2006; Ferreras et al. 2008). Finalmente, las semillas de ligustro pueden germinar y sobrevivir bajo el dosel de especies nativas y exóticas (Tecco et al. 2006; Tecco et al. 2007) y esto, sumado a la alta tasa de supervivencia y crecimiento de los renovales, permite que pueda formar parches monoespecíficos (Aragón y Groom 2003; Tecco et al. 2006).

Las características de *L. lucidum* mencionadas favorecieron su expansión en la Sierra de San Javier donde formó bosques monodominantes en más de 600 hectáreas, con un dosel cerrado de hasta 17 m de altura (Grau y Aragón 2000; Grau et al. 2010, Montti et al. 2017). Como consecuencia de la invasión de *L. lucidum* en esta área, se han registrado cambios en la estructura y propiedades de la comunidad (Grau y Aragón 2000; Lichstein et al. 2004; Ayup et al. 2014; Ceballos et al. 2015). Sin embargo, se conoce relativamente poco sobre el efecto de la invasión de esta especie en procesos y propiedades ecosistémicas.

1.1.4. Objetivo, hipótesis y predicciones generales de la tesis

A pesar del consenso acerca de la importancia de las invasiones de plantas exóticas como causantes de cambios en propiedades y proceso ecosistémicos, aún se está lejos de identificar características o patrones generales que puedan predecir el papel de las especies

exóticas en sistemas reales. Estudios de campo que contemplen al mismo tiempo los distintos factores que controlan los procesos ecosistémicos, representan una herramienta fundamental para encontrar patrones generales y, sobre ellos, predecir el efecto de las invasiones en el funcionamiento del ecosistema. Así, el **objetivo general de esta tesis** es analizar la influencia de la invasión de *Ligustrum lucidum* sobre los reguladores tanto bióticos (calidad de hojarasca y organismos descomponedores) como abióticos (condiciones climáticas locales y condiciones edáficas) de la descomposición de hojarasca, en bosques secundarios del pedemonte de la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina.

Hipótesis y predicciones generales: Bajo condiciones climáticas regionales homogéneas, el patrón de descomposición tanto en bosques nativos como en bosques invadidos por *L. lucidum*, estaría fuertemente influido por la estructura de la vegetación. La invasión de *L. lucidum* produce un cambio en la estructura de la vegetación que puede afectar el ambiente local de descomposición (condiciones climáticas locales y condiciones edáficas). Además, debido a que *L. lucidum* forma bosques monodominantes, produce cambios en la abundancia de especies lo cual pueden modificar la cantidad y calidad de hojarasca que llega al suelo. A su vez, alguno de estos cambios en el ambiente local y/o cantidad y calidad de la hojarasca podrían afectar la composición, abundancia y actividad de los organismos descomponedores. Los cambios producidos por la invasión de *L. lucidum* en los distintos reguladores de la descomposición se vería reflejado finalmente en cambios en el patrón de descomposición de la hojarasca (Fig. 1.4.).

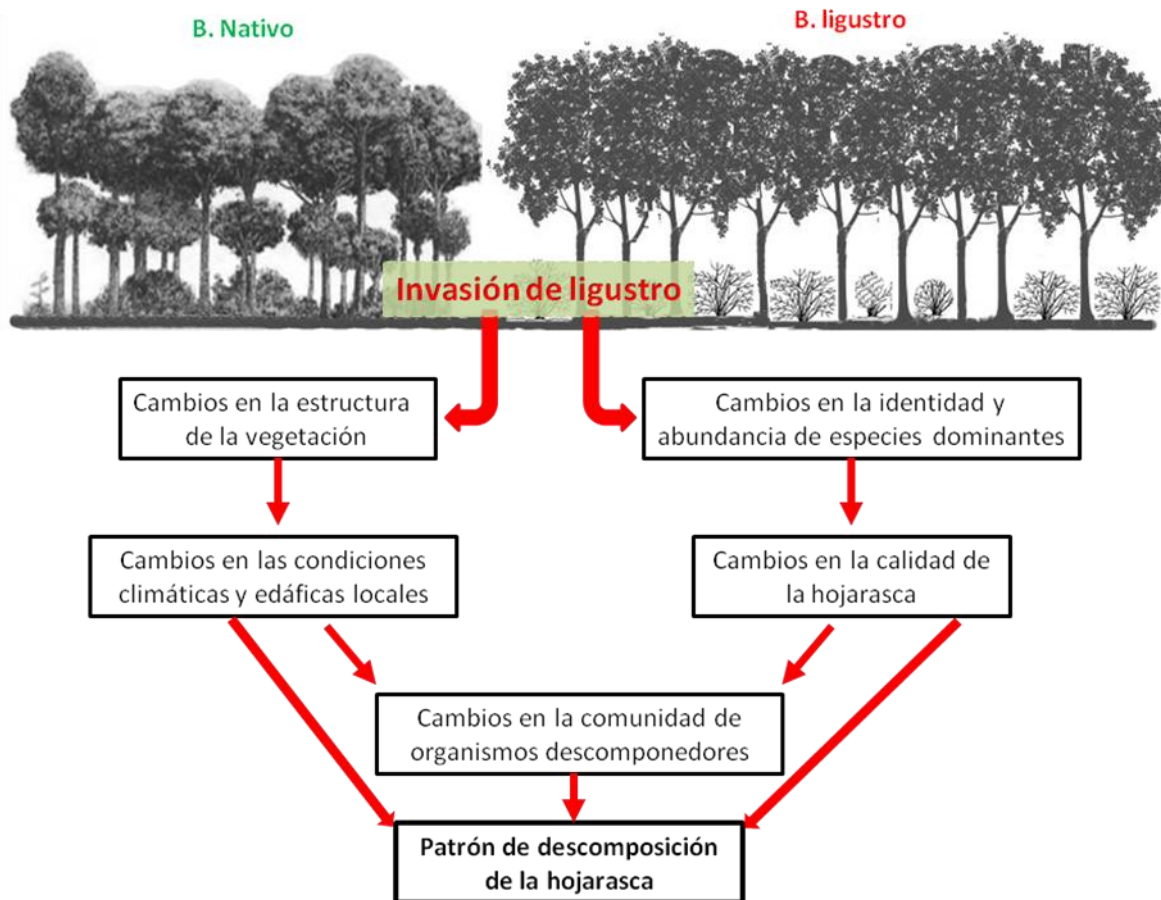


Figura 1.4. Esquema de la hipótesis general de la Tesis con los mecanismos a través de los cuales, la invasión del ligustro podría modificar el patrón de descomposición de la hojarasca.

1.1.5. Objetivos, hipótesis y predicciones específicas de la tesis

Los objetivos específicos planteados son:

1- Analizar si las características físicas de las hojas verdes (área foliar específica, dureza foliar), las características químicas de la hojarasca (contenido de Carbono, Nitrógeno, Fósforo y la relación Carbono: Nitrógeno) y la descomponibilidad de *L. lucidum* difiere de las especies nativas y del resto de las especies exóticas y si hay diferencias en la

descomponibilidad y calidad entre el conjunto de especies nativas y el conjunto de especies exóticas dominantes del pedemonte de la Sierra de San Javier.

2- Analizar la relación entre la descomponibilidad y las características químicas (contenido de Carbono, Nitrógeno y la relación Carbono: Nitrógeno) de las mezclas naturales de hojarasca de bosques secundarios nativos e invadidos por la especie exótica *Ligustrum lucidum*.

3- Analizar el ambiente local de descomposición (profundidad del mantillo, humedad y temperatura de la interfase suelo- hojarasca, características químicas del suelo) y su efecto sobre la descomposición de un sustrato común y de mezclas naturales de hojarasca incubadas *in situ* en bosques secundarios nativos e invadidos por *L. lucidum*.

4- Determinar la contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición *in situ* de mezclas naturales de hojarasca de bosques secundarios nativos e invadidos por *L. lucidum*.

5- Evaluar la abundancia de hongos que degradan componentes estructurales de la hojarasca a partir de mezclas de hojarasca de bosques secundarios nativos e invadidos por *L. lucidum* y comparar la composición de los hongos que degradan lignina.

Por su parte, la construcción de las hipótesis específicas y predicciones asociadas es la siguiente:

Objetivo 1: H y P: Las características químicas y físicas de la hojarasca son el principal determinante de su calidad como recurso para descomponedores (Swift et al. 1979; Cadish y Giller 1997; Cornwell et al. 2008). Se espera que, si *L. lucidum*, la única de las especies exóticas que es invasora, produce hojas verdes y hojarasca con diferente calidad que la que producen las especies nativas y el resto de las especies exóticas, esta diferencia se vea reflejada en diferencias en la descomponibilidad de su hojarasca.

Objetivo 2: H y P: La descomponibilidad de las mezclas de hojarasca proveniente de bosques dominados por especies nativas y de bosques dominados por *L. lucidum* dependerá principalmente de la descomponibilidad de las especies más abundantes de dichos bosques, debido a que éstas aportan la mayor proporción de hojarasca a la mezcla (Grime 1998, Garnier et al. 2004, Furey et al. 2014). Dado a que las mezclas de ambos tipos de bosques difieren en la composición de especies, si además estas especies difieren en sus características químicas y descomponibilidad se espera que la calidad de las mezclas y la descomponibilidad sean diferentes en bosques nativos y bosques de ligustro.

Objetivo 3: H y P: La temperatura, la humedad y las propiedades del suelo constituyen los reguladores abióticos más importantes de la descomposición de hojarasca (Swift et al. 1979, Prescott 2000). Las especies exóticas, y en particular las perennifolias que forman parches monoespecíficos, como es el caso de *L. lucidum*, pueden modificar esas condiciones abióticas. Debido a la actividad fenológica más prolongada de ligustro y al

menor aporte de biomasa muerta en comparación con numerosas especies nativas de la Sierra de San Javier (Zamora Nasca et al. 2014, Ayup et al. 2014), se espera que los bosques de ligustro presenten menor humedad edáfica y menor profundidad de mantillo. Además, debido a que los bosques de ligustro presentan mayor cobertura, con dosel cerrado y el sotobosque es más sombrío, la temperatura de la interfase suelo-hojarasca también sea menor en bosques dominados por *L. lucidum* (debe tenerse en cuenta que la temperatura podría interactuar con la humedad, es decir que a menor temperatura podría haber menor evaporación y así compensar la menor humedad asociada a menor profundidad de mantillo). Por su parte, se espera que, si la calidad de hojarasca de las mezclas producidas en bosques de ligustro es diferente a la de las nativas, la invasión de ligustro también modifique las propiedades químicas de los suelos. Por estos cambios en el microambiente se espera, además, que la descomposición del sustrato común sea menor en bosques invadidos por *L. lucidum* (con menor temperatura y menor humedad) mientras que la descomposición de las mezclas resulte de un efecto combinado de la calidad de las mezclas y las condiciones microambientales de cada bosque.

Objetivo 4: H y P: Los cambios que la vegetación en general, y que las especies exóticas en particular, pueden producir en la cantidad y calidad de la hojarasca que llega al suelo y/o en el microambiente pueden alterar la actividad, composición y abundancia de la fauna del suelo (Seastedt 1994; Wolfe y Klironomos 2005). La fauna edáfica desempeña un papel importante en el proceso de descomposición a través del consumo, mezcla y fragmentación de la hojarasca (Seastedt 1994; Reynolds y Hunter 2001). La fragmentación del material orgánico facilita la lixiviación de varios compuestos y aumenta el área de superficie del material vegetal senescente, lo que a su vez favorece el desarrollo de poblaciones

microbianas descomponedoras (Swift y Anderson 1989; Wall y Moore 1999; Reynolds y Hunter 2001). Dado que los bosques dominados por ligustro producen menor cantidad de hojarasca (Ayup et al. 2014) y sus mezclas están compuestas casi exclusivamente por ligustro, se espera que presenten una menor abundancia de la fauna edáfica en comparación con los bosques nativos y que este cambio a su vez impacte negativamente en la contribución de la fauna a la descomposición de su hojarasca. También se espera que la tasa de descomposición disminuya con la exclusión de invertebrados de mayor tamaño (meso y macrofauna) en ambos tipos de bosques debido a su mayor contribución en la fragmentación y consumo de hojarasca.

Objetivo 5: H y P: Debido a que las mezclas de hojarasca de bosques nativos son más heterogéneas y diversas en cuanto a composición de especies que las mezclas de bosques de ligustro, y se podría asumir que también lo son en su calidad química, es decir que podrían proveer mayor heterogeneidad de recursos y permitir la coexistencia de diversos hongos (McGrire et al. 2010), podría esperarse que esto conlleve a una mayor abundancia de hongos descomponedores en estas mezclas, en comparación con la de los bosques de ligustro. Por esta razón, se espera además que la composición de hongos que degradan lignina sea diferente en ambos tipos de bosques.

1.1.6. Estructura de la Tesis

Esta Tesis está estructurada en 6 capítulos: Este primer capítulo es una introducción general; el capítulo II desarrolla los objetivos 1 y 2; mientras que los capítulos III, IV y V describen los objetivos específicos 3, 4 y 5 respectivamente. Por último, el capítulo VI

representa una discusión general de la tesis donde se plantean además, futuras líneas de investigación (Figura 1.5.).

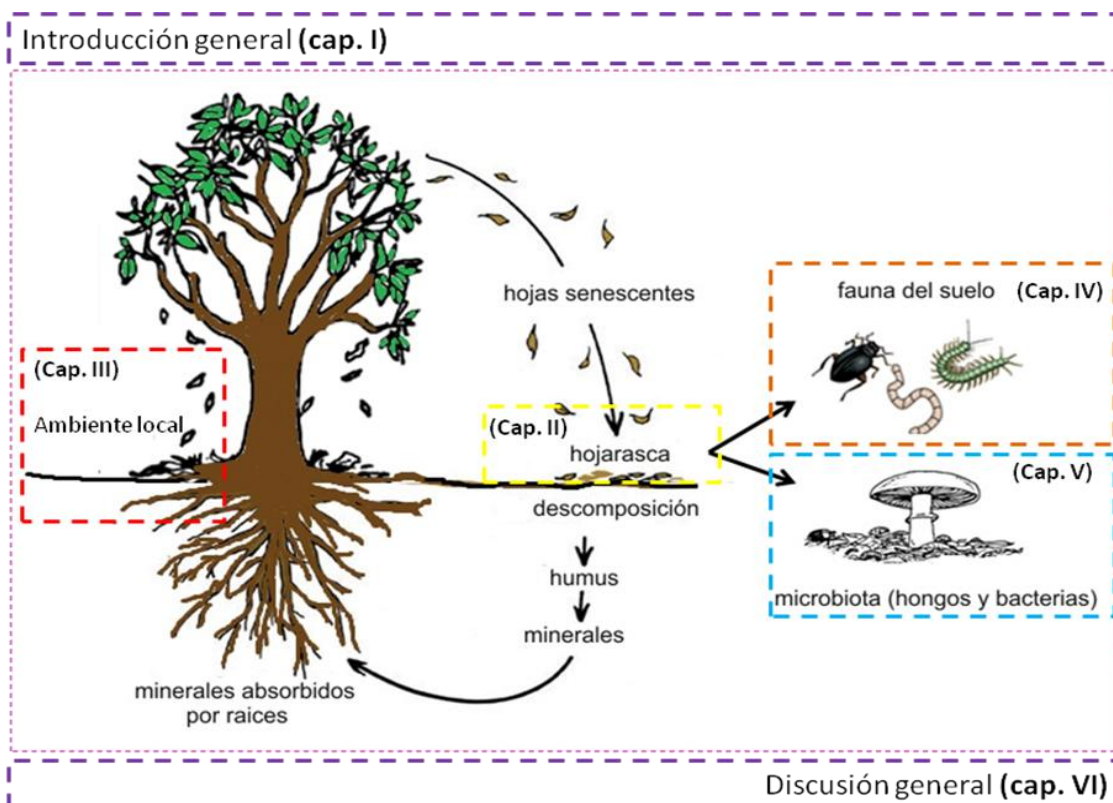


Figura 1.5. Esquema general de la Tesis, donde se indica en qué capítulo se evalúa cada factor regulador de la descomposición de hojarasca.

1.2. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

1.2.1. Área de estudio

El presente trabajo se realizó en la localidad de Horco Molle, aproximadamente a 800 msnm. Los sitios de estudio se localizaron dentro del Parque Sierra de San Javier (PSSJ), Tucumán, Argentina. El PSSJ es un área protegida de 14.000 hectáreas que depende de la Universidad Nacional de Tucumán y se encuentra aproximadamente a 15 km al oeste de San Miguel de Tucumán. La vegetación de la zona corresponde al piso de selva montana o

pedemonte de la provincia fitogeográfica de las Yungas (Cabrera 1976; Brown 2002). El clima es subtropical húmedo con un promedio de precipitación anual que varía desde 1300 hasta 1500 mm distribuidos en un régimen monzónico con inviernos secos y veranos lluviosos (Bianchi y Yañez, 1992; Hunzinger 1995). La temperatura media anual es de 19°C. En el primer período en el que se realizaron los experimentos (Septiembre de 2013 a Septiembre de 2014) la temperatura media anual fue de 20,7°C y la precipitación acumulada fue de 1198 mm. En el segundo período (Septiembre de 2014 a Septiembre de 2015) la temperatura media anual fue de 20,7 °C y la precipitación acumulada fue de 1272 mm. En el período en el que se realizó el último experimento (Septiembre de 2015 a septiembre de 2016) la temperatura media anual fue de 19,4 °C y la precipitación acumulada fue de 1198 mm. (Figura 1.6., datos de la sección Agrometeorología de la Estación Experimental Agroindustrial Obispo Colombres, EEAOC).

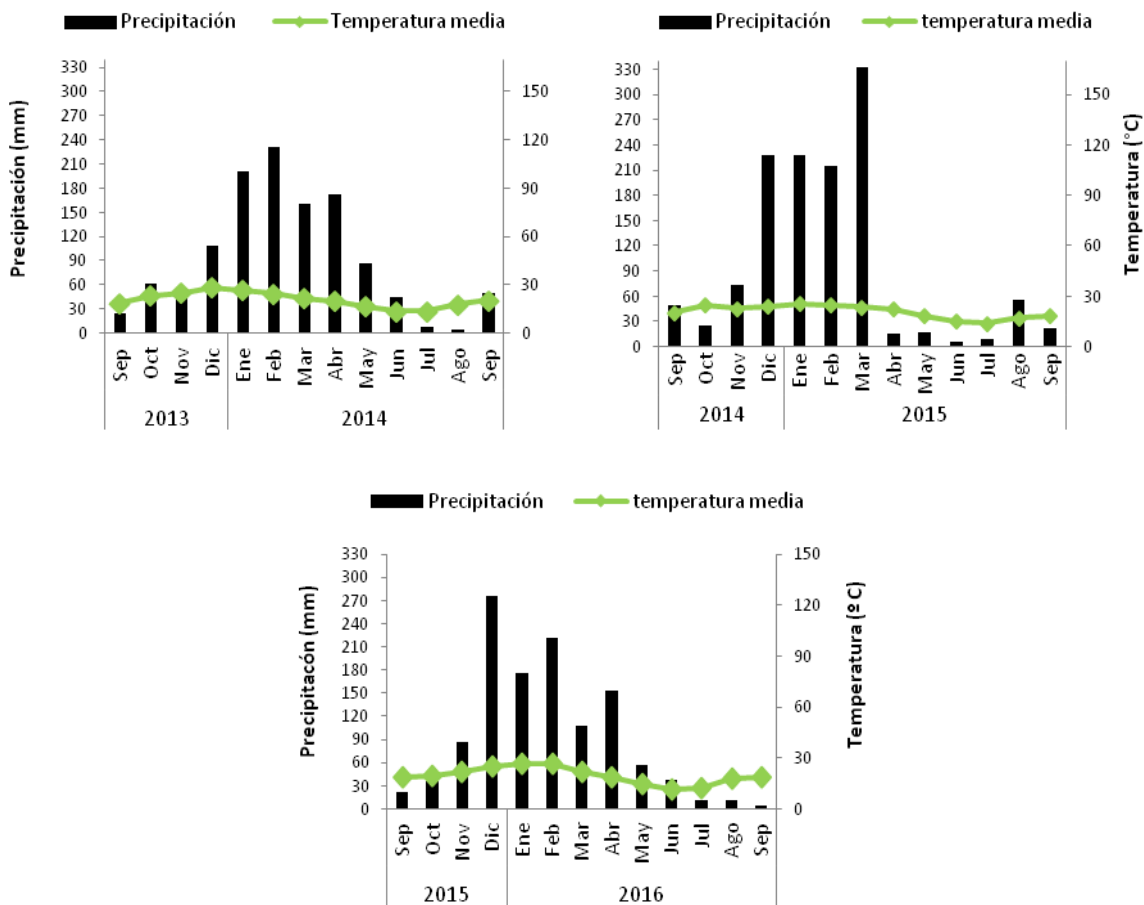


Figura 1.6. Climatogramas de la localidad de Horco Molle, Yerba Buena, Tucumán. Las barras indican la precipitación acumulada mensual (mm). La línea verde indica la media de la temperatura mensual (°C). Se muestra por separado los tres períodos en los cuales se realizaron los experimentos. Datos brindados por la estación meteorológica más cercana a los sitios de estudio perteneciente a la sección Agrometeorología de la EEAOC.

Durante la primera mitad del siglo XX gran porcentaje del pedemonte de la Sierra de San Javier fue deforestado para cultivos, principalmente de citrus y caña de azúcar (Brown et al. 2001). Posteriormente, alrededor de 1950, se produjo el abandono de estas tierras debido a la pérdida de fertilidad de los suelos y a cambios socio-económicos. De esta manera, el pedemonte de la Sierra experimentó una revegetación natural (Grau et al. 1997) que se vio favorecida por la creación del Parque Sierra de San Javier en 1976, que resultó

en una fuente de propágulos de especies nativas (Grau et al. 2008; Gutiérrez Angonese y Grau 2014). Sin embargo, debido a la cercanía a las áreas urbanas, la Sierra también actuó como receptora de propágulos de especies exóticas ornamentales. La colonización e invasión de especies de plantas dispersadas por aves, como es el caso del ligustro, fueron especialmente beneficiadas ya que las aves utilizaron los remanentes de cultivos abandonados como percha (Grau y Aragón 2000; Aragón y Morales 2003). De la combinación de estas dos fuentes de propágulos, ciudad y bosque, surgieron los actuales bosques secundarios que presentan distintas edades sucesionales y distinta composición florística. Algunos de estos bosques secundarios están compuestos solo por especies nativas, otros presentan especies exóticas, mientras que otros fueron completamente invadidos por la especie exótica *Ligustrum lucidum* que forma bosques monoespecíficos. Esto origina un mosaico de bosques secundarios nativos y bosques secundarios con distinto grado de invasión de ligustro (Grau et al. 2008).

Los bosques secundarios nativos de la Sierra de San Javier son semidecíduos y presentan tres estratos: 1) el dosel de aproximadamente 30 metros dominado por especies nativas de gran porte, como *Ocotea porphyria* (Griseb.) van der Werff y *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg, 2) el sub-dosel de entre 12 y 15 m donde predominan las especies como *Allophylus edulis* (A. St. Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl. y *Piper tucumanun* C. DC. y 3) el sotobosque de aproximadamente 3 metros, prácticamente dominado por *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Grau et al. 2010; Malizia et al. 2010). Por su parte, los bosques secundarios dominados por *L. lucidum* presentan menor diversidad de especies de árboles, arbustos y lianas (Aragón y Morales, 2003; Lichstein et al. 2004; Ceballos et al. 2015) y una estructura vertical más simple que la de los bosques nativos con

solo dos estratos. El primer estrato corresponde al dosel dominado por *L. lucidum* y el segundo estrato a un sotobosque dominado por *P. carthagenensis*. Los bosques de ligustro presentan mayor biomasa (asociado por su alta tasa de crecimiento) (Lichstein et al. 2004) y mayor densidad (más de 500 ind. / ha) en comparación con los bosques secundarios nativos de la Sierra de San Javier.

1.2.2. Selección de los sitios

En el año 2013 se eligieron 5 sitios de bosques secundarios nativos y 5 sitios de bosques secundarios dominados por *L. lucidum* (bosques de ligustro en adelante) (Figura 1.7. y 1.8.). Basado en los trabajos de Aragón et al. (2014), Ayup et al. (2014) y Fernandez y Aragón (2014), se trabajó con un diseño pareado con 5 sitios para cada categoría de bosque (5 pares de bosques Nativo-Ligustro). La distancia entre los miembros de cada par fue de 200 a 500 m. En la elección de los sitios se consideró que tengan similares condiciones de edad (entre 30 y 50 años de sucesión), altitud (entre 500 y 700 m), pendiente y tipo de suelo (Entisoles), de manera tal que las variables ambientales y la descomposición estén determinadas principalmente por las características de la vegetación.

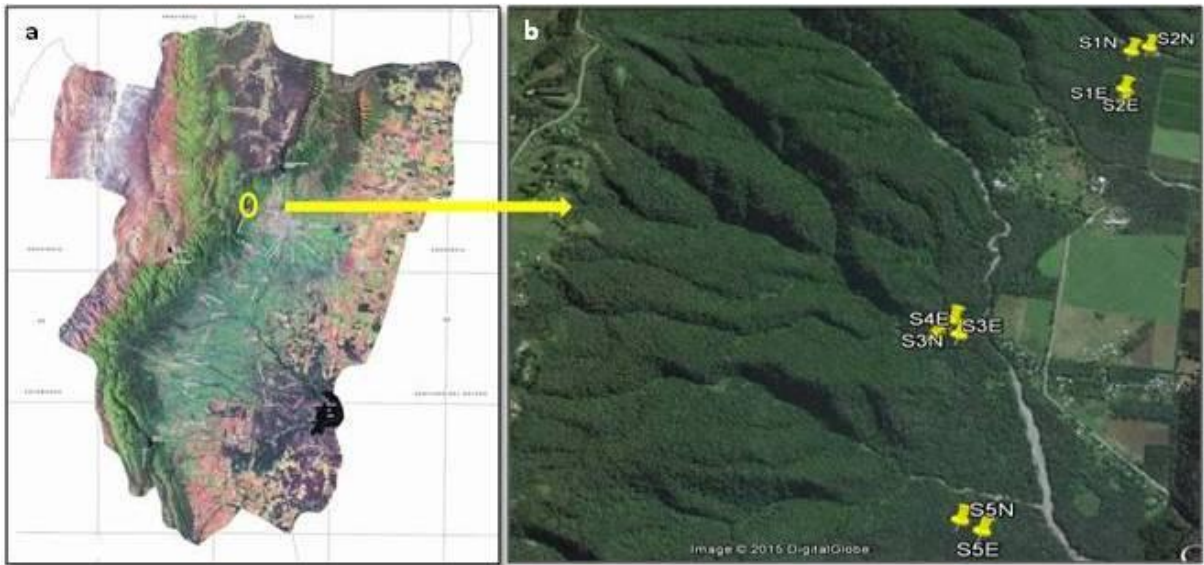
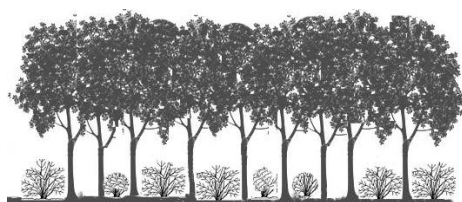


Figura 1.7. Área de estudio. a) Localización de la Sierra de San Javier en la provincia de Tucumán y b) Ubicación de los pares de sitios en el pedemonte de la Sierra de San Javier.



Figura 1.8. Imágenes de los bosques de estudio. a) Bosque nativo y b) Bosque de ligustro.



CAPÍTULO II

*Descomponibilidad de especies y de
mezclas naturales de hojarasca de bosques
nativos e invadidos por *L. lucidum**

2.1. INTRODUCCIÓN

Actualmente, ningún lugar es inmune a los cambios relacionados con las invasiones biológicas (Mack et al. 2000). La invasión por especies exóticas puede ejercer efectos a nivel de las poblaciones, de las comunidades y de los ecosistemas (Parker et al. 1999). A nivel comunidad, las plantas exóticas invasoras pueden impactar sobre la estructura de la comunidad receptora a través de modificaciones en la composición, diversidad y dominancia de la vegetación. También desde el punto de vista comunitario, las especies exóticas pueden diferir de las especies nativas en atributos funcionales claves, como las propiedades físico químicas de sus hojas (Leishman et al. 2007; Castro-Díez et al. 2009). Si los cambios que las especies exóticas producen en la estructura de la comunidad y en los atributos funcionales ocurren asociados, la invasión por especies exóticas podría causar cambios en el funcionamiento ecosistémico, por ejemplo en la descomposición de hojarasca y en el reciclado de nutrientes (e.g. Mack et al. 2000; Kolar y Lodge 2001; Ehrenfeld 2003).

La descomposición es un proceso ecosistémico fundamental en ecosistemas terrestres a través del cual, los nutrientes contenidos en la hojarasca se liberan al suelo y quedan disponibles para ser tomados por las plantas y los organismos que habitan el suelo (Swift et al. 1979; Chapin et al. 2002). Por esta razón es un proceso clave para el reciclado de nutrientes y, a través de ese reciclado, para la productividad de un sistema (Cornelissen et al. 1999; Chapin et al. 2002). La descomposición de hojarasca está regulada por las condiciones ambientales y propiedades del suelo, la calidad de la hojarasca y la actividad de los organismos descomponedores del suelo (Swift et al. 1979; Aerts 1997; Cornwell et al. 2008). A escala local, cuando las condiciones ambientales se mantienen relativamente

constantes, la tasa de descomposición de un sustrato está determinada principalmente por su calidad, que depende de los atributos funcionales de las especies que integran la comunidad (Garnier et al. 2004; Cornwell et al. 2008). De esta manera, si las especies exóticas poseen atributos funcionales similares a las especies nativas, serían equivalentes funcionales y no se esperarían cambios en la tasa de descomposición. Por el contrario, si las especies exóticas presentan diferentes atributos funcionales que las especies nativas, podrían afectar la descomposición de la hojarasca y el ciclo de los nutrientes.

Numerosos estudios a nivel mundial compararon la tasa de descomposición de la hojarasca de especies exóticas y nativas con el fin de determinar si existían diferencias, la magnitud de las diferencias y la dirección de los cambios en el funcionamiento ecosistémico que podría generar la invasión por especies exóticas. Algunos estudios reportaron mayor descomposición de las especies exóticas en comparación con las especies nativas mientras que otros encontraron el patrón opuesto (Ehrenfeld 2003). Los resultados son diferentes según se consideren distintos grupos funcionales (por ejemplo si son fijadoras de nitrógeno o no) o distintas regiones (es decir contexto dependiente) o, a veces, dependiendo de la identidad particular de las especies estudiadas.

Por ejemplo, Allison y Vitousek (2004) encontraron que la tasa de descomposición de hojarasca de la mayoría de las especies exóticas invasoras de Hawái fue mayor que la de las especies nativas dominantes de esa área. Su mayor descomposición se asoció a la mayor área foliar específica y concentración de nutrientes (N y P) de su hojarasca. Los autores de este trabajo sostienen que la mayor descomposición de las especies exóticas en comparación con las especies nativas está dada por diferencias en las características

fisiológicas (e.g. mayor tasa fotosintética de las especies exóticas). Posteriormente, y en coincidencia con los resultados anteriores, Liao et al. (2008) encontraron a partir de un meta-análisis, que la invasión de plantas exóticas aumenta la tasa de descomposición de hojarasca en un 117% en comparación con ecosistemas nativos. Los autores sugirieron que este incremento podría explicarse por el hecho de que las especies exóticas presentaron, en general, mayor concentración de N y menores relaciones C: N y lignina: N en su hojarasca. Debe tenerse en cuenta que, del conjunto de datos utilizados en este meta-análisis gran parte proviene de regiones donde se realizaron estudios sobre la invasión durante muchos años, por ejemplo, en las islas hawaianas, donde las especies exóticas son fijadoras de nitrógeno y las nativas no. Castro-Diéz et al. (2009) encontraron que la hojarasca de una especie exótica del centro de España se descompuso más rápido en comparación con una especie nativa dominante de esa área. Los autores lo atribuyen a su menor contenido de materia seca, lo cual se relaciona con la inversión de las plantas en tejidos estructurales de sus hojas vivas, es decir que la mayor descomposición de esta exótica se debió a su menor contenido de tejidos estructurales. Por el contrario, Boon y Johnstone (1997) encontraron que la hojarasca de la invasora *Melaleuca* spp. de humedales costeros de Australia presentó menor tasa de descomposición que las especies nativas, debido a la presencia de aceites esenciales que afectarían negativamente la actividad de los descomponedores. Un estudio realizado por Drenovsky y Batten (2007) muestra que una hierba anual, invasora de un pastizal de Estados Unidos, también presenta menor descomposición que las especies nativas, pero en este caso estuvo relacionada con la mayor relación C: N y lignina: N de su hojarasca. La menor descomposición de hojarasca de la especie herbácea *Fallopia japonica*, invasora de pastizales de Italia, se relaciona principalmente con su bajo contenido de N y en consecuencia, alta relación C: N (Mincheva et al. 2014). Por su parte, Godoy et

al. (2010) encontraron que las especies exóticas se descomponen más lento que las especies nativas en el ecosistema Mediterráneo de España, debido a su mayor contenido de lignina. Sumado a los resultados contrapuestos de mayor o menor descomposición de las especies exóticas, otros estudios no encontraron diferencias consistentes en las tasas de descomposición entre nativas y exóticas a nivel de especies (Furey et al. 2014; Finerty et al. 2016; Jo et al. 2016).

Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que independientemente de la dirección y magnitud de la diferencia en la descomposición entre especies nativas y exóticas, el impacto de las diferencias dependerá de la abundancia de las especies exóticas en la comunidad (“*mass ratio hypothesis*” sensu Grime 1998). Esto es debido a que las plantas más abundantes aportan más biomasa y, en consecuencia, sus caracteres morfo-funcionales determinan mayoritariamente las tasas de los procesos ecosistémicos locales. En otras palabras, una especie exótica muy diferente a las nativas tendrá poco impacto en un ecosistema si es poco abundante mientras que una especie exótica sólo un poco diferente a las nativas podría tener un gran impacto si se vuelve dominante en la comunidad que invade, y esas características diferentes dominan la comunidad. Así, y en el contexto de la hipótesis de proporción de biomasa, es posible predecir procesos ecosistémicos a partir del estudio de caracteres morfo-funcionales de las especies de una comunidad, ponderados por la abundancia de las mismas. Esta métrica se conoce como “media ponderada de un carácter”, es decir la suma de los valores para un carácter ponderado por la abundancia de las especies que lo portan en una determinada comunidad (Garnier et al. 2004; Díaz et al. 2007; Garnier et al. 2007).

En el pedemonte de las Yungas de Tucumán se han establecido varias plantas exóticas leñosas, sin embargo, sólo la especie arbórea *Ligustrum lucidum* (“ligustro”) es invasora y tiene la capacidad de formar parches de bosques monodominantes (Aragón y Grau 2000). En un estudio previo realizado en el Chaco Serrano, provincia de Córdoba, Furey et al. (2014) no encontraron diferencias en las características de la hojarasca relacionadas a la descomposición entre las especies nativas y exóticas, entre ellas *L. lucidum*, que también forma parches monoespecíficos en esa área. En el mismo estudio, estos autores encontraron que la descomponibilidad de las mezclas de bosques de *L. lucidum* fue levemente menor que la de bosques nativos. No obstante, los autores sugieren que debido a la dominancia de esta especie, esa pequeña diferencia en la descomponibilidad podría alterar la tasa de descomposición del ecosistema. Por su parte, en un estudio realizado en las Yungas, Aragón et al. (2014) encontraron que la descomposición de hojarasca de *L. lucidum* fue mayor que la de dos especies nativas abundantes. Sin embargo, aún no se registran estudios que hayan evaluado la descomponibilidad de las mezclas de bosques nativos y de bosques invadidos por *L. lucidum*, teniendo en cuenta su abundancia en bosques de las Yungas.

En este contexto, el objetivo principal de este capítulo es analizar si se puede predecir la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca producidas por bosques nativos y de ligustro a través de la descomponibilidad de las especies abundantes en cada tipo de bosque. Para ello, se analiza si la descomponibilidad y la calidad de *L. lucidum* difiere de otras especies exóticas y nativas abundantes y si hay diferencias en descomponibilidad y calidad entre el conjunto de especies nativas y el conjunto de especies exóticas. Luego, se evalúa como varía la descomponibilidad de las mezclas de hojarasca de bosques secundarios nativos e invadidos por ligustro y si la descomponibilidad de las mezclas

naturales de hojarasca se asocia con su calidad química. Por último, se analiza si la media ponderada de descomponibilidad sobre la base de la descomponibilidad de las especies más abundantes de cada bosque se relaciona con la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca producidas por el mismo bosque.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Recolección y preparación de muestras de especies dominantes y mezclas

El estudio se realizó en la localidad de Horco Molle, descrita en el capítulo I. Durante los meses de mayor caída de hojarasca (abril-agosto) del año 2013 se recolectó hojarasca de 16 especies leñosas (9 especies nativas y 7 especies exóticas) dominantes del pedemonte de la Sierra de San Javier en la provincia de Tucumán. (Tabla 2.1). La colecta se realizó mediante trampas de hojarasca, construidas con bolsas de plástico y colocadas a una altura aproximada de 80 cm del suelo, bajo al menos 5 individuos maduros de cada especie. Por su parte, se recolectó hojarasca de mezclas naturales de 5 sitios de bosques secundarios nativos y 5 sitios de bosques de ligustro durante el período abril de 2013 - agosto de 2014. En cada sitio se colocaron al azar al menos 5 trampas de hojarasca construidas con bolsas de plástico, de las cuales, algunas se pusieron directamente en el suelo mientras que otras estuvieron a una altura aproximada de 80 cm del suelo. Las muestras de hojarasca, que consistían en hojas senescentes y sin signos de ataque de herbívoros o patógenos, se retiraron de las trampas cada una semana aproximadamente, se secaron a temperatura ambiente y se conservaron en bolsas de papel madera hasta su posterior procesamiento.

En cada sitio se delimitaron parcelas de 20 x 20 m (5 réplicas por tipo de bosque) y se registró la identidad y la abundancia de cada especie arbórea. Estos datos fueron utilizados posteriormente para el cálculo de la descomponibilidad de cada parcela ponderada por la abundancia de las especies. La nomenclatura utilizada corresponde a los lineamientos establecidos en el Catálogo de Plantas Vasculares de Flora del Cono Sur del Instituto de Botánica Darwinion (<http://www2.darwin.edu.ar/>).

Tabla 2.1. Familias y origen de las 16 especies consideradas en este estudio.

Especie	Familia	Origen
<i>Allophylus edulis</i> (A. St. Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	Sapindaceae	Nativa
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Myrtaceae	Nativa
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	Nativa
<i>Juglans australis</i> Griseb.	Juglandaceae	Nativa
<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav.	Myrsinaceae	Nativa
<i>Ocotea porphyria</i> (Griseb.) van der Werff	Lauraceae	Nativa
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	Rubiaceae	Nativa
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	Bignoniaceae	Nativa
<i>Tipuana tipu</i> (Benth.) Kuntze	Fabaceae	Nativa
<i>Citrus aurantium</i> L.	Rutaceae	Exótica
<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	Rosaceae	Exótica
<i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton	Oleaceae	Exótica
<i>Ligustrum sinense</i> Lour.	Oleaceae	Exótica
<i>Morus alba</i> L.	Moraceae	Exótica
<i>Persea americana</i> Mill.	Lauraceae	Exótica
<i>Psidium guajava</i> L.	Myrtaceae	Exótica

2.2.2. Descomponibilidad de hojarasca de especies dominantes, de mezclas naturales de hojarasca y descomponibilidad ponderada de las mezclas

Para realizar los experimentos de descomposición, se utilizó el método de bolsas de descomposición (Cornelissen et al. 1996; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Se confeccionaron bolsas de descomposición de malla de fibra de vidrio, de 20 x 20 cm, con

una malla de 2 mm y con $2 \pm 0,2$ g de hojarasca. Dicho tamaño de malla permitiría el acceso de la mayoría de los organismos descomponedores sin que se produzca mucha pérdida del material vegetal. Para la descomponibilidad de las especies dominantes se prepararon 15 bolsas de cada especie, en total 240 bolsas. Para la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca se confeccionaron 15 bolsas por cada sitio, en total 150 bolsas.

La descomponibilidad de las especies y de las mezclas naturales de hojarasca de ambos tipos de bosques se determinó mediante experimentos de jardín común que se llevaron a cabo en los periodos septiembre 2013 a septiembre de 2014 y septiembre de 2015 a septiembre de 2016 respectivamente. El método de jardín común consiste en la incubación simultánea de las bolsas de descomposición de todas las especies o mezclas que se quiere comparar en una cama de descomposición. Al incubar de manera simultánea las bolsas de descomposición de todas las especies bajo las mismas condiciones ambientales, la pérdida de peso seco resultante es un reflejo de las propiedades físicas y químicas de la hojarasca y, de esa manera, constituye una expresión de su calidad para los organismos descomponedores (Cornelissen 1996; Cornelissen et al. 1999; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). La cama de descomposición se construyó en un terreno de aproximadamente 5 x 4 m en el invernáculo del Instituto de Ecología Regional (IER) en Horco Molle (Figura 2.1.). Allí, previamente a la incubación de las bolsas, se removió la hojarasca y la vegetación existente. Las bolsas se colocaron al azar, con una cara en contacto con el suelo, y se cubrieron con los restos vegetales extraídos durante la limpieza, con el fin de homogeneizar las condiciones físicas y simular condiciones naturales de descomposición.

En cada una de las colectas que se realizaron a los 30, 60, 90, 180 y 365 días de incubación se extrajeron al azar 3 bolsas de cada especie para el experimento de descomponibilidad de las especies aisladas y 3 bolsas de cada sitio para el experimento de descomponibilidad de las mezclas de hojarasca de cada bosque. Las muestras obtenidas en cada recolección se limpiaron con pincel para eliminar restos de suelo y material vegetal extraño a las muestras. Posteriormente, las muestras se secaron en estufa a 60° C durante tres días y se pesaron en una balanza analítica. Para corregir el peso seco inicial debido a la humedad que pueda tener la hojarasca, se pesaron tres sub-muestras por especie y tres sub-muestras de mezclas por sitio y luego se secaron en la estufa a 60 °C durante tres días. El valor obtenido de las sub-muestras secas fue restado al peso inicial de la hojarasca; así se obtuvo un promedio del contenido de humedad de cada especie y de las mezclas de cada sitio. Este valor fue restado a todos los pesos iniciales de la hojarasca colocada en las bolsas. Finalmente, para determinar la descomponibilidad de cada especie y de las mezclas de hojarasca se calculó la pérdida de peso seco (%) en relación al peso seco inicial antes de la incubación $((1-(\text{peso seco final}/ \text{peso seco inicial})) \times 100)$. Una vez calculados los valores de descomponibilidad para cada especie, se calculó la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca de cada parcela ponderada por la abundancia de las especies dominantes según la ecuación propuesta por Garnier et al. (2004);

$$\text{trait}_{\text{agg}} = \sum_{i=1}^n p_i \times \text{trait}_i$$

Donde $\text{trait}_{\text{agg}}$ es el % pérdida de peso seco ponderado de cada parcela, p_i es la abundancia relativa de la especie i , n es el número de especies estudiadas y trait_i es la

descomponibilidad de la especie *i*. Finalmente, se obtuvo la media ponderada de descomponibilidad de las mezclas de hojarasca producidas por cada tipo de bosque. Para el cálculo de la media ponderada de descomponibilidad de bosques de ligustro se contó con los datos de descomponibilidad de las especies dominantes que alcanzaron un 99% de cobertura. Mientras que la media ponderada de descomponibilidad de bosques nativos se realizó con la información de descomponibilidad de las especies que alcanzaron un 80% de cobertura.



Figura 2.1. Experimento de Jardín Común. Incubación de las bolsas de descomposición en la cama de descomposición construida en el invernáculo del Instituto de Ecología Regional (IER) en Horco Molle.

2.2.3. Calidad de la hojarasca

2.2.3.1. Calidad de hojarasca de especies nativas y exóticas dominantes

Como medida de la calidad física de las hojas verdes se midió la dureza foliar (N/mm) y el área foliar específica (mm^2/mg) siguiendo protocolos estándares (Pérez Harguindeguy

et al. 2013). La dureza foliar o resistencia a la tracción de las hojas (Ft, fuerza tensil) es la fuerza requerida para cortar un fragmento de hoja dividido por su ancho y es un indicador de la inversión en carbono para protección estructural de los tejidos fotosintéticos en general (Cornelissen et al. 2003; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Esta característica se midió con un dinamómetro construido según Hendry y Grime (1993). El área foliar específica (SLA) es el área de una hoja fresca dividida por su peso seco y suele relacionarse positivamente con la tasa de crecimiento relativo y negativamente con la inversión en defensa estructural de la hoja (Cornelissen et al. 2003; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Para calcular el área foliar específica se escanearon hojas verdes frescas, totalmente expandidas, y con el programa Image J versión 1.42d (National Institute of Health, Bethesda, Md, USA) se determinó el área de las mismas. Luego, las hojas fueron secadas en la estufa a 60 °C durante 48 horas. El área foliar específica se obtuvo a partir de la división del área de la hoja fresca en su peso seco. Los análisis de ambas características físicas de las hojas se realizaron en 5 individuos por especie.

Como indicadores de la calidad química de la hojarasca, se midió el contenido (%) de fósforo (P), carbono (C), nitrógeno (N) y se calculó la relación C: N según lo establecido en el protocolo de Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Todos los análisis se realizaron en 5 réplicas por especie, cada réplica constaba de hojarasca recolectada de al menos un individuo. Cada muestra, de aproximadamente 5 g fue molida y homogeneizada. El contenido de C y N total de la hojarasca se determinó por combustión seca con el analizador elemental Perkin Elmer 2400 Serie II CHNS/O (USA) y el contenido de P se determinó por digestión con el Easy Block Smart Digester (Westco). Los análisis químicos

se realizaron en el Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV) en la provincia de Córdoba.

2.2.3.2. Calidad de las mezclas naturales de hojarasca de bosques nativos y de ligustro

En el caso de las mezclas de hojarasca se determinó el contenido de C, N y se calculó la relación C: N en tres sub-muestras por sitio. Los análisis se realizaron en el mismo laboratorio y con los mismos elementos con los que se analizó la calidad de las especies dominantes.

2.2.4. Análisis de datos

2.2.4.1. Riqueza de especies arbóreas de bosques nativos y de ligustro

Para comparar la riqueza de especie arbóreas de cada tipo de bosque se realizó un test de Mann- Whitney.

2.2.4.2. Descomponibilidad y calidad de hojarasca de especies nativas y exóticas dominantes

Para comparar la descomponibilidad después de un año de incubación en el jardín común y la calidad de hojas verdes y hojarasca de especies nativas y exóticas, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis debido a que los datos no cumplían los supuestos para realizar análisis paramétricos. La descomponibilidad de la hojarasca de las diferentes especies fue estimada a partir de la pérdida de peso seco. Para evaluar diferencias en la descomponibilidad y calidad entre el conjunto de especies nativas y del conjunto de especies exóticas se realizó un test de Mann- Whitney. Para evaluar la asociación entre la

descomponibilidad de las especies dominantes y las variables de calidad física de las hojas verdes y química de la hojarasca se realizaron correlaciones de Spearman.

Para detectar tendencias en la calidad entre las especies nativas y exóticas, primero se construyó una matriz con las variables características físicas de la hoja verde, química de la hojarasca y con la pérdida de peso seco de la hojarasca después de un año de incubación en el jardín común x 16 especies y luego se realizó un análisis de componentes principales (PCA) basado en una matriz de correlación de las variables. Antes de realizar el análisis multivariado, se llevó a cabo una matriz de correlación con todas las variables para evitar incluir aquellas que estén correlacionadas. Dado que las variables contenido de N y relación C: N estuvieron correlacionadas con más del 70%, valor límite recomendado por Dormann et al. (2013), solo se incluyó el valor del contenido de N en el análisis. Posteriormente, para evaluar el peso de cada variable en el ordenamiento, se realizaron correlaciones (Spearman) entre los valores de las variables y los ejes del PCA. Finalmente, para evaluar si existen diferencias significativas entre las especies nativas y exóticas se compararon los scores de las especies de ambos grupos a lo largo del eje 1 y 2 del PCA usando una prueba de Mann-Whitney. El PCA se realizó con el programa PC-ORD 5.0 (McCunne and Mefford 2011) mientras que los restantes análisis se realizaron con el programa estadístico R (R Core Team, 2013).

2.2.4.3. Descomponibilidad y calidad de las mezclas naturales de hojarasca de bosques nativos y de ligustro

Para comparar la descomponibilidad de las mezclas de hojarasca de ambos tipos de bosques se realizó un test de Mann-Whitney, con el porcentaje de pérdida de peso seco

después de un año de incubación como variable de respuesta. El mismo test se utilizó para comparar el contenido de C, N y la relación C: N de las mezclas de ambos bosques. Finalmente, se realizaron análisis de correlación de Spearman entre la descomponibilidad y las variables de calidad química de las mezclas. Los análisis se llevaron a cabo con el programa estadístico Infostat (Di Rienzo 2015).

2.2.4.4. Asociación entre la media ponderada de descomponibilidad de las especies dominantes y la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca

Para comparar las medias ponderadas de descomponibilidad de las especies dominantes de ambos tipos de bosques, se realizó un test de Mann- Witney. Luego, para evaluar la asociación entre la media ponderada de descomponibilidad de las especies dominantes y la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca se realizó una correlación de Spearman debido a que no cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Los análisis se realizaron con el programa estadístico Infostat (Di Rienzo 2015).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Riqueza y abundancia de especies arbóreas de bosques nativos y de ligustro

Los sitios de bosques nativos fueron más heterogéneos que los sitios de bosques de ligustro tanto en su riqueza de especies como en su diversidad. La riqueza de especies en bosques nativos fue significativamente mayor que en bosques de ligustro ($W=15$; $p=0,007$). En promedio, en cada parcela de 20 x 20 m de bosques nativos se registraron 9 especies arbóreas mientras que en parcelas de bosques de ligustro se encontraron en 4 especies. En los sitios de bosques de ligustro, la abundancia de esta especie invasora

representó el 89% de la abundancia total registrada, mientras que en los sitios de bosques nativos las especies que se observaron como más abundantes no superaron el 40% de abundancia.

2.3.1. Descomponibilidad y calidad de hojarasca de especies nativas y exóticas dominantes

La descomponibilidad de las especies nativas y exóticas del pedemonte de la Sierra de San Javier varió de manera significativa entre un 29 y 100% después de un año de incubación en el jardín común. En este rango, las especies exóticas se distribuyeron intercaladas con las nativas (Figura 2.2; Tabla 2.1; Figura 2.3 y 2.4 de material suplementario). Las especies también presentaron diferencias significativas en la calidad de sus hojas verdes y hojarasca (Tabla 2.2). El rango de SLA fue de 8,24 - 47,62 mm²/mg y el de dureza foliar de 0,28 - 0,93 N/mm. Con respecto a la calidad química, el rango del contenido de C fue de 37,48 – 50,46 %, del contenido de N de 0,81 – 4 %, de la relación C:N fue de 10,95 – 59,35 % y del contenido de fósforo de 0,03 – 0,48 %. En particular, *L. lucidum* presentó una descomponibilidad intermedia con respecto a las demás especies exóticas e intermedia/alta en relación a las especies nativas.

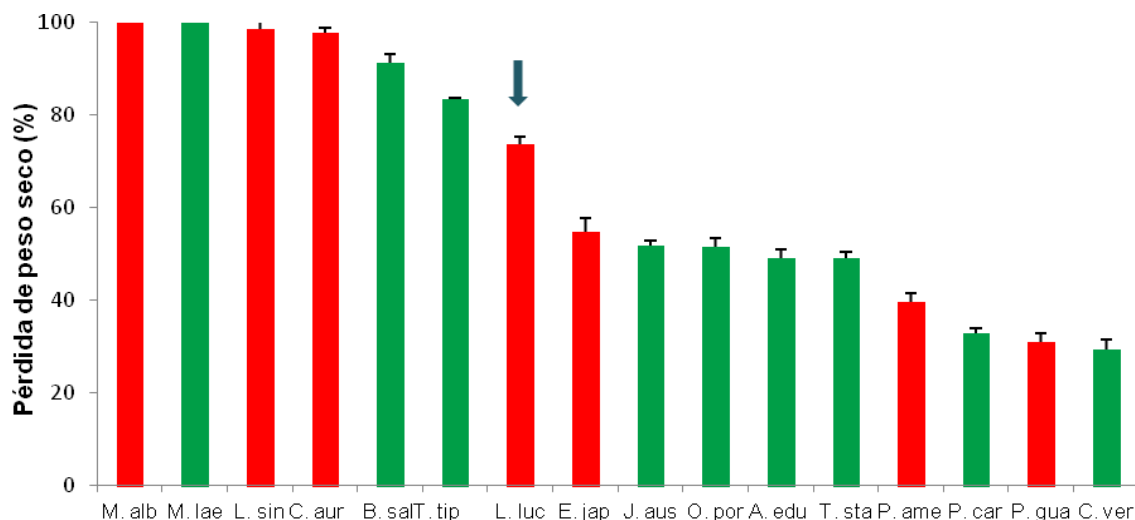


Figura 2.2. Descomponibilidad (pérdida de peso seco (%)) de las especies nativas (verde) y exóticas (rojo) dominantes del pedemonte de la Sierra de San Javier después de un año de incubación en el jardín común ($H= 45,94$; $p< 0,05$). Las barras indican la media con su desvío estándar ($n=3$). La flecha azul señala la posición de la especie *L. lucidum*. La identidad de las especies se resume con la inicial del género y las primeras tres letras de la especie (nombre completo en la Tabla 2.1).

Tabla 2.2. Características químicas de la hojarasca y físicas de las hojas verdes de las especies en estudio.

Origen	Especie	C (%)	N (%)	C: N	P (%)	D. foliar (N/mm)	SLA (mm ² /mg)
Nativa	<i>A. edulis</i>	46,79	1,68	32,13	0,48	0,28	35,32
Nativa	<i>B. salicifolius</i>	45,04	1,84	24,85	0,18	0,55	22,99
Nativa	<i>C. vernalis</i>	49,6	1,83	27,15	0,39	0,73	15,03
Nativa	<i>J. australis</i>	45,9	1,78	27,6	0,03	0,48	13,96
Nativa	<i>M. laetevirens</i>	46,26	1,49	31,02	0,27	0,77	23,06
Nativa	<i>O. porphyria</i>	50,46	1,28	40,57	0,27	0,78	13,15
Nativa	<i>P. cartagenensis</i>	43,43	1,81	21,02	0,1	0,43	35,11
Nativa	<i>T. stans</i>	47,98	1,43	34,42	0,07	0,45	30,55
Nativa	<i>T. tipu</i>	45,05	4	10,95	0,25	0,39	43,57
Exótica	<i>C. aurantium</i>	37,48	1,34	26,64	0,13	0,93	12,14
Exótica	<i>E. japonica</i>	43,26	0,74	58,35	0,12	0,69	8,51
Exótica	<i>L. lucidum</i>	44,12	0,83	53,72	0,19	0,75	18,16
Exótica	<i>L. sinense</i>	42,64	1,61	24,73	0,06	0,42	47,62
Exótica	<i>M. alba</i>	37,86	2,36	16,9	0,26	0,28	20,5
Exótica	<i>P. americana</i>	46,28	1,84	23,94	0,12	0,49	17,48
Exótica	<i>P. guajaba</i>	44,51	1,39	29,63	0,14	0,56	8,24

En conjunto, la descomponibilidad de hojarasca de las especies nativas no mostró diferencias significativas en comparación con el conjunto de especies exóticas (Figura 2.5) y en relación a su calidad solo se encontró diferencias en el contenido de C (mayor en las especies nativas) ($W= 35$; $p= 0,008$). Al mismo tiempo, la descomponibilidad de las especies no se asoció con las características físicas de sus hojas verdes y, en relación a las características químicas de la hojarasca, solo se encontró que la descomponibilidad de las especies, principalmente de las exóticas, disminuyó de manera significativa con el aumento del contenido de C en la hojarasca (Figura 2.6).

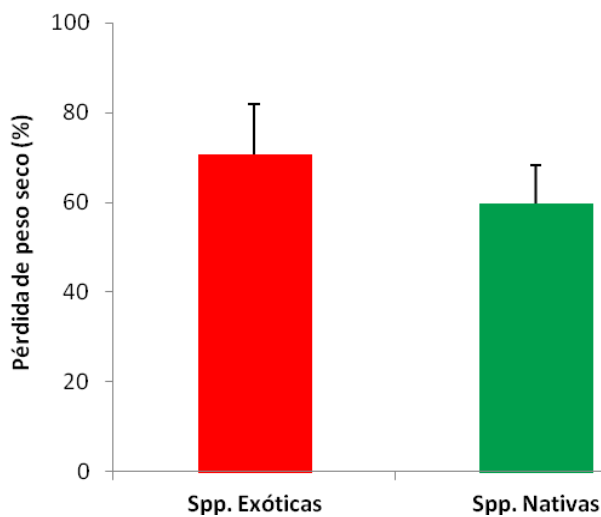


Figura 2.5. Descomponibilidad (pérdida de peso seco (%)) del conjunto de especies nativas (verde) y exóticas (rojo) dominantes del pedemonte de la Sierra de San Javier después de un año de incubación en el jardín común. Las barras indican la media con su desvío estándar ($n=7$ para exóticas y $n=9$ para nativas; $W= 67,5$; $p= 0,42$).

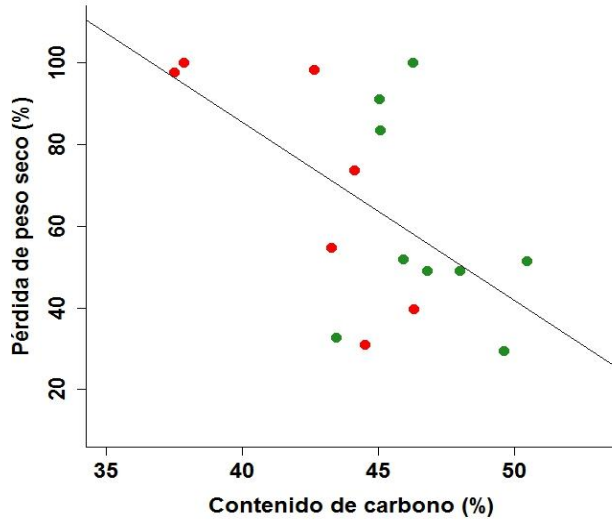


Figura 2.6. Relación entre la descomponibilidad de la hojarasca (% de pérdida de peso seco) de las especies nativas (verde) y exóticas (rojo) y el contenido de carbono de su hojarasca. Correlación de Spearman ($\rho = -0,51$; $p = 0,04$).

El análisis multivariado de las características foliares de las especies nativas y exóticas estudiadas indicó que los dos primeros ejes del PCA explicaron el 36% y el 27% respectivamente de la varianza total. Hacia el lado positivo del eje 1 se ubicaron las especies con mayor dureza foliar, menor contenido de N y menor área foliar específica, mientras que hacia la derecha se ubicaron las especies con las características opuestas. Por su parte, hacia el lado positivo del eje 2 se encontraron las especies con mayor descomponibilidad y menor contenido de C, mientras que las especies con las características opuestas se encontraron hacia el lado negativo de este eje. Cuando se comparó la media de la distribución de los escores de las especies, se observó que la separación de las especies nativas y exóticas fue significativa a lo largo del eje 2 ($W = 82$; $p = 0,02$). En particular, el análisis multivariado muestra que la especie invasora *L. lucidum* se ubicó hacia el lado de mayor dureza foliar y menor SLA, menor contenido de N y menor contenido de C (Figura 2.7).

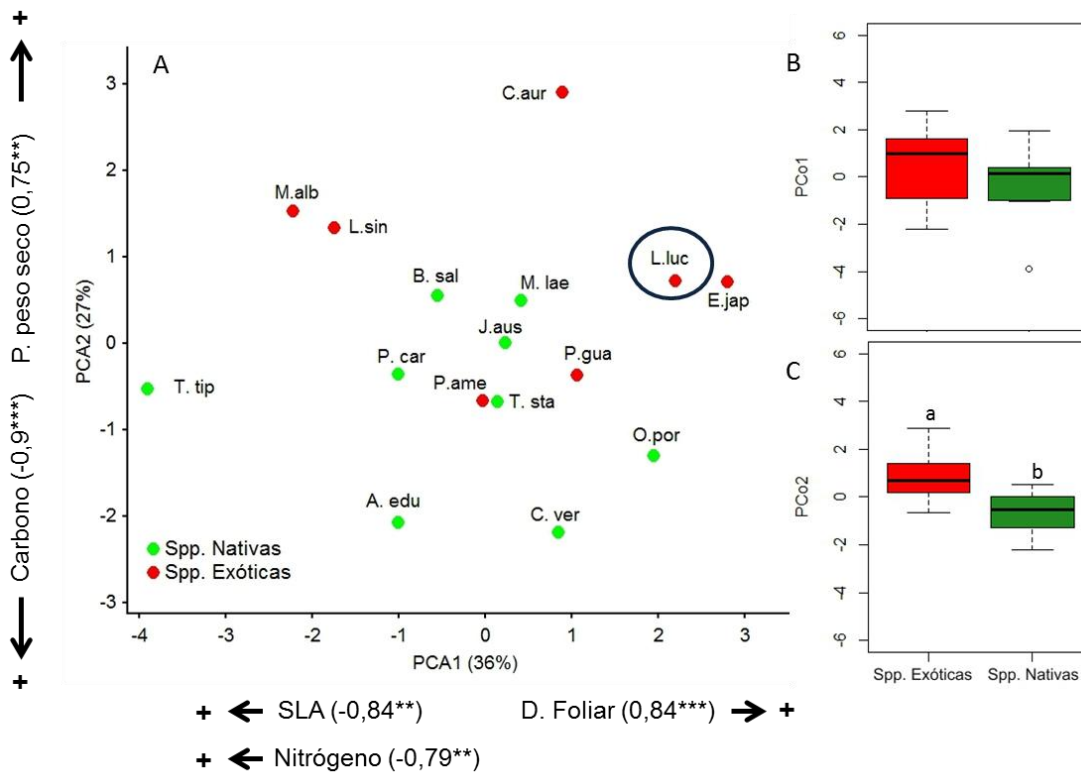


Figura 2.7. A) PCA con las spp. nativas (puntos verdes) y exóticas (puntos rojos) ordenadas según las características: D. foliar, SLA, C, P y pérdida de peso seco. Las etiquetas muestran las tendencias de las características medidas y entre paréntesis el valor de correlación que tienen con los ejes del PCA y el nivel de significancia (** $p < 0,001$ y *** $p < 0,0001$). B) Distribución de las spp. exóticas y nativas en el eje 1 del PCA no significativa. C) Distribución de las spp. exóticas y nativas en el eje 2 del PCA significativa ($W=82$, $p= 0,02$).

2.3.2. Descomponibilidad y calidad de las mezclas naturales de hojarasca de bosques nativos y de ligustro

Consistentemente con los resultados de la riqueza y abundancia florística de los sitios de cada bosque que se reportó en el apartado 2.3.1., las mezclas de bosques nativos no mostraron una dominancia tan marcada de ninguna especie en particular, mientras que las mezclas de hojarasca recogidas en bosque de ligustro, estaban dominadas por hojarasca de

esta especie. Las mezclas naturales de hojarasca de los bosques nativos tuvieron menor descomponibilidad, después de un año de incubación en el jardín común, que las mezclas producidas por bosques de ligustro (Figura 2.8). Las mezclas de los bosques nativos presentaron mayor contenido de C ($W=15$; $p=0,007$), de N ($W=15$; $p< 0,007$) y menor relación C: N ($W=40$; $p= 0,007$) en comparación con las mezclas de bosques de ligustro (Figura 2.9).

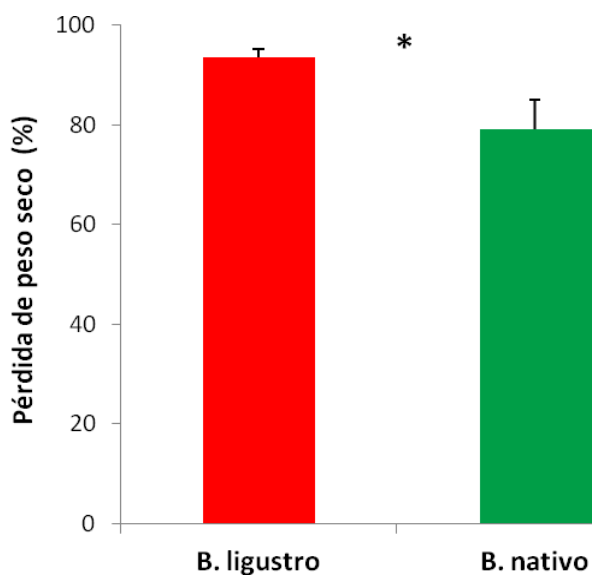


Figura 2.8. Descomponibilidad (pérdida de peso (%)) de las mezclas de bosques nativos (verde) y de ligustro (rojo) después de un año de incubación en el jardín común. Las barras representan la media de cada bosque ($n=5$) con su desvío estándar y el asterisco indica que la diferencia fue significativa ($W= 40$; $p=0,007$).

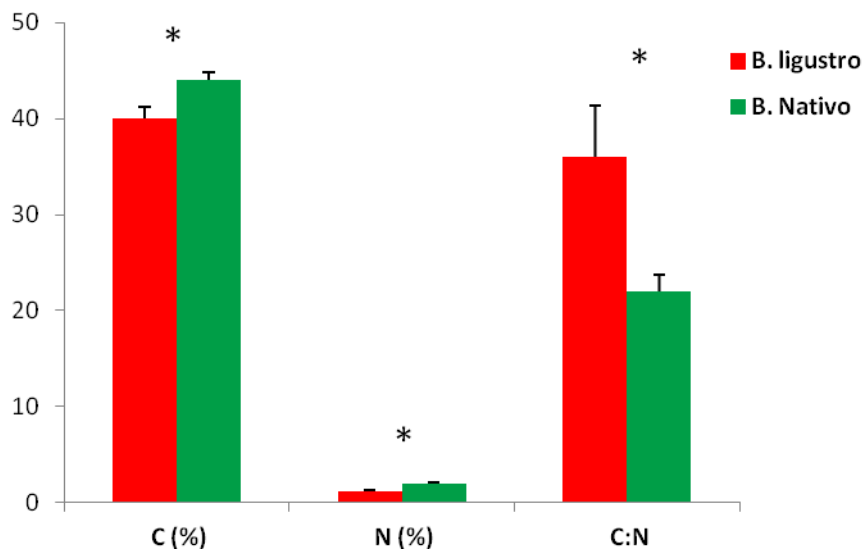


Figura 2.9. Contenido de carbono (C), nitrógeno (N) y relación Carbono: Nitrógeno (C: N) de las mezclas de bosques nativos (verde) y de ligustro (rojo). Las barras representan la media de cada bosque (n=5) con su desvío estándar y el asterisco indica que la diferencia fue significativa.

Con respecto a la relación entre la descomponibilidad y las variables de calidad química medidas, en general, la descomponibilidad de las mezclas de hojarasca mostró una asociación significativa y negativa con el contenido de C (Figura 2.10A). Sin embargo, cuando se analizó por separado a las mezclas de los dos tipos de bosques esta relación sólo se mantuvo para las mezclas de bosques nativos (Figura 2.10B).

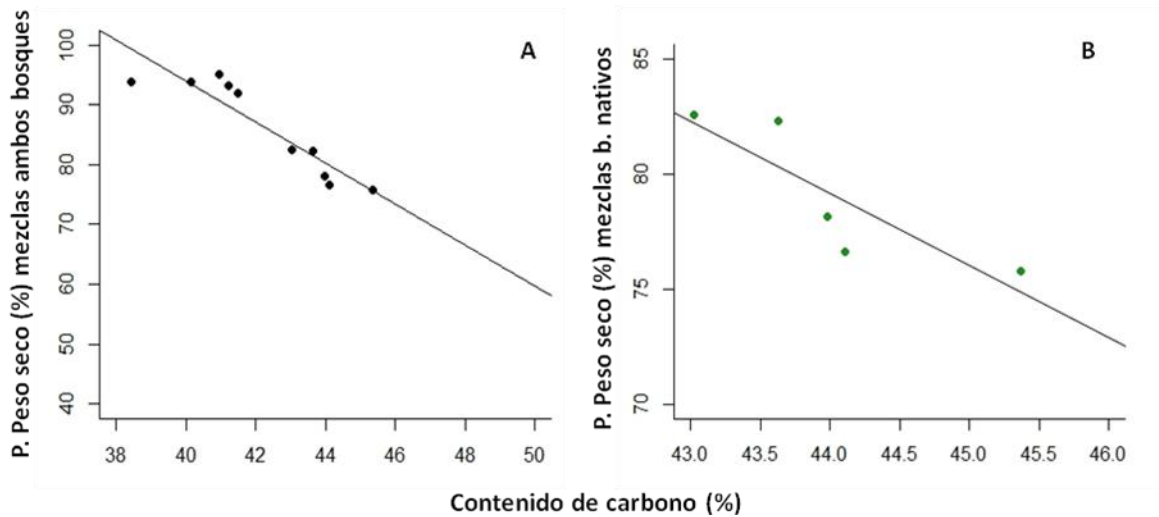


Figura 2.10. Relación entre la descomponibilidad (pérdida de peso seco (%)) de las mezclas de hojarasca con el contenido de carbono (%). A) correlación de Spearman con las mezclas de ambos tipos de bosques ($\rho = -0,96$; $p = 0,004$). B) correlación de Spearman con las mezclas de bosques nativos ($\rho = -1$; $p = 0,04$).

2.3.3. Asociación entre la media ponderada de descomponibilidad de las especies dominantes y la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca

La media ponderada de descomponibilidad de hojarasca de las especies dominantes de bosques de ligustro fue mayor y presentó menor variación entre los sitios que la media ponderada de descomponibilidad de bosques nativos (Figura 2.11). En los dos tipos de bosques, la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca fue mayor que la media ponderada de descomponibilidad. Finalmente, se encontró que la media ponderada de descomponibilidad se asoció de manera significativa y positiva con los valores de descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca de cada tipo de bosque ($\rho = 0,73$; $p = 0,02$).

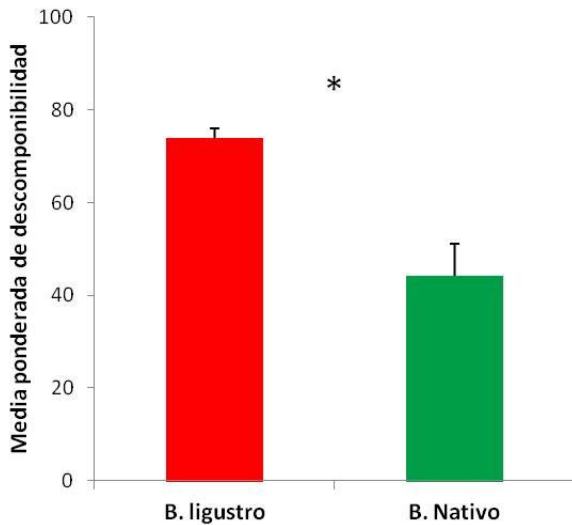


Figura 2.11. Media ponderada de descomponibilidad de bosques nativos (verde) y de ligustro (rojo). Las barras representan la media cada bosque (n=5) con su desvío estándar y el asterisco indica que la diferencia fue significativa (W=40; p= 0,007).

2.4. DISCUSIÓN

En el presente capítulo se encontró que, en conjunto, las especies nativas del pedemonte de la Sierra de San Javier no difieren de las especies exóticas en su calidad y por lo tanto tampoco en su descomponibilidad. En el caso de *L. lucidum*, la única de las especies exóticas analizadas que forma parches casi mono dominantes, fue alta en su descomponibilidad tanto con respecto a las especies nativas como a las exóticas y tendió a ubicarse en el extremo de mayor dureza foliar, menor contenido de nitrógeno y SLA e intermedio a bajo contenido de C, también con respecto a las especies nativas y exóticas abundantes en el pedemonte de la Sierra de San Javier. Por su parte, los cambios en la abundancia relativa de las especies causada por la invasión de ligustro, resultaron en una mayor descomponibilidad de las mezclas naturales provenientes de los bosques invadidos. Por último, la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca se relacionó

negativamente con el contenido de C y se pudo estimar en base a la media ponderada de descomponibilidad de las especies dominantes de cada tipo de bosque.

Numerosos estudios previos encontraron que la hojarasca de las especies exóticas se descompone más rápidamente que la de las especies nativas, cuando presentan alto contenido de N (Allison y Vitousek 2004), bajo contenido de lignina, baja relación C:N (Ehrenfeld 2003; Liao et al. 2008) y menor contenido de materia seca (Castro-Diéz et al. 2009). Resultados contrarios, es decir que la hojarasca de las especies exóticas se descompone más lento que la de especies nativas también fueron encontrados, por ejemplo, cuando las exóticas presentaron mayor contenido de lignina (Godoy et al. 2010) y mayor relación lignina: N (Drenovsky y Batten 2007). Es destacable que en nuestro estudio el conjunto de las especies exóticas y nativas presentaron similares patrones de descomponibilidad, lo cual fue consistente con las similitudes en los atributos de sus hojas verdes y hojarasca. La ausencia de diferencias consistentes en las tasas de descomposición entre el conjunto de especies nativas y exóticas también fue reportada en estudios previos realizados en bosques del Chaco de Argentina (Furey et al. 2014), en bosques templados de Estados Unidos (Jo et al. 2016) y en bosques templados de Suiza (Finerty et al. 2016).

Particularmente, la descomponibilidad de *L. lucidum*, la única de las especies exóticas estudiadas que es invasora, fue intermedia en relación a las demás especies exóticas y alta en relación a las especies nativas. Además, por su capacidad de formar parches casi monoespecíficos, sus características fueron amplificadas debido a su gran abundancia, por lo que la descomponibilidad de las mezclas producidas por los bosques invadidos por ligustro fue significativamente mayor a la de los bosques nativos. Contrario a lo hallado por

Furey et al. (2014) en el Chaco Serrano de Córdoba, en bosques de las Yungas la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca (y la media ponderada por la abundancia de las especies dominantes de bosques de ligustro) fue mayor que la descomponibilidad de las mezclas de bosques nativos. La diferente dirección de cambio que la invasión de ligustro produce en el ecosistema de Chaco y de Yungas, podría relacionarse con las diferentes composiciones de especies de los bosques nativos. En general, la hojarasca de las especies de los bosques nativos del Chaco Serrano de Córdoba sería más descomponible que la hojarasca producida por especies nativas del pedemonte de las Yungas de Tucumán.

Es posible que la menor descomponibilidad de las mezclas de bosques nativos se deba por un lado a que presentaron mayor contenido de carbono que las mezclas de bosques de ligustro y ese carbono podría estar contenido en compuestos recalcitrantes. Si bien, en este estudio no evaluamos el contenido de fibras de las mezclas, Aragón y colaboradores encontraron que la hojarasca de *O. porphyria*, *C. vernalis* y *M. laetevirens*, tres especies nativas dominantes de las mezclas de bosques nativos, presentan mayor contenido de lignina y celulosa que el ligustro, que domina en las mezclas de bosques de ligustro (datos no publicados). También es posible que la menor descomposición de las mezclas nativas se deba a la presencia de metabolitos secundarios. Estudios previos reportaron que algunas de las especies nativas abundantes de las Yungas tienen la capacidad de sintetizarlos. Los metabolitos secundarios tienen gran importancia ecológica por varias razones, entre ellas porque son parte de la protección química de las plantas contra patógenos o herbívoros (Sepúlveda-Jiménez et al. 2004). Se ha reportado que los extractos de hojas de las especies *T. tipu* (Alcaráz et al. 2012), *A. edulis*, *M. laetevirens* (Barneche et al. 2010), *B. salicifolius*

(Limberger et al. 2001) y *T. stans* (Salem et al. 2013) producen metabolitos secundarios con actividad antibacteriana. También se ha encontrado taninos y polifenoles en hojas de la especie *C. vernalis* (Tonin et al. 2014) pero no se ha probado sus potenciales efectos. Contrario a la ventaja que la producción de metabolitos secundarios le confiere a las plantas vivas, se ha demostrado que la presencia de estos compuestos en residuos vegetales retarda su descomposición a través de su efecto en los organismos descomponedores (Hättenschwiler y Vitousek 2000; Knight et al. 2007). Los resultados del presente estudio sugieren que hace falta explorar otros indicadores de calidad para las especies de esta flora.

Por su parte, el mayor valor de la media ponderada de la descomponibilidad de bosques de ligustro en comparación con la de bosques nativos fue consistente con el patrón observado a partir de la descomponibilidad de las mezclas naturales de cada bosque. Sin embargo, la media ponderada de ambos tipos de bosques presentó menores valores en comparación con los valores de descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca. Este resultado podría indicar la ocurrencia de interacciones sinérgicas entre las especies que componen las mezclas de ambos bosques. Resultados de un meta-análisis que incluye 23 estudios en ecosistemas terrestres y 162 mezclas de hojarasca diferentes demuestran que los efectos sinérgicos, es decir de aceleración de la pérdida de peso, prevalecen a los efectos antagónicos, es decir a aquellos que retardan la descomposición (Gartner y Cardon 2004). Se ha propuesto que la diversidad de atributos funcionales podría ayudar a explicar los efectos no aditivos encontrados en las mezclas de hojarasca (Epps et al. 2007). De esta manera, los efectos no aditivos serían más fuertes en las mezclas de hojarasca más heterogéneas, es decir con mayor variabilidad de atributos funcionales que se relacionaría con una mayor diversidad de recursos disponibles para los descomponedores (Schindler y

Gessner 2009). Esto podría explicar la mayor diferencia que presentaron los bosques nativos entre la media ponderada de descomponibilidad de las especies abundantes y la descomponibilidad de las mezclas de hojarasca, en comparación con los bosques de ligustro, debido a que las mezclas nativas son más heterogéneas. Finalmente, la asociación positiva entre la media de descomponibilidad ponderada por las abundancias de las especies dominantes y la descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca de ambos tipos de bosques era esperable debido a que, las mezclas de hojarasca están compuestas mayormente por hojas senescentes y escasos restos vegetales leñosos. Particularmente, era esperable esta asociación en los bosques de ligustro, debido a la casi mono-dominancia de esta especie en dichos bosques.

2.5. CONCLUSIÓN

Los resultados del presente capítulo muestran que, si bien, la descomponibilidad del conjunto de especies exóticas no difiere de la del conjunto de especies nativas, la descomponibilidad del ligustro, que es la única de las especies exóticas que es invasora, sí difiere. Debido a la mayor descomponibilidad del ligustro en relación a las especies nativas, y a su gran abundancia, el ligustro aumenta la descomponibilidad a nivel comunitario. En consecuencia, el ligustro podría acelerar la tasa de descomposición y el reciclado de C y nutrientes en los bosques secundarios invadidos del pedemonte de las Yungas de Tucumán.

2.6. MATERIAL SUPLEMENTARIO

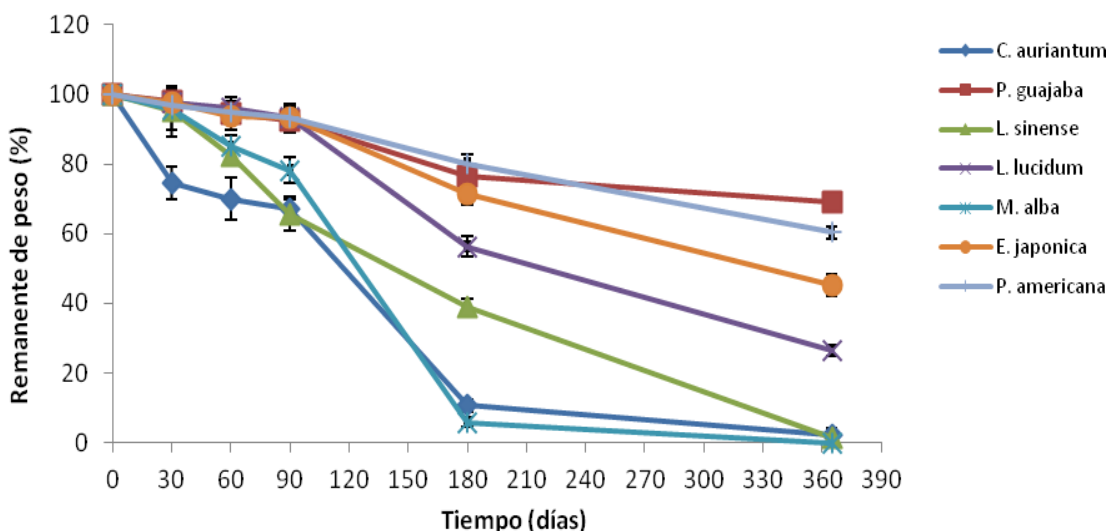


Figura 2.3. Dinámica de descomposición de las especies exóticas durante un año de incubación en el jardín común. Si bien, los análisis se hicieron con pérdida de peso, en general se utiliza el remanente de peso (%) para ilustrar la dinámica de descomposición a lo largo del tiempo.

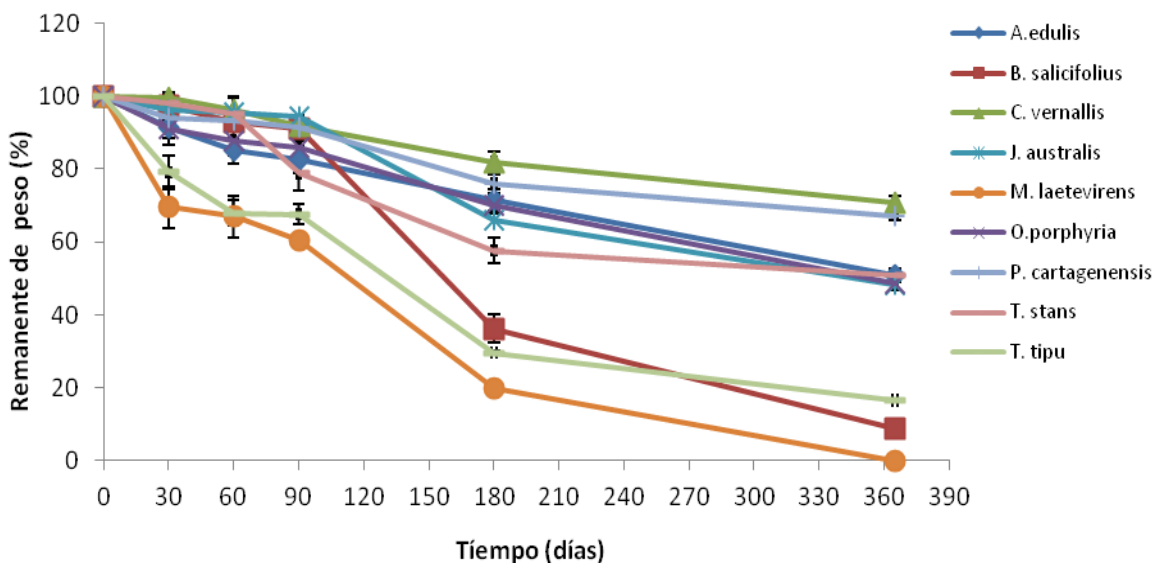
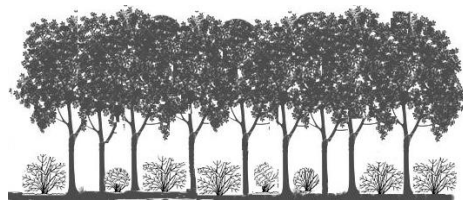


Figura 2.4. Dinámica de descomposición de las especies nativas durante un año de incubación en el jardín común. Si bien, los análisis se hicieron con pérdida de peso, en general se utiliza el remanente de peso (%) para ilustrar la dinámica de descomposición a lo largo del tiempo.



CAPÍTULO III

*Ambiente local de descomposición de
bosques nativos e invadidos por *L. lucidum* y
su efecto sobre la descomposición*

3.1. INTRODUCCIÓN

Desde los primeros estudios que analizaron los factores que regulan la descomposición de la hojarasca se ha propuesto que, a escala global y regional, el clima es el principal factor que controla este proceso, seguido por la calidad de la hojarasca y la diversidad y abundancia de los organismos descomponedores (Swift et al. 1979; Coûteaux et al. 1995; Aerts 1997). Contrario a esta idea, resultados de un meta-análisis, que incluyó 70 estudios sobre los factores que influyen en la descomposición a escala global, mostraron que el efecto directo de la calidad de la hojarasca puede ser incluso mayor que los efectos de la temperatura y la precipitación (Zhang et al. 2008). Más recientemente, resultados de una revisión que incluyó experimentos de descomposición a largo plazo y a escala global, también evidenciaron que el efecto directo de la calidad de la hojarasca puede ser más importante en la descomposición que lo esperado según modelos tradicionales y, además, mostraron que la importancia de parámetros climáticos varía según se trate de ecosistemas fríos, templados o tropicales (Prescott 2010). Así por ejemplo, en ecosistemas templados, la temperatura del aire es el principal factor determinante del patrón de descomposición (Trofymow et al. 2002), mientras que en ecosistemas tropicales, la humedad ambiental tiene un rol más importante (Powers et al. 2009). Es decir que hay algunos patrones generales sobre el efecto de las variables climáticas en la descomposición pero existen factores específicos de sitios que dificultan la generalización de lo que ocurre a escala de sitio (Cornwell et al. 2008; Powers et al. 2009). A escala local, la topografía y la estructura de la vegetación modulan las condiciones del ambiente local de descomposición en la interfase aire-suelo donde se deposita la hojarasca y donde se inicia el proceso de descomposición (Hobbie 1992; Hättenschwiler et al. 2005). A través de su efecto en las condiciones del clima local (principalmente la humedad y la temperatura del suelo), la

topografía y la vegetación, pueden influir en la actividad metabólica de los descomponedores (Eviner y Chapin 2003).

La invasión por especies exóticas puede modificar la estructura de la vegetación a través de cambios en la composición y abundancia de especies (Gaertner et al. 2009; Vilà et al. 2011). Esos cambios en la estructura de la vegetación pueden generar cambios en procesos ecosistémicos tales como la descomposición y el reciclado de nutrientes (Ehrenfeld 2001; Ehrenfeld 2010) si implican cambios en la calidad de la hojarasca que producen y/o en las condiciones ambientales locales que afectan a las tasas metabólicas de los organismos. Si las especies exóticas modifican la temperatura, la humedad, o alguna características de la matriz del suelo a través del efecto de su canopia, sus raíces o la hojarasca que producen, pueden impactar en las tasas de descomposición, entre otros procesos (Levine et al. 2003; Mack y D'Antonio 2003; Ehrenfeld 2010). Por ejemplo, se ha sugerido que las especies exóticas que presenten canopias más densas pueden atenuar la fluctuación de la temperatura y disminuir la evaporación de la superficie del suelo favoreciendo la descomposición (Eviner y Chapin 2003; Metcalfe et al. 2011; von Arx et al. 2013). También puede ocurrir que las especies invasoras produzcan distinta cantidad de hojarasca que llega al suelo y así la amortiguación que produce esa hojarasca sea diferente de la que producen las plantas nativas (Knight et al. 2007). Las especies exóticas invasoras también pueden modificar las propiedades químicas del suelo, por ejemplo, a través de la liberación de compuestos químicos alelopáticos (Callaway y Ridenour 2004) o de la modificación de nutrientes en el suelo (Ehrenfeld 2010). Ejemplo de esto es el aumento de N mineral que produjo la especie invasora *Robinia pseudoacacia* L. en comparación con la nativa *Populus alba* L. en bosques riparios de España (Medina Villar et al. 2016).

Finalmente, la producción de hojarasca con diferente pH (por ejemplo, menor pH en el caso de las coníferas) puede afectar el pH del suelo o la disponibilidad de nutrientes, lo que puede conducir a cambios en la comunidad de organismos descomponedores y, por lo tanto, también en las tasas de descomposición (Belnap y Phillips 2001).

Hasta el momento, son pocos los trabajos que han analizado conjuntamente los efectos de las especies exóticas invasoras en la calidad de la hojarasca y en las condiciones del ambiente local de descomposición (Ashton et al. 2005; Castro Díez et al. 2009; Furey et al. 2010). Los pocos estudios que evaluaron esos efectos de las especies invasoras lo hicieron a través del estudio de la hojarasca de especies individuales y, basados en estos resultados, estimaron cuales serían sus impactos en la descomposición del sistema (e.g. Ashton et al. 2005; Castro Díez et al. 2009). Hasta donde sabemos, no hay estudios que hayan abordado al mismo tiempo los efectos que una especie exótica invasora produce en las condiciones climáticas y edáficas locales, en la calidad de las mezclas de hojarasca y como la interacción de estos factores influye en el patrón de descomposición *in situ* de las mezclas. Este tipo de estudios constituye un reto interesante ya que, de poder aislarse los múltiples factores que intervienen e interactúan, sería posible aproximarse a los mecanismos que determinan esas relaciones y así, poder predecir con más precisión las consecuencias de la formación de parches mono dominantes de especies invasoras.

En este contexto, en el presente capítulo se evaluó primero, si los bosques de ligustro y los bosques nativos presentan diferencias en las condiciones climáticas locales y en las variables edáficas y si esas condiciones se relacionan con la descomposición de un sustrato común. En segundo lugar se analizó si el patrón de descomposición *in situ* de las mezclas

de hojarasca difiere entre los dos tipos de bosque. Por último, se integraron los efectos del ambiente local de descomposición (utilizando la descomposición del sustrato común como estimador) y de la calidad de las mezclas de hojarasca (utilizando la descomponibilidad de la mezcla natural de hojarasca como estimador) sobre la descomposición *in situ* de las mezclas de ambos tipos de bosque.

Tal como se planteó en el capítulo I, dado que *L. lucidum* es una especie perennifolia, mientras que la mayoría de las nativas son caducifolias, y además forma parches de bosque casi monoespecíficos, se espera que su presencia modifique las condiciones del ambiente local de descomposición. Específicamente, debido a que los bosques de ligustro presentan mayor cobertura, con dosel más cerrado y un sotobosque más sombrío (Grau y Aragón 2000), se espera que presente menor amplitud térmica y menor temperatura en la interfase suelo-hojarasca que los bosques nativos. Por la fenología foliar de ligustro, se espera que la profundidad del mantillo sea menor en los bosques de ligustro. También se espera una menor humedad del suelo en bosques de ligustro debido a que su mayor tasa de crecimiento (Lichstein et al. 2004) y productividad (Zamora Nasca et al. 2014) posiblemente implica que consume más agua que las especies nativas de las Yungas. Además, un estudio realizado en las Sierras de Córdoba encontró que los bosques de *L. lucidum* presentan mayor biomasa de raíces finas superficiales (0-10 cm) que los bosques nativos de esa área, por lo cual ligustro podría consumir más agua sub-superficial que las especies nativas (Whitworth Hulse, en preparación). Por los cambios que el ligustro produciría en las condiciones del ambiente local (menor amplitud térmica, menor profundidad de mantillo) y en las propiedades del suelo (menor humedad del suelo) de los sitios invadidos, se espera que la descomposición del sustrato común sea menor en estos sitios en comparación con

sitios de bosques nativos. Por otro lado, debido a que las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro presentan menor contenido de C, N y mayor relación C: N que las mezclas de boques nativos (capítulo II), se espera que esas diferencias se reflejen también en las propiedades químicas de los suelos, es decir que los mismos tengan menor materia orgánica, mayor relación C: N, y que esto repercuta negativamente en la descomposición. A su vez, se espera que la descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca, es decir la descomposición que presenten cuando son incubadas en sus sitios de origen, sea diferente entre ambos tipos de bosques y que resulte del efecto combinado del ambiente generado por cada bosque y de la calidad de las mezclas de hojarasca producidas por los distintos tipos de bosque.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Diseño experimental y recolección de hojarasca

Como se describió en el capítulo I, se trabajó con un diseño pareado que consistió en 5 sitios de bosques nativos y 5 sitios de bosques de ligustro (10 sitios en total). Dentro de cada sitio se midieron condiciones climáticas locales, variables edáficas y se llevaron a cabo los experimentos de descomposición de un sustrato común y de mezclas naturales de hojarasca, producidas por cada sitio. La colecta del material vegetal se realizó durante el período de abril de 2013 - agosto de 2014 de la misma manera en que fue descrita en el capítulo II. Se recolectaron mezclas naturales de hojarasca de cada uno de los sitios y al mismo tiempo, hojarasca de la especie *Populus deltoides* de plantaciones cercanas al área de trabajo. Se eligió esta especie porque el género ya fue utilizado en estudios similares (Vivanco y Austin 2008). El uso de un sustrato común permite analizar el efecto del

ambiente del sistema sobre el patrón de descomposición independientemente de la calidad del sustrato (Orwin et al. 2006; Vaieretti et al. 2010; Cuchiatti et al. 2017).

3.2.2. Análisis del ambiente local de descomposición

Para caracterizar las condiciones climáticas locales y las propiedades edáficas relacionadas al proceso de descomposición en cada sitio se midió temperatura de la interfase suelo-hojasca, humedad edáfica, textura, pH, contenido de materia orgánica, contenido de C orgánico total y contenido de N total. La temperatura de la interfase suelo-hojasca se determinó con los sensores Hobo data loggers (Onset Computer Corp., Bourne, MA) a intervalos de 1 hora. Los sensores se colocaron dentro de recipientes plásticos sellados, para evitar el ingreso de pequeños insectos, tierra o agua que pudiera dañar su funcionamiento. Todos los sensores se dispusieron en los sitios al comienzo del experimento es decir en septiembre de 2014, sin embargo, por problemas con el funcionamiento de los sensores, solo se cuenta con los datos de temperatura para el período de abril 2015- septiembre 2015. Por otro lado, se midió la profundidad del mantillo en 10 puntos al azar en cada sitio con una regla milimetrada, colocada de manera perpendicular a la superficie del suelo, en cada fecha de colecta de las bolsas de descomposición (en los meses de Octubre, Noviembre, Diciembre, Marzo y Septiembre). El contenido de humedad del suelo se determinó mediante el método gravimétrico estándar. Para ello, se recolectaron tres submuestras de suelo (0-10 cm de profundidad) de cada sitio en cada fecha de colecta de las bolsas de descomposición. Las muestras fueron transportadas al laboratorio en un recipiente plástico hermético para evitar pérdida de humedad. Una vez en el laboratorio, las muestras fueron tamizadas, pesadas y secadas en una estufa de circulación forzada a 105°C hasta peso constante. Luego fueron pesadas nuevamente para obtener el peso final y

determinar el porcentaje de humedad mediante la diferencia entre el peso húmedo inicial y el peso seco luego de ser secadas en la estufa. Por otro lado, se determinó la textura y propiedades químicas de los suelos de ambos tipos de bosques. Para ello, tanto en la estación seca (agosto) como en la estación húmeda (marzo) se tomaron tres submuestras de suelo (0-10 cm de profundidad) de cada sitio y se mezclaron para obtener una muestra compuesta por sitio. La textura se determinó con el método de conductividad capilar, el pH por potenciometría en relación suelo: agua; el contenido de materia orgánica y C orgánico se determinó por calcinación (Nelson y Sommers 1996) y el contenido de N total se evaluó con el método de Kjeldahl (Bremner 1996). Los análisis de suelo se realizaron en el laboratorio químico Tecnosuelo, en la provincia de Tucumán.

3.2.3. Descomposición del sustrato común y descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca

El experimento de descomposición del sustrato común y de las mezclas *in situ* (es decir, la descomposición de las mezclas de hojarasca incubadas en los mismos sitios de donde fueron recolectadas), se realizó utilizando el método de bolsas de descomposición (Cornelissen et al. 1996; Pérez Harguindeguy et al. 2013). La hojarasca recolectada se secó a temperatura ambiente y se conservó en bolsas de papel madera. Para estimar el contenido inicial de agua de la hojarasca del sustrato común y de las mezclas, se determinó el peso inicial de 5 sub-muestras y luego fueron secadas en estufa de circulación forzada a 60°C durante 48 horas. La diferencia de peso se incorporó como un factor de corrección del peso inicial de cada muestra utilizada en los experimentos de descomposición.

Al igual que en el capítulo anterior, para este experimento se confeccionaron bolsas de descomposición de 20 x 20 cm, con un tamaño de malla de 2 mm y $2,0 \pm 0,02$ g de hojarasca, en total se confeccionaron 50 bolsas del sustrato común y 100 bolsas de las mezclas de hojarasca. En el mes de Septiembre de 2014, las bolsas se incubaron simultáneamente en una cama de descomposición de 1 x 1,5 m aproximadamente, ubicada en cada una de los sitios seleccionados. Antes de colocar las bolsas, se removió de la superficie del suelo la vegetación y hojarasca preexistente. Luego, se colocaron las bolsas y se las cubrió parcialmente con la vegetación y hojarasca previamente removida. Las bolsas permanecieron en las camas de incubación durante un año bajo las condiciones naturales de temperatura y humedad de cada sitio. En cada fecha de extracción realizada a los 30, 60, 90, 180 y 365 días se removieron al azar 10 bolsas del material común y 20 de mezclas de hojarasca (10 de cada tipo de bosque). En el laboratorio, las muestras fueron limpiadas con un pincel para remover el suelo que hubiera quedado adherido y cualquier material vegetal extraño a las muestras y luego fueron secadas en estufa a 60 °C durante 48 horas. La descomposición de las mezclas de hojarasca y del material común se definió como el porcentaje de pérdida de peso seco, calculado de la misma manera en que fue descrito en el capítulo II.

3.2.3. Análisis de datos

Con respecto a la temperatura de la interfase suelo- hojarasca, se calculó la media y la amplitud térmica de los dos tipos de bosque y se las comparó mediante la prueba de Kruskal-Wallis debido a que los datos no fueron normales. Las diferencias en la profundidad de mantillo, la humedad del suelo y en la descomposición del sustrato común y de las mezclas naturales de hojarasca entre ambos tipos de bosque, se analizaron mediante

modelos lineales generales y mixtos para considerar la heterogeneidad de varianza durante el período analizado. Como los experimentos fueron repetidos en el tiempo (5 fechas), se consideraron distintos tipos de estructura de varianza y matrices de covarianza. Luego se seleccionó el modelo más apropiado utilizando los valores del criterio de Akaike (AIC) y el test de máxima verosimilitud (LRT). Las variables edáficas se analizaron mediante ANOVAs con la variable tipo de bosque como efecto fijo y sitios como efecto aleatorio anidado en tipo de bosque. Para evaluar la relación entre las variables microambientales y la descomposición del sustrato común, se realizaron regresiones simples (n=5) para cada bosque con las variables: profundidad de mantillo y humedad del suelo como variables predictoras y el porcentaje de pérdida de peso del sustrato común como variable de respuesta. Por último, para analizar el efecto del ambiente local de descomposición y de la calidad de las mezclas de hojarasca en la descomposición *in situ* de las mismas, se realizaron regresiones simples (n=5) para cada bosque con las variables: descomposición del sustrato común y descomponibilidad de las mezclas de hojarasca (evaluada en el capítulo II mediante experimento de jardín común) como variables predictoras. Para todas las variables medidas se analizó la normalidad usando la prueba de Shapiro-Wilks. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Infostat v. 2015 (Di Rienzo et al. 2015).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Análisis del ambiente local de descomposición

Las condiciones climáticas y edáficas locales consideradas en este trabajo mostraron variaciones significativas, pero de poca magnitud, entre los tipos de bosques en el período analizado. La amplitud térmica de la interfase suelo- hojarasca de los bosques de ligustro

fue de 3,2°C (media temperatura máxima $16,1 \pm 3,0^\circ\text{C}$ y media temperatura mínima $12,9 \pm 2,7^\circ\text{C}$), significativamente mayor que la de los bosques nativos que fue de 2,8°C (media temperatura máxima $15,8 \pm 2,9^\circ\text{C}$ y media temperatura mínima $13,0 \pm 2,6^\circ\text{C}$) durante el período abril- septiembre de 2015 (Figura 3.1 a). Mientras que, la media de la temperatura del bosque de ligustro ($14,5 \pm 2,7^\circ\text{C}$) no fue diferente a la del bosque nativo ($14,4 \pm 2,5^\circ\text{C}$) ($H=0,15$; $p= 0,69$). La profundidad del mantillo fue menor en bosques de ligustro que en bosques nativos (Figura 3.1 b). De la misma manera, la humedad edáfica fue menor en bosques de ligustro en comparación con los bosques nativos (Figura 3.1 c). Por otro lado, las características químicas de los suelos fueron similares en ambos tipos de bosques (Tabla 3.1), con excepción del pH que fue significativamente menor en bosques nativos y la relación C: N que fue mayor en suelos de bosques nativos.

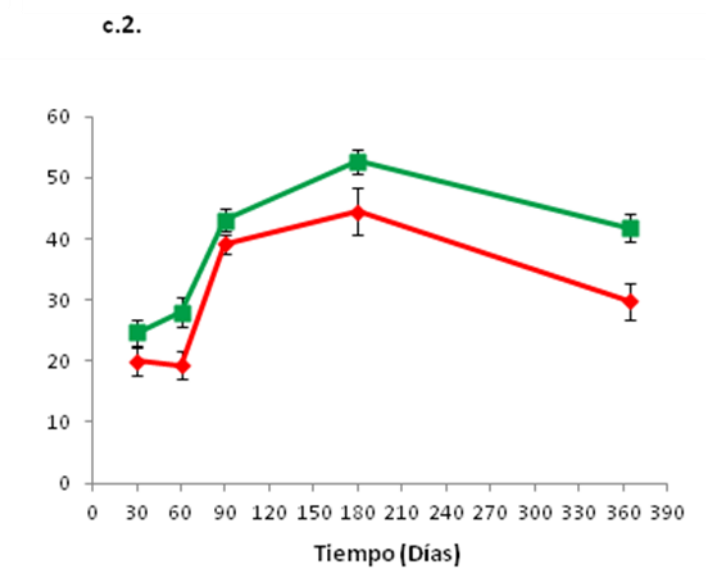
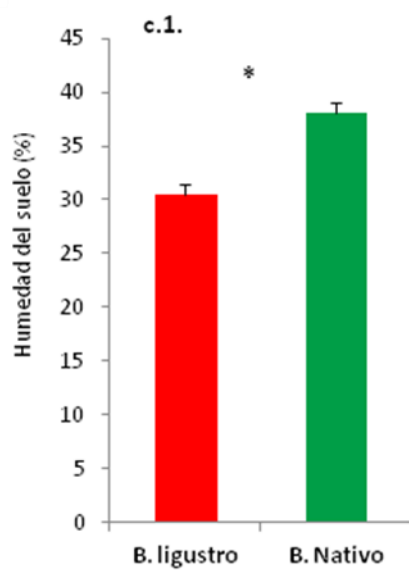
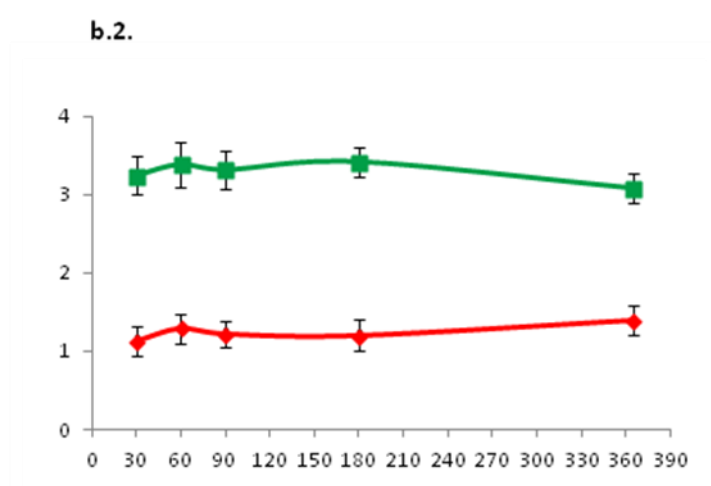
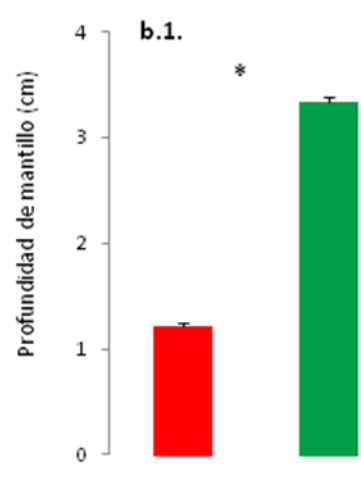
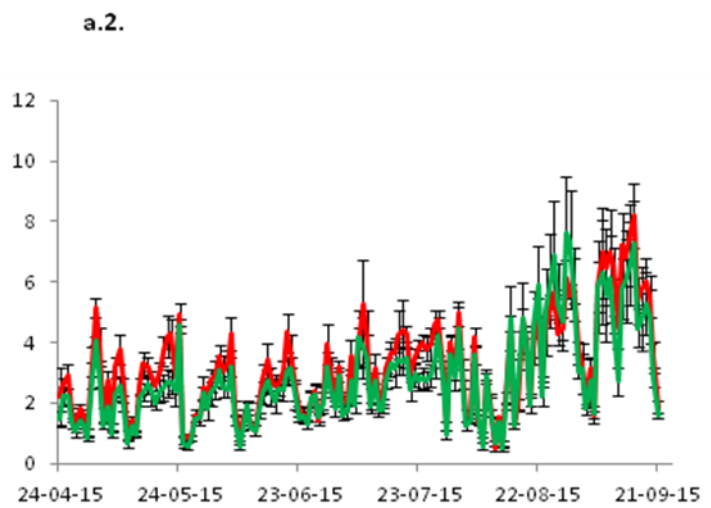
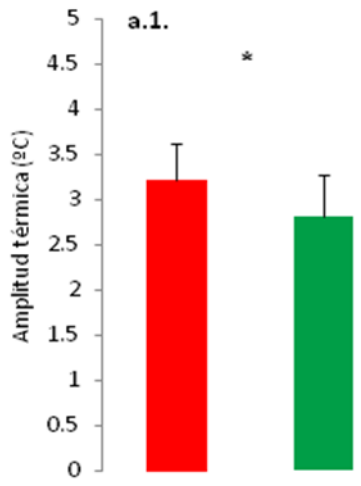


Figura 3.1. Variables microambientales en bosques de ligustro (rojo) y bosques nativos (verde). a) amplitud térmica (°C) de la interfase suelo- hojarasca en el período de abril a septiembre de 2015 (H= 6,41; p=0,01). a.1. Medias (n=5) con su error estándar y a.2. Dinámica de la amplitud térmica en el periodo Abril-Septiembre de 2015. b) Profundidad de mantillo (cm) durante un año (F=1788; p< 0,0001). b.1. Medias (n=5) con su error estándar y b.2. Dinámica de la profundidad de mantillo a lo largo de un año. c) Humedad del suelo (%) durante un año (F= 26,94; p< 0,001). c.1. Medias (n=5) con su error estándar y c.2. Dinámica de la humedad del suelo a lo largo de un año.

Tabla 3.1. Características químicas de los suelos de bosques de ligustro y de bosques nativos. Medias (n=5) ± desvío estándar, en negrita se indican diferencias significativas (ANOVAs, p< 0,05).

Característica	B. ligustro	B. Nativo	p
Textura	Franco	Franco	
pH	6,7 ± 0,2	6,2 ± 0,2	0,006
%C	9,0 ± 0,9	10,1 ± 1,1	0,1
%N	0,7 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,14
C: N	12,6 ± 0,1	12,8 ± 0,2	0,04

3.3.2. Descomposición del sustrato común y descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca

Los resultados de los modelos lineales generales y mixtos indicaron que el patrón de descomposición de hojarasca (% de pérdida de peso seco) del sustrato común fue similar en ambos tipos de bosque (58% en bosques de ligustro y 56% en bosques nativo; Figura 3.2). Además, la descomposición del sustrato común no mostró relación significativa con ninguna de las variables microambientales medidas ni en los sitios de bosques de ligustro ni en los sitios de bosques nativos. Por su parte, las mezclas naturales de hojarasca de bosques de ligustro incubadas en su sitio de origen, presentaron mayor descomposición (52%) que

las mezclas de bosques nativos (35%) incubadas en su sitio de origen (Figura 3.3). Finalmente, cuando se evaluó si el patrón de descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca de cada tipo de bosques era una función del ambiente local de descomposición (descomposición del sustrato común) o de la calidad (descomponibilidad de la mezcla naturales de hojarasca), los resultados de las regresiones mostraron que, solo el patrón de descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro estaba determinado únicamente por la descomponibilidad de sus mezclas y no por el ambiente local de descomposición (Figura 3.4).

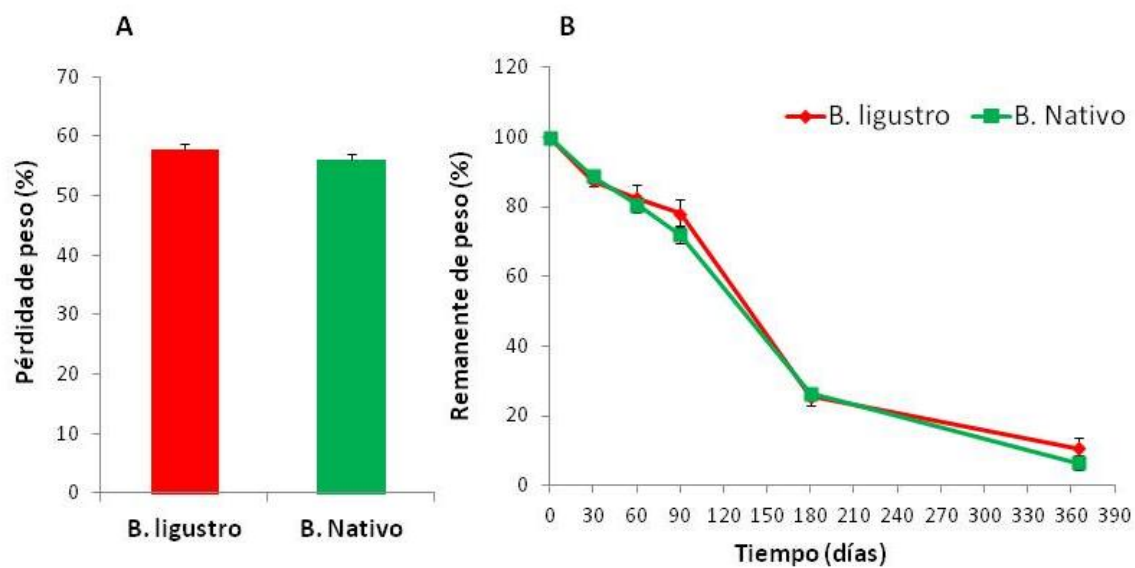


Figura 3.2. Descomposición del sustrato común. A) promedio de la pérdida de peso seco (%) durante un año de incubación en bosques de ligustro (rojo) y bosques nativos (verde). Medias (n= 5) con su desvío estándar, Modelos lineales generales y mixtos ($F= 2,36$; $p= 0,16$). B) Dinámica de descomposición durante un año de incubación, representada con la variable remanente de peso (%).

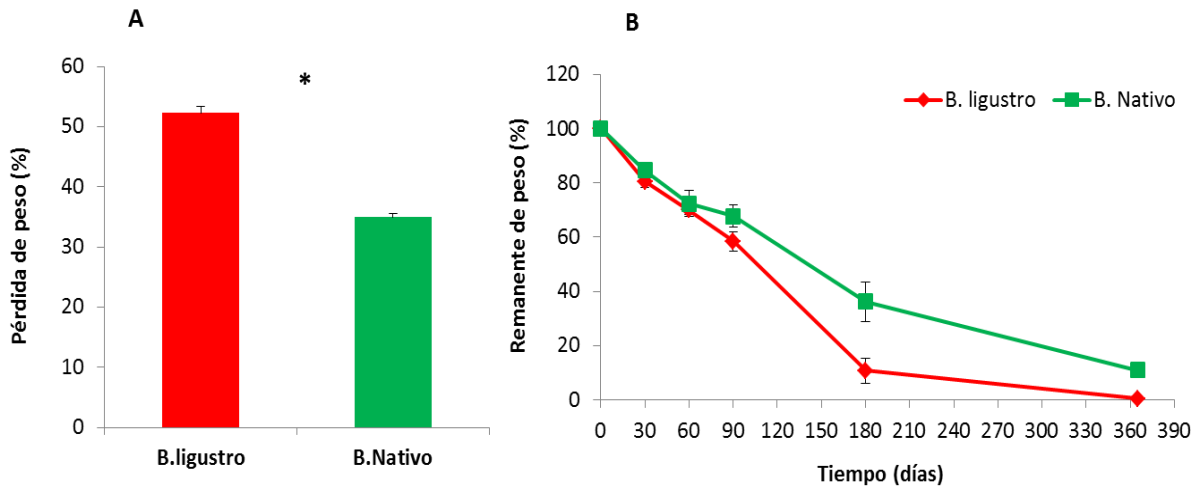


Figura 3.3. Descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro (rojo) y bosques nativos (verde). A) promedio de la pérdida de peso seco (%) de las mezclas durante un año de incubación *in situ*. Medias (n= 5) con su desvío estándar, asterisco indica diferencias significativas, Modelos lineales generales y mixtos (F=11,08; p= 0,002). B) Dinámica de descomposición durante un año de incubación, representada con la variable remanente de peso (%).

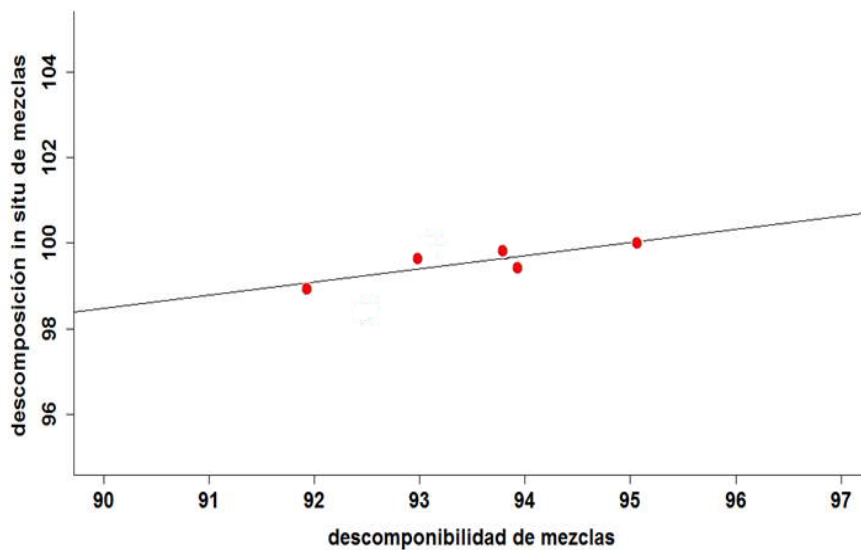


Figura 3.4. Relación entre la descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro, es decir la pérdida de peso (%) de sus mezclas incubadas en sus sitios de origen y la descomponibilidad de sus mezclas, es decir la pérdida de peso (%) de las mezclas incubadas en un ambiente común ($R^2= 0,66$; F= 9,03; p= 0,05).

3.4. DISCUSIÓN

En el presente capítulo se muestra que, pese a que existen cambios en las condiciones del ambiente local de descomposición y en las propiedades edáficas como producto de la invasión de *L. lucidum*, los mismos no afectarían el patrón de descomposición del sustrato común. Como resultado de esto, la descomposición *in situ* de las mezclas naturales de hojarasca de bosques de ligustro, está determinada por la descomponibilidad de sus mezclas. Así, aunque el ambiente local podría considerarse más favorable en los bosques nativos, la descomposición de sus mezclas de hojarasca es menor, debido a que su descomponibilidad y calidad de esas mezclas de hojarasca son menores. En otras palabras, los cambios que la invasión de *L. lucidum* produce en las condiciones del ambiente local de descomposición y en las condiciones edáficas medidas, no influyen en el patrón de descomposición de hojarasca, mientras que su mayor descomponibilidad generaría un aumento en la descomposición *in situ* de sus mezclas.

Estudios previos sugieren que, canopias más densas reducen la radiación que llega al suelo y las tasas de evaporación, por lo que el suelo mantiene mayor humedad y temperaturas más bajas (Metcalfé et al. 2011). Por este mecanismo, se esperaba encontrar temperaturas más bajas y menor amplitud térmica en bosques de ligustro debido a que son más densos y sombríos que los bosques nativos (Ayup et al. 2014). Sin embargo, se encontró que los bosques de ligustro presentaron una mayor amplitud térmica en el período analizado. Por su parte, la media de la temperatura entre abril y septiembre de 2015 no difirió entre los bosques y está dentro del rango considerado como óptimo para la actividad biológica (Prescott 2010). Es importante aclarar que, aunque solo se cuenta con datos de temperatura para unos pocos meses (abril a septiembre de un año), esos datos fueron

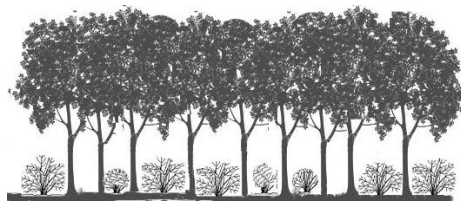
registrados en los meses de estaciones otoño-invierno y principios de primavera, es decir, cuando la diferencia en intercepción de luz es más marcada entre bosques nativos y de ligustro porque el nativo es semi-caducifolio y el de ligustro es perennifolio. Es por ello que asumimos que si no había diferencias en esos meses, tampoco habrá en otros meses en los cuales las especies de ambos bosques presenten follaje. Por las diferencias en fenología foliar entre ligustro y las especies dominantes de bosques nativos, tal como se esperaba, se encontró menor profundidad de mantillo en los bosques de ligustro. Esta menor profundidad de mantillo podría explicar, en parte, la mayor amplitud térmica de la interfase suelo-hojas de los bosques de ligustro. A su vez, el hecho de que ligustro tenga una actividad fenológica más prolongada también podría explicar el menor contenido de agua encontrado en suelo de bosques de ligustro. Aunque no se ha estudiado directamente el consumo de agua por parte de esta invasora, Zamora Nasca et al. (2014) sugieren que podría estar consumiendo más agua que las especies nativas del pedemonte de las Yungas. Además, un estudio realizado en las Sierras de Córdoba encontró que ligustro presenta mayor biomasa de raíces finas superficiales que las especies nativas de esa área, con cual podría consumir más agua superficial (Whitworth Hulse, en preparación). Contrario a lo que se esperaba, las diferencias en las densidades de canopia, en la profundidad del mantillo y en la humedad del suelo entre bosques de ligustro y nativos no afectaron a la descomposición del sustrato común. Es posible que esto se deba a los patrones opuestos que presentaron la canopia (mayor densidad) y el mantillo (menor profundidad) en los bosques de ligustro, lo cual podría amortiguar los efectos de estas variables en la descomposición.

En relación a la mayor descomposición *in situ* de las mezclas de bosques de ligustro, nuestros resultados coinciden en parte, con los resultados encontrados por Ashton et al. (2005) en bosques deciduos de Estados Unidos invadidos por cuatro especies exóticas, donde la descomposición de hojarasca también es mayor en los sitios invadidos, pero en este caso, los sitios nativos e invadidos no variaron en las condiciones microclimáticas. Contrario a nuestros resultados, Drenovsky y Batten (2007) encontraron que la descomposición *in situ* de la hojarasca producida por una hierba anual, invasora en pastizales de Estados Unidos, es más lenta que la descomposición *in situ* de la hojarasca de especies herbáceas nativas, y la menor descomposición en sitios invadidos genera una menor concentración de nutrientes en los suelos. En el presente capítulo, se encontró que la descomposición *in situ* de las mezclas naturales de hojarasca de ambos tipos de bosques, se relacionó exclusivamente con la descomponibilidad de las mezclas de hojarasca. La descomponibilidad representa una manera de integrar el efecto que todas las características morfo-funcionales relacionadas con la calidad de la hojarasca tienen sobre la descomposición y se la estima, mediante la incubación simultánea de la hojarasca en un ambiente común (Cornelissen 1996; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). De esta manera, la relación entre la descomposición *in situ* y la descomponibilidad de las mezclas es una medida de cuánto el patrón de descomposición está determinado principalmente por la calidad de la hojarasca producida por cada bosque. Los resultados de este capítulo concuerdan con lo hallado en un estudio global, que encontró que las características morfo-funcionales de las hojas verdes de las diferentes especies a nivel de sitio, tienen efectos grandes y consistentes sobre las tasas de descomposición de la hojarasca (Cornwell et al 2008). El hecho de que la descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca de ambos tipos de bosque no se hayan relacionado a la variable descomposición del sustrato común,

que refleja el efecto del ambiente local sobre la descomposición, no es sorprendente, debido a que, el patrón de descomposición del sustrato común ya había indicado que las diferencias en las condiciones del ambiente local entre los bosques no afectaban su tasa de descomposición, mientras que, la descomponibilidad de las mezclas si varió y en el mismo sentido que la descomposición *in situ* entre ambos tipos de bosque, es decir fue mayor en bosques de ligustro.

3.5. CONCLUSIÓN

Los resultados de este capítulo muestran que, los cambios que la invasión de ligustro produce en la composición y abundancia de la vegetación, modifican las condiciones del ambiente local de descomposición y las propiedades edáficas. Sin embargo, esos cambios no influyen en la tasa de descomposición de hojarasca, posiblemente porque los cambios producidos por la invasión de ligustro (menor humedad edáfica pero mayor amplitud térmica, mayor densidad de canopia pero menor profundidad de mantillo) de alguna manera se compensan. De manera consistente con el patrón de descomponibilidad de las mezclas naturales de hojarasca (capítulo II), los resultados de este capítulo también muestran que la descomposición *in situ* de las mezclas de bosques de ligustro es mayor. El hecho de que la descomposición *in situ* de las mezclas de bosques de ligustro se relacione solo con la descomponibilidad de sus mezclas sugiere que, la descomponibilidad de sus mezclas de hojarasca tiene un rol determinante en sus tasas de descomposición.



CAPÍTULO IV

*Contribución relativa de meso y macrofauna
en la descomposición de mezclas de
hojarasca de bosques nativos e invadidos por
*L. lucidum**

4.1. INTRODUCCIÓN

Las comunidades del suelo son extraordinariamente diversas, se ha estimado que 1g de suelo contiene cientos de taxas de bacterias y hongos y una gran cantidad de especies de artrópodos (Lavelle y Spain 2002; Bardgett 2005; Wall et al. 2010). Estas comunidades desempeñan un papel importante en la regulación de procesos ecosistémicos tales como la descomposición de hojarasca y el reciclado de nutrientes (Swift et al. 1979; Seastedt 1984; Wardle et al. 2004). Aunque la descomposición resulta principalmente de la actividad de microorganismos (bacterias y hongos), la fauna del suelo es reconocida como un importante impulsor de la descomposición (Swift et al. 1979; Seastedt 1984; Wall et al. 2008; Kampichler y Bruckner 2009; Powers et al.; 2009 Frouz et al. 2015). No obstante, el rol de la fauna edáfica en este proceso ha sido menos explorado en comparación con el papel que desempeñan el clima y la calidad de la hojarasca, que constituyen los otros reguladores importantes de la descomposición (Prescott 2010). En principio, los modelos globales realizados para predecir las tasas de descomposición incluían solamente al clima y a la calidad del sustrato, que en conjunto explican entre el 60 y el 70 % de las tasas de descomposición a escala global (Parton et al. 2007). Posteriormente, la incorporación de la fauna del suelo en los modelos de descomposición redujo un 7 % la variación no explicada, lo cual demuestra la importancia de la contribución de la fauna del suelo en este proceso (Wall et al. 2008; García Palacios et al. 2013).

La fauna del suelo, clasificada típicamente en base a su diámetro corporal (Swift et al. 1979) en microfauna (menor a 0,1 mm), mesofauna (de 0,1 a 2 mm) y macrofauna (mayor a 2 mm) (Figura 4.1), puede intervenir directa e indirectamente en la descomposición de la hojarasca (Petersen y Luxton 1982). La microfauna interviene indirectamente mediante el

consumo de hongos y bacterias y excretando nutrientes minerales (Beare et al. 1995). Por su parte, la mesofauna, que constituye un componente esencial del suelo por su abundancia, afecta directamente a la descomposición a través del consumo de hojarasca (Gonzalez y Seastedt 2001). Este proceso aumenta el área de superficie para futura colonización y descomposición microbiana. La mesofauna también influye indirectamente a la descomposición ya sea debido a la estimulación del crecimiento microbiano o la dispersión de esporas de hongos (Scheu et al. 2005). Finalmente, la macrofauna contribuye directa e indirectamente a la descomposición a través de sus actividades de fragmentación, consumo y mezcla de la hojarasca y producción de bolos fecales que estimula el crecimiento de poblaciones de hongos y bacterias y a través del consumo de microinvertebrados (Lavelle y Spain 2002; Hättenschwiler y Gasser 2005; Slade 2012; Frouz et al. 2015).

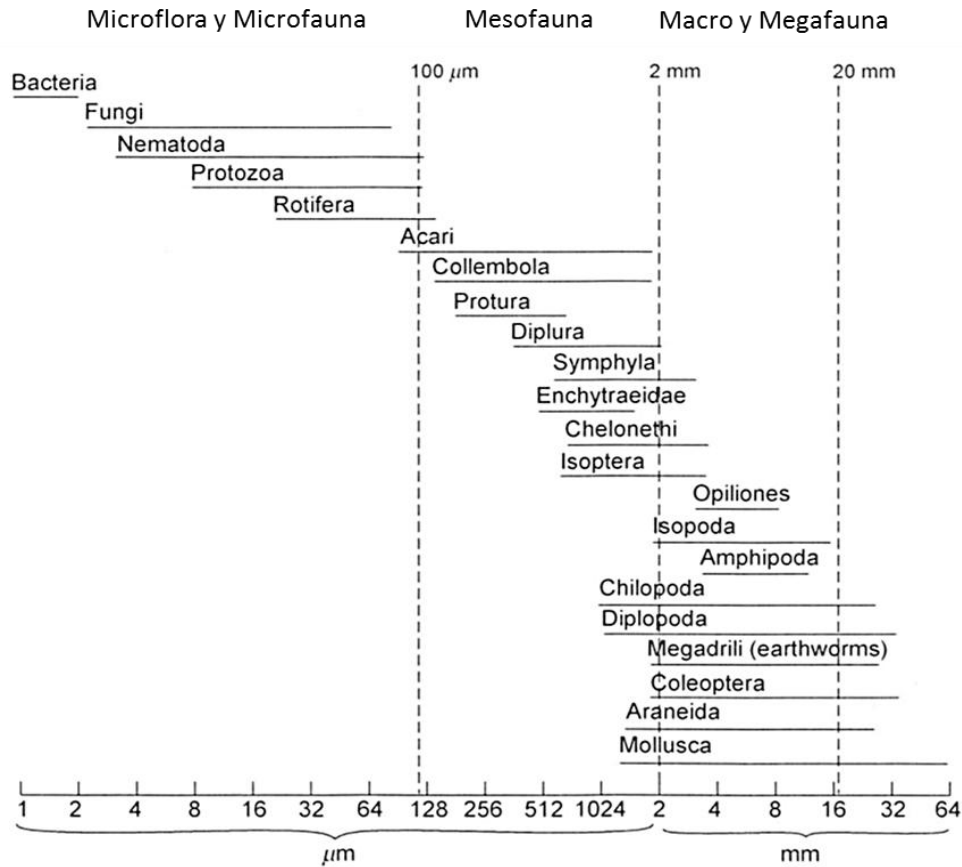


Figura 4.1. Clasificación de la biota edáfica en base a su diámetro corporal (modificado de Swift et al. 1979).

Uno de los principales enfoques que permite analizar la contribución de los distintos grupos de la fauna en la descomposición, es el experimento de exclusión. Este experimento consiste en la utilización de bolsas de descomposición con diferentes tamaños de malla, limitando el acceso de la fauna de acuerdo a su diámetro corporal (Bradford et al. 2002). Algunos autores observaron que la exclusión de meso y macrofauna del suelo disminuye las tasas de descomposición (Gonzalez y Seastedt 2001, Bradford et al. 2002; Yang y Chen 2009; Meyer et al. 2011; Castanho et al. 2012), lo que evidencia la contribución importante de estos grupos de la fauna en este proceso ecosistémico.

La composición y el funcionamiento de la biota del suelo están estrechamente relacionados con la composición y el funcionamiento de la comunidad de plantas que produce la hojarasca, que será su recurso de alimentación y su hábitat (Wardle et al. 2004; Ball et al. 2009). En particular, la calidad química de la hojarasca producida por las especies de plantas, ha sido señalada como el principal determinante de la composición y actividad de la fauna del suelo (Wardle et al. 2006). De esta manera, es esperable que un cambio en la vegetación, como el producido por la invasión de especies exóticas, afecte a la biota del suelo y consecuentemente, influya sobre la tasa de descomposición de hojarasca (Bjørnlund y Christensen 2005; Mayer et al. 2005; Negrete-Yankelevich et al. 2007).

Las especies exóticas pueden afectar a la biota del suelo a través de uno o varios mecanismos que pueden actuar simultáneamente (Wolfe y Klironomos 2005). Por ejemplo, si las especies exóticas modifican la estructura de la vegetación, pueden alterar las condiciones del ambiente local de descomposición y las propiedades edáficas que regulan la composición y el funcionamiento de la biota del suelo. A través de la producción de hojarasca y exudados radiculares con diferente calidad y/o cantidad que las especies nativas las especies exóticas podrían modificar la disponibilidad de nutrientes, y de esa manera, afectar a la comunidad del suelo (Wardle et al. 2004). También podría ocurrir que las especies exóticas liberen compuestos alelopáticos a través de sus raíces, impactando en los organismos del suelo (Callaway et al. 2004) (Figura 4.2).

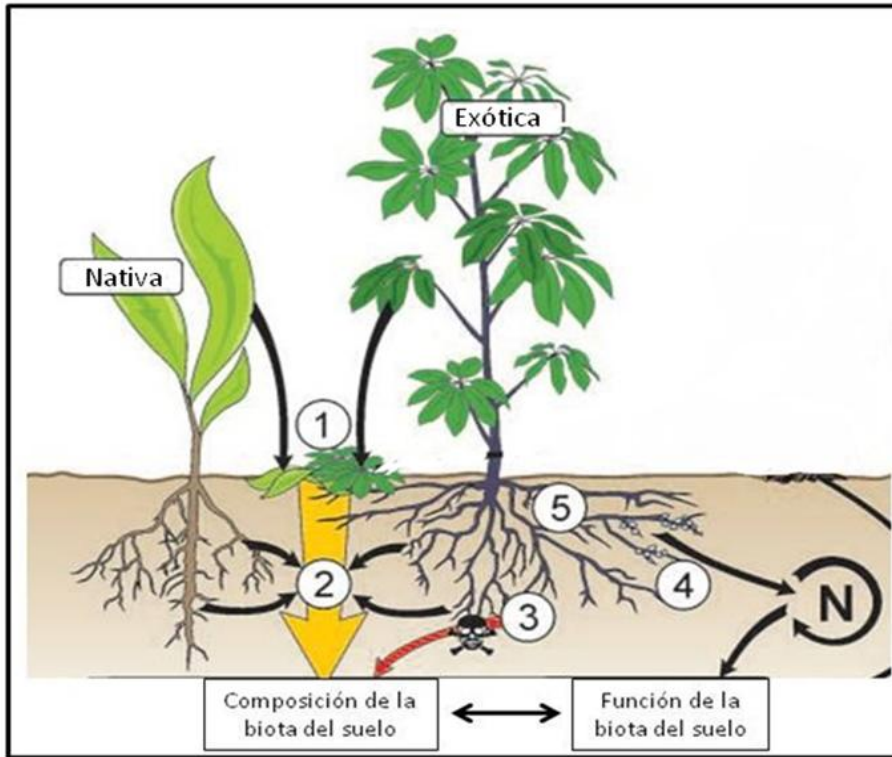


Figura 4.2. Diagrama conceptual que ilustra las vías potenciales por las cuales, el reemplazo de especies nativas por especies exóticas puede causar cambios en la composición y funcionamiento de la comunidad del suelo. Se muestran cinco vías directas: 1) cambios en la cantidad o calidad de hojarasca, 2) liberación de distintos exudados radiculares, 3) alteración de la disponibilidad de recursos para las comunidades microbianas por la liberación de nuevos productos químicos antimicrobianos, 4) nuevas estrategias de adquisición de nutrientes tales como la fijación de nitrógeno y 5) diferencias en las propiedades del suelo, inducida por cambios en la arquitectura de raíces. Los efectos de una especie exótica en la biota del suelo pueden manifestarse por uno de estos mecanismos o por varios mecanismos que actúan simultáneamente (modificado de Wolfe y Klironomos 2005).

A pesar del reconocimiento sobre el impacto de las invasiones biológicas en la biota edáfica, la proporción de estudios que evalúan esos impactos es menor, en comparación con los estudios sobre el impacto de las invasiones en la flora y la fauna que se encuentra sobre el suelo (Levine et al. 2003). Esta disparidad en el conocimiento se debe principalmente a la dificultad de observar estos organismos a simple vista (Wolfe y Klironomos 2005). En

particular, son escasos los estudios que abordan los efectos de la invasión de especies exóticas en la actividad y composición de la fauna del suelo, y como estos efectos impactan sobre las tasas de descomposición de hojarasca (e.g., Belnap y Phillips 2001, Ehrenfeld et al. 2001; Belnap et al. 2005; Chen et al. 2007; Bedano et al. 2014). Es por esto que el objetivo principal del presente capítulo es evaluar la contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición de mezclas de hojarasca de bosques nativos e invadidos por *L. lucidum*. Además, se evaluó si la abundancia de individuos en bolsas de malla mediana (mesofauna) y en bolsas de malla grande (meso y macrofauna), difiere entre ambos tipos de bosques. Dado que los bosques dominados por ligustro producen menor cantidad de hojarasca (Ayup et al. 2014) y que sus mezclas están compuestas casi exclusivamente por esta especie, se espera que estos cambios impacten negativamente en la contribución de la fauna del suelo y en consecuencia, en la descomposición de su hojarasca. También se espera que la tasa de descomposición disminuya con la exclusión de los grupos de fauna más grandes en ambos tipos de bosques, debido a su importante papel en la descomposición mediante el consumo y la fragmentación de hojarasca (Swift et al. 1979). Finalmente, se espera encontrar una menor abundancia de individuos en bolsas medianas (mesofauna) y grandes (meso y macrofauna) en los bosques de ligustro en comparación con los bosques nativos.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición

Para evaluar la contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición *in situ* de mezclas naturales de hojarasca, tanto de bosques de ligustro como de bosques nativos, se llevo a cabo un experimento de exclusión diferencial de la fauna. Los tratamientos, es decir

los tamaños de malla de las bolsas de descomposición utilizadas, representan un gradiente de la complejidad funcional de la fauna: 1) bolsas de 0,01 mm de malla (permite el ingreso solo de microfauna); 2) bolsas de 2 mm de malla (permite el ingreso de micro y mesofauna) y 3) bolsas de 6 mm de malla (permite el ingreso de microfauna, meso y macrofauna). Todos los tamaños de malla permitieron la entrada de bacterias y hongos (Swift et al. 1979; Bradford et al. 2002). Se confeccionaron 150 bolsas de descomposición con mezclas naturales de hojarasca de bosques de ligustro y 150 bolsas con mezclas de bosques nativos (i.e. 50 bolsas de cada tamaño de malla para cada tipo de bosque). Las bolsas de descomposición de hojarasca se incubaron durante un año (septiembre 2014-septiembre 2015) sobre la superficie del suelo *in situ*, es decir en los mismos sitios donde se produjeron las mezclas, y fueron cubiertas con la hojarasca que se había retirado previamente a la incubación (Figura 4.3). En cada colecta realizada después de 30, 60, 90, 180 y 365 días, se recolectaron 10 bolsas de cada tamaño de malla y de cada tipo de bosque. Las bolsas fueron transportadas al laboratorio en bolsas de papel madera, allí parte de la macrofauna se retiró manualmente de las bolsas de descomposición y el resto de la fauna se extrajo como se describe en el apartado siguiente (4.2.2). Después de cada extracción de fauna edáfica, las muestras de hojarasca fueron limpiadas con un pincel para remover el suelo que hubiera quedado adherido y cualquier material vegetal extraño a las muestras y luego fueron secadas en estufa a 60 °C durante 48 horas. La descomposición de las mezclas de hojarasca se definió como el porcentaje de pérdida de peso seco, calculado de la misma manera en que fue descrito en el capítulo II.



Figura 4.3. Incubación *in situ* de mezclas de hojarasca de bosques nativos (fotos) y bosques de ligustro, en bolsas con tamaño de malla chica (0,01 mm), mediana (2 mm) y grande (6 mm).

4.2.2. Colecta de la fauna

Los invertebrados presentes en las bolsas de descomposición colectadas de cada sitio y en cada fecha se obtuvieron mediante el método de Berlese. El método Berlese es un sistema de extracción por embudo que permite la recolección de pequeños invertebrados de suelo, descrito originalmente por Berlese (1905) y posteriormente modificado por Tullgren (1918). Básicamente este método consiste en un embudo en cuyo interior hay una malla que retiene la muestra de hojarasca, al mismo tiempo que permite que los invertebrados la atraviesen y caigan en la parte inferior. Sobre los embudos se aplicó una fuente de luz (40 W de intensidad). Así, a medida que la muestra se va secando, los invertebrados caen en un recipiente, situando en el extremo del embudo que contiene alcohol al 70 %. Luego de cuatro días, las muestras de hojarasca se retiraron de los Berleses, y los invertebrados extraídos de la hojarasca fueron acondicionados para su posterior clasificación taxonómica. Se clasificó hasta el nivel de orden, solamente a los

individuos de la meso y macrofauna extraídos en las colectas realizadas a los 30, 90 y 180 días, debido a que en esas fechas las mezclas de hojarasca mostraron un pico de pérdida de peso. Luego, se comparó si la abundancia de individuos colectados de las bolsas de malla mediana (mesofauna) y de las bolsas de malla grande (macrofauna) difiere entre bosques.

4.2.3. Análisis de datos

4.2.3.1. Contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición

Para analizar la contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición *in situ* de las mezclas naturales de hojarasca de ambos tipos de bosques, se emplearon modelos lineales generales y mixtos (Pinhero y Bates 2000). Como los experimentos fueron repetidos en el tiempo (5 fechas), se consideraron distintos tipos de estructura de varianza y matrices de covarianza. La variable de respuesta fue la pérdida de peso seco (%). El tipo de bosque (ligustro y nativo), el tamaño de malla de las bolsas (0,01 mm; 2 mm y 6 mm de malla), su interacción (tipo de bosque*tamaño de malla de las bolsas) y el tiempo fueron considerados como efectos fijos. Mientras que la variable sitio fue incluida como efecto aleatorio. El modelo apropiado se seleccionó con el test de máxima verosimilitud (LRT) y luego se chequeó el cumplimiento de los supuestos del modelo. Las medias se compararon con LSD-Fisher como test a posteriori. Los análisis se llevaron a cabo con el programa estadístico InfoStat con interfase en R (paquete estadístico lme Di Rienzo et al. 2015).

4.2.3.2. Abundancia de individuos de bolsas de malla mediana y grande

Para comparar la abundancia total de individuos de bolsas de malla mediana es decir de la mesofauna, y de bolsas de malla grande que incluye a individuos de la meso y

macrofauna, entre ambos tipos de bosque, se realizó un test de Mann Whitney. Los análisis se llevaron a cabo con el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo et al. 2015).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Contribución relativa de meso y macrofauna en la descomposición

Luego de un año de incubación, las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro se descompusieron en promedio un 54%, lo cual fue significativamente mayor, en comparación con la descomposición de las mezclas de bosques nativos que fue de un 36% (Figura 4.1). En todas las fechas de colecta, las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro presentaron mayor descomposición que las mezclas de bosques nativos. El efecto del tamaño de malla de las bolsas en la descomposición de las mezclas de hojarasca fue distinto entre los bosques. En los bosques de ligustro, la descomposición fue mayor en bolsas de 6 mm (57%) pero no hubo diferencias en la descomposición de mezclas en bolsas de 2 mm y de 0,01 mm de malla (52%). Por su parte, en los bosques nativos la descomposición fue diferente en las bolsas con distintos tamaños de malla; siendo mayor en bolsas de 6 mm de malla (41%), luego en bolsas de 2 mm de malla (35%) y por último en bolsas de 0,01 mm de malla (33%) (Figura 4.2 y Figura 4.3 del Material suplementario).

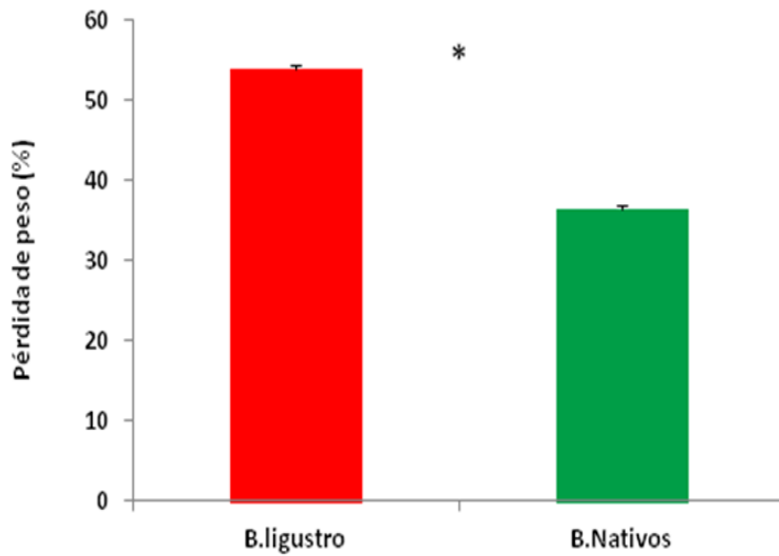


Figura 4.1. Descomposición (pérdida de peso (%)) de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro (rojo) y nativos (verde) en el período de un año de incubación. Las barras representan las medias con su error estándar (n=5). El asterisco indica diferencia significativa entre bosques. Modelos lineales generales y mixtos (F para tipo de bosque= 170,46; p< 0,0001).

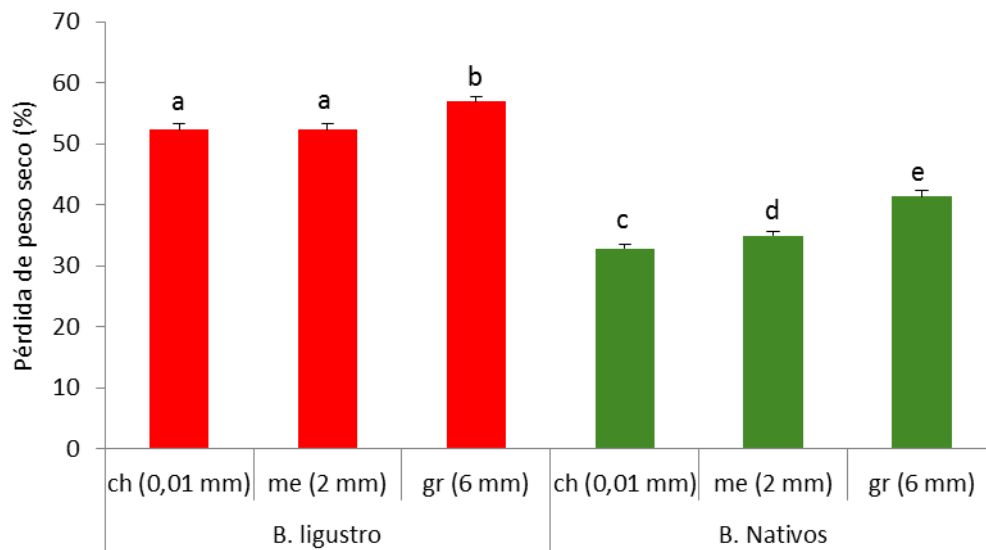


Figura 4.2. Descomposición (pérdida de peso (%)) de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro (rojo) y nativos (verde) durante un año de incubación, en bolsas de malla chica (ch) mediana (me) y grande (gr). Las barras representan las medias (n=5) con su desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas para la interacción de tipo de bosque*tamaño de malla de

las bolsas. Modelos lineales generales y mixtos; Test de Tukey como test a posteriori (F para tipo de bosque*tamaño de malla de las bolsas= 3,16; p= 0,06).

4.3.2. Abundancia de individuos de bolsas de malla mediana y grande

En total, es decir considerando los individuos extraídos en las tres fechas de colecta y de las bolsas medianas y grandes, se contabilizaron 5354 individuos, 65 individuos inmaduros y el resto de los individuos pertenecientes a 4 órdenes de la mesofauna y 9 órdenes de la macrofauna (Tabla 4.1). El promedio de la abundancia de individuos, tanto de bolsas de malla mediana, es decir solo de mesofauna, como de bolsas de malla grande, es decir individuos de la meso y macrofauna fue mayor en bosques nativos, aunque esta diferencia no fue estadísticamente significativa (Figura 4.4).

Tabla 4.1. Total de individuos aislados de bolsas de malla mediana y grande después de 30, 90 y 180 días de incubación en los sitios de bosques de ligustro y bosques nativos, me= mesofauna, ma= macrofauna.

Grupos taxonómicos	B. ligustro		B. Nativos	
	B.mediana	B. grande	B.mediana	B. grande
Acarina (me)	908	486	1217	733
Araneae (ma)	0	2	0	6
Coleoptera (ma)	0	3	0	9
Collembola (me)	408	154	681	523
Diptera (ma)	0	8	0	5
Embioptera (ma)	0	1	0	0
Haplotaxida (ma)	0	37	0	16
Hemiptera (ma)	0	0	0	1
Hymenoptera (ma)	0	10	0	20
Isopoda (ma)	0	4	0	13
Psocoptera (me)	5	1	7	8
Symphyla (me)	0	1	4	0
Diplura (ma)	1	0	5	12

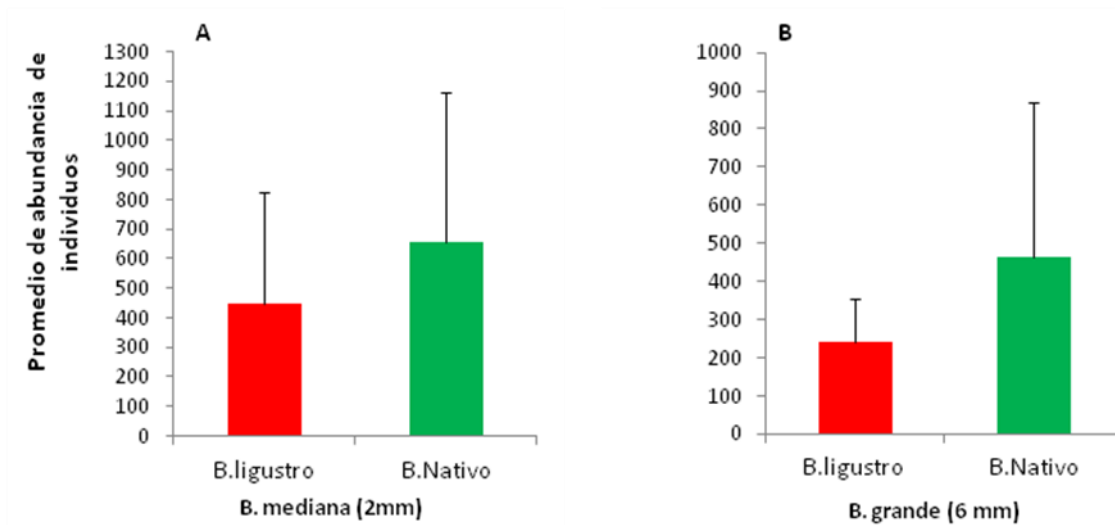


Figura 4.4. Promedio de la abundancia de individuos extraídos de bolsas de malla mediana (2 mm) y grande (6 mm) colectadas de bosques de ligustro (rojo) y bosques nativos (verde) test Mann Whitney ($W=9$; $p=0,7$).

4.4. DISCUSIÓN

En el presente capítulo la descomposición *in situ* de las mezclas de bosques de ligustro fue mayor que la de bosques nativos, acorde a los resultados del capítulo III, aún con la exclusión de la meso y macrofauna. Los resultados indican que los grupos de la fauna ejercerían distintos controles en la descomposición en bosques de ligustro y en bosques nativos. Mediante el experimento de exclusión se demuestra que, en los bosques de ligustro, no hay efecto de la mesofauna y si de la macrofauna, mientras que en los bosques nativos tanto la mesofauna como la macrofauna aceleran la descomposición *in situ* de sus mezclas. Estos resultados podrían relacionarse a las diferencias en la descomponibilidad de las mezclas de hojarasca producidas por bosques de ligustro y bosques nativos (resultados del capítulo II).

A escala local, la cantidad y la calidad de la hojarasca y las condiciones del ambiente local producidas por las comunidades de plantas, influyen fuertemente en la estructura y funcionamiento de la fauna del suelo (Wardle et al. 2006). Debido a que los bosques de ligustro producen menor cantidad de hojarasca (Ayup et al. 2014) y sus mezclas son más homogéneas en términos de composición de especies, en comparación con las mezclas más heterogéneas de bosques nativos, se esperaba que estos cambios impacten negativamente en la contribución de la fauna del suelo y en consecuencia, en la descomposición de su hojarasca. Contrario a lo esperado, las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro presentaron mayor descomposición que las mezclas de bosques nativos en las bolsas con los tres tamaños de malla. Se ha sugerido que, más que la diversidad de hojarasca, la calidad química de la hojarasca, sería el principal determinante de la composición y actividad de la fauna del suelo (Milcu et al. 2006; Wardle et al. 2006). De esta manera, la mayor descomposición de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro podría relacionarse con el hecho de que presentan mayor descomponibilidad que las mezclas de bosques nativos (resultados del capítulo II).

También se esperaba que la tasa de descomposición de ambos tipos de bosque disminuya con la exclusión de meso y macrofauna, debido a su importante papel en la descomposición (Swift et al. 1979, Wall et al. 2008, Frouz et al. 2015). Contrario a lo esperado y a lo reportado por otros estudios (Gonzalez y Seastedt 2001, Bradford et al. 2002; Yang y Chen 2009; Meyer et al. 2011; Castanho et al. 2012), la exclusión de la mesofauna no afectó a la descomposición de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro. Es decir, las mezclas que contaban con la contribución de la mesofauna se descompusieron el mismo porcentaje (52%) que las mezclas que solo contaban con la

contribución de la microfauna y de los microorganismos. Por su parte, la exclusión de la macrofauna si disminuyó de forma significativa la descomposición de las mezclas de bosques de ligustro, por lo que su rol es importante en la descomposición de estas mezclas. Con respecto al bosque nativo, la exclusión tanto de la meso como de la macrofauna disminuyó la descomposición de su hojarasca en un 3% y un 6 % respectivamente. Esto indica que, a diferencia de lo que ocurre en los bosques de ligustro, en los bosques nativos la mesofauna si contribuye de manera significativa a la descomposición de sus mezclas. Estos resultados soportan lo hallado por algunos estudios previos, los cuales evidencian que la mesofauna tiene un rol más importante en la descomposición de la hojarasca de menor calidad (Yang y Chen 2009; Perez et al. 2013). No obstante, el efecto de la mesofauna en bosques nativos no fue tan marcado, en comparación con el efecto que tuvo en otro ecosistema similar (Castanho et al. 2012). Esto concuerda con resultados de un estudio global (Wall et al. 2008) y un estudio pan tropical (Powers et al. 2009), los cuales encontraron que la presencia de mesofauna aumenta la descomposición, pero su contribución varía fuertemente entre los sitios por la influencia de factores locales. Con respecto a la contribución significativa de la macrofauna en la descomposición de las mezclas de hojarasca, tanto de bosques de ligustro como de bosques nativos, nuestros resultados coinciden con los resultados de un meta-análisis que incluyó 132 experimentos y encontró que la descomposición de hojarasca fue mayor en bolsas que permitieron el acceso de la macrofauna (Frouz et al. 2015).

En relación a la abundancia total de individuos de bolsas de malla mediana (mesofauna) y grande (meso y macrofauna), se encontró que fue mayor en bosques nativos. Particularmente, la abundancia de individuos de las bolsas de malla mediana, es decir de la

mesofauna, fue mayor en bosques nativos. Una explicación posible es que, en estos bosques, la mayor acumulación de hojarasca provea más hábitat para la mesofauna, de esta manera, a través de un aumento en su abundancia o diversidad, la mesofauna aumenta su contribución a la descomposición (Perez et. al. 2013). Por otro lado, es posible que la baja abundancia total de individuos y los pocos órdenes encontrados en las bolsas de malla grande, se deba a que los macroinvertebrados pueden entrar y salir de bolsas, como fue sugerido por Hunter et al. (2003). De esta manera, el número de macroinvertebrados aislados de las bolsas estaría subestimando el número real de macroinvertebrados que participan en la descomposición de las mezclas. Por otro lado, es posible que la fauna de los suelos de bosques de ligustro y nativos sea similar a nivel de orden, pero que se diferencie a nivel de familia o de especies, las cuales pueden variar en su función ecológica.

4.5. CONCLUSIÓN

Los resultados de este trabajo soportan la conclusión de que la fauna del suelo es un impulsor de la descomposición de hojarasca en ecosistemas terrestres. El experimento de exclusión demuestra que en los bosques de ligustro la macrofauna juega un rol importante en la descomposición de sus mezclas de hojarasca, mientras que, en bosques nativos, la contribución de la meso y macrofauna sería relevante para la descomposición de sus mezclas. Sin embargo, aún resulta difícil definir los efectos explícitos que cada grupo de la fauna tiene sobre la descomposición de hojarasca, además, de que hay que tener en cuenta las interacciones complejas que ocurren entre los distintos grupos de fauna y entre la fauna y la microbiota (Scheu et al. 2005). Considerando que, los resultados del capítulo III mostraron que la descomposición de las mezclas estuvo relacionada solo con la descomponibilidad de las mezclas de hojarasca (que es una medida integral de la calidad de

la hojarasca) y no con el ambiente local de descomposición de los bosques, el hecho de que en este capítulo la mayor variabilidad en la descomposición de las mezclas estuviese explicada por la variable tipo de bosque, sugiere que la descomponibilidad de las mezclas de hojarasca es el principal factor que determina la descomposición de las mismas en ambos bosques. No obstante, la macrofauna en bosques de ligustro y la meso y macrofauna en bosques nativos aceleran la descomposición de las mezclas, lo cual demuestra el rol importante que tienen en la descomposición y sugiere que, en ambos tipos de bosque, la fauna descomponedora está adaptada para descomponer de forma eficiente la hojarasca autóctona.

4.6. MATERIAL SUPLEMENTARIO

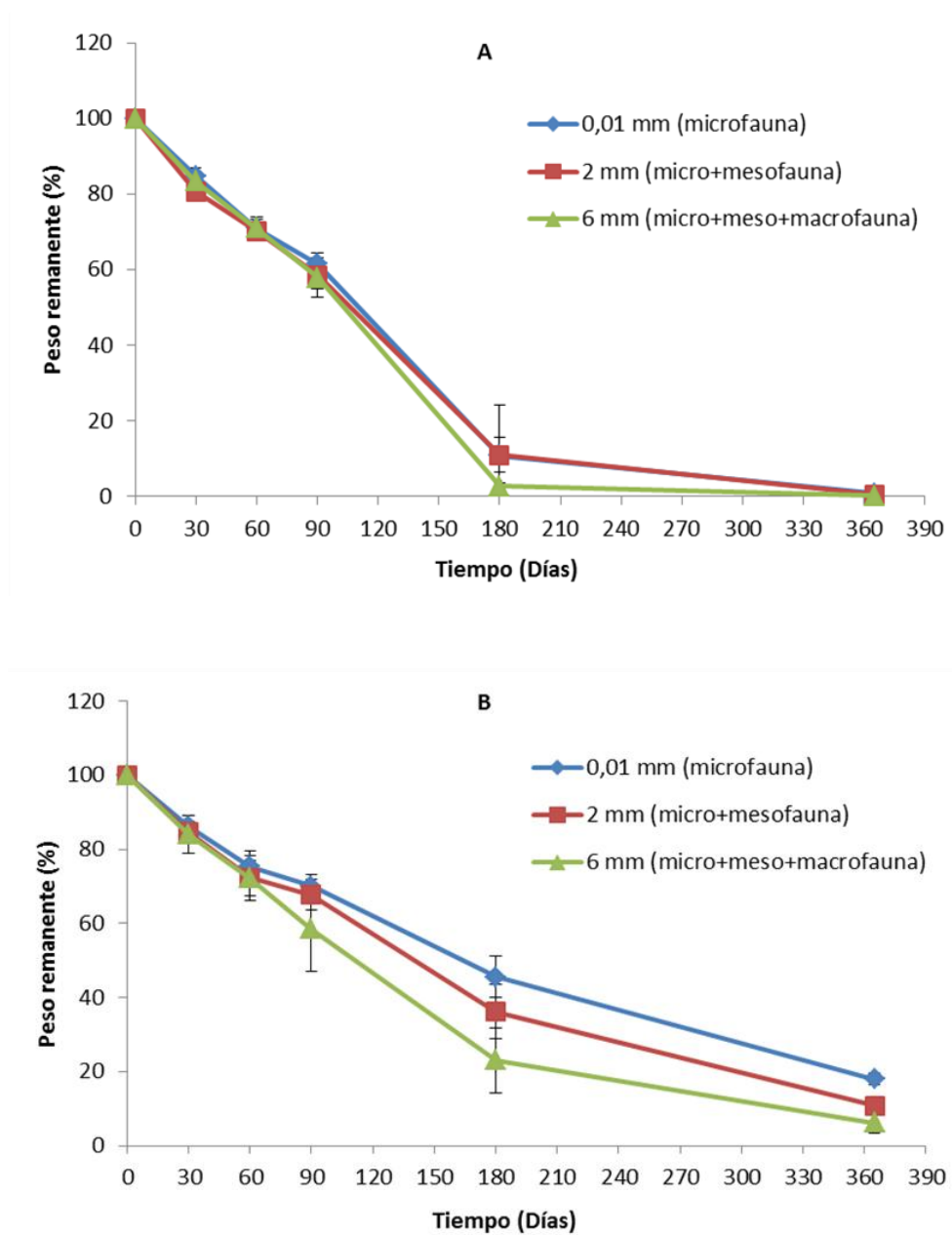
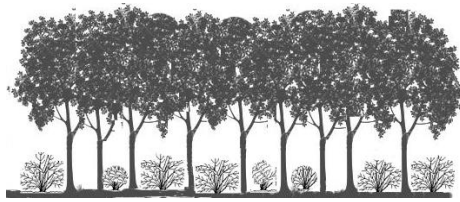


Figura 4.3. Dinámica de descomposición de las mezclas de hojarasca en bolsas de 0,01 mm de malla (microfauna), de 2 mm de malla (micro + mesofauna) y de 6 mm de malla (micro + meso + macrofauna) durante un año de incubación. A) Bosques de ligustro, B) Bosques nativos. Si bien, los análisis se hicieron con pérdida de peso seco (%), se utiliza el remanente de peso (%) para ilustrar la dinámica de descomposición a lo largo del tiempo.



CAPÍTULO V

*Hongos descomponedores de hojarasca de bosques nativos e invadidos por *L. lucidum**

5.1. INTRODUCCIÓN

La hojarasca constituye uno de los recursos renovables más abundantes y a través de su descomposición, los nutrientes retornan al suelo quedando disponibles para las plantas y los organismos del suelo. Gran parte de la hojarasca (alrededor del 80 %) es degradada por microorganismos, es decir por bacterias y hongos (Hättenschwiler et al. 2005). Aunque tanto bacterias como hongos son capaces de degradar compuestos simples (e.g. azúcares) y complejos de la hojarasca (e.g. lignina) se asume que, en general, la mayor parte de la degradación de compuestos complejos es realizada por hongos (de Boer et al. 2005). Esto se debe, en parte, a la forma de crecimiento hifal de los hongos, que les confiere mayor habilidad para colonizar y penetrar en los tejidos vegetales (de Boer et al. 2005). Luego de que los hongos penetran en el tejido foliar, las secciones internas de las hojas quedan disponibles también para las bacterias (Aneja et al. 2006). A su vez, numerosos hongos producen enzimas extracelulares para degradar eficazmente la matriz lignocelulolítica, mientras que son pocas las bacterias que producen las enzimas que degradan dicha matriz (Alexopoulos et al. 1996; de Boer et al. 2005; Sánchez 2009; Schneider et al. 2012).

La abundancia, composición y actividad de los microorganismos descomponedores en general está determinada por la calidad de la hojarasca, las condiciones del ambiente local (e.g. temperatura, humedad) y las propiedades edáficas (e.g. pH, humedad, nutrientes) (Swift et al. 1979; Pietikainen et al. 2004; De Angelis et al. 2013; Prescott y Grayston 2013). Estudios previos encontraron que la identidad de las especies de plantas, más que otras variables ambientales o del suelo, determinó la estructura de las comunidades de descomponedores porque las distintas especies diferían en la calidad de la hojarasca que

producían (Aneja et al. 2006; Wardle et al. 2006; Urbanová et al. 2015). Dado que los hongos son considerados los descomponedores primarios de la hojarasca, un cambio en la calidad y cantidad de hojarasca, como consecuencia de un cambio en la composición de la vegetación, podría afectar más a la comunidad de hongos que a la de bacterias. Esta hipótesis fue puesta a prueba y demostrada en un estudio donde se analizaron las comunidades de hongos y bacterias de bosques templados con diferentes especies de árboles dominantes y se encontró que la comunidad de hongos fue más afectada por el tipo de vegetación dominante que las comunidades de bacterias (Urbanová et al. 2015).

Tal como fue descrito en el capítulo II, distintas características morfo-funcionales de la hojarasca pueden considerarse indicadores de la calidad de la hojarasca como recurso para los descomponedores (Cornelissen 1996; Cornelissen et al. 1999; Pérez-Harguindeguy et al. 2000; Vaieretti et al. 2005; Cornwell et al. 2008; Zhang et al. 2008; Prescott 2010; Poca et al. 2015). Así, la dureza foliar, por ejemplo, puede considerarse un proxy de la inversión en defensas físicas de una hoja que, a su vez, la harán más o menos propensa a la fragmentación e incluso al ataque por los microorganismos (Cornelissen et al. 1999; Pérez Harguindeguy et al. 2000). Por su parte, la relación C: N incluye la disponibilidad de C en todas sus formas en relación al N, si hay más concentración de C y muy poca de N en la hojarasca en descomposición, se producirá menos N disponible en el suelo que podrá ser inmovilizado por la microbiota desintegradora (Eviner y Chapin 2003). Finalmente, el contenido total de fibras (suma del contenido de celulosa, hemicelulosa y lignina) se asume que indica cómo las plantas invierten el carbono en la formación de componentes estructurales o de sostén. La mayoría de estos indicadores han mostrado ser buenos predictores de la descomposición a escala global (Cornwell et al. 2008; Zhang et al. 2008;

Prescott 2010). A escala local, pueden surgir otros indicadores que reflejen mejor las limitaciones de recursos para los microorganismos. Entre ellos las formas en las que está el carbono en la biomasa vegetal que llega a los descomponedores, pueden ser muy importantes, porque influirá en la actividad de los microorganismos.

La celulosa generalmente está presente en forma cristalina y, una pequeña cantidad, forma cadenas de celulosa organizadas. Debido a esta disposición la celulosa es más susceptible a la degradación enzimática en comparación con otros componentes de la hojarasca con estructuras más complejas (Pérez et al. 2002). Si bien, tanto hongos como bacterias degradan la celulosa, se ha sugerido que el mecanismo enzimático que emplean es diferente y ha sido más estudiado en hongos (Berg y McClaugherty 2008). Los organismos que degradan la celulosa se denominan típicamente celulolíticos (Osono et al. 2009). Por su parte, la hemicelulosa (compuesta mayormente por xilano) es un polisacárido de estructura más compleja por lo que requiere más cantidad de enzimas para una degradación completa (Malherbe y Cloete 2002). Los organismos que degradan el xilano son denominados xilanolíticos (Osono et al. 2009). Finalmente la lignina es un polímero aromático de estructura compleja, que enlaza tanto a la hemicelulosa como a la celulosa, por lo que actúa como una barrera dificultando la accesibilidad de las enzimas a la celulosa y hemicelulosa, por lo que es considerado un limitante de la tasa de descomposición (Berg y McClaugherty 2008; Sánchez 2009). A su vez, la lignina puede acomplejarse con proteínas, afectando también la disponibilidad de nitrógeno para los microorganismos (Hättenschwiler y Vitousek 2000).

Además de la cantidad y calidad de hojarasca que llega al suelo, las condiciones del ambiente local (temperatura de la interfase hojarasca-suelo, humedad textura, pH y contenido de nutrientes del suelo) son reguladores importantes de la identidad, abundancia y actividad de la microbiota del suelo (Pietikainen et al. 2004; Lauber et al. 2008; Rousk et al. 2010). Particularmente, el pH del suelo, es considerado como uno de los factores más influyentes porque afecta el crecimiento, actividad y composición de las comunidades de microorganismos (Rousk et al. 2010). Resultados de un estudio realizado en un bosque de Estados Unidos, encontraron que la composición de comunidades bacterianas estuvo regulada por cambios en el pH y la textura del suelo, mientras que la composición de comunidades de hongos se relacionó más fuertemente con los cambios en la disponibilidad de nutrientes del suelo (Lauber et al. 2008). Por su parte, Rousk et al. (2010) encontraron que un pH neutral o levemente alcalino del suelo favoreció el crecimiento de bacterias mientras que un pH ácido favoreció el crecimiento de hongos.

Tal como se mencionó en los capítulos anteriores, numerosos estudios demostraron que la invasión de especies de plantas exóticas puede afectar los factores bióticos (como la calidad y la cantidad de hojarasca que llega al suelo) y factores abióticos (por ejemplo, temperatura, humedad del suelo, propiedades del suelo) que regulan las tasas de descomposición (Ehrenfeld et al. 2001, Ashton et al. 2005; Wolfe y Klironomos 2005; Aragón et al. 2014; Slesak et al. 2016). Esto es porque dichos cambios pueden influir en la composición, estructura y funcionamiento de las comunidades microbianas responsables de los procesos ecosistémicos de descomposición y reciclado de carbono y nutrientes (McGuire et al. 2010). La presencia o dominancia de especies exóticas pueden alterar la cantidad, calidad y el tiempo de producción de hojarasca, modificando los aportes de

nutrientes para las comunidades de organismos descomponedores (Wolfe y Klironomos 2005). Por su parte, las variaciones de las condiciones microambientales y edáficas, causadas por las especies de plantas exóticas pueden impactar en diferentes aspectos de las comunidades de descomponedores (Wolfe y Klironomos 2005). Por ejemplo, Kourtev et al. (2003) encontraron que la invasión de una hierba anual en bosques deciduos de Norteamérica, aumenta el pH del suelo y, a su vez, modifica la estructura y actividades de la comunidad microbiana. Un estudio más reciente mostró que la invasión de tres especies herbáceas exóticas, dentro y fuera de valles fluviales de Polonia, modificó la biomasa, actividad y composición microbiana, en comparación con la vegetación nativa, pero la magnitud y dirección de cambio varió de acuerdo a la identidad de las invasoras (Stefanowicz et al. 2016). En particular, el efecto negativo importante que una de las hierbas exóticas tuvo sobre la actividad y abundancia de la comunidad microbiana, puede deberse principalmente a que esta especie produce hojarasca de baja calidad (alta relación C: N, lignina: N) y además modifica las características del suelo al liberar compuestos secundarios (Stefanowicz et al. 2016).

Como se describió en el capítulo I, *L. lucidum* es una especie altamente invasora en el pedemonte de la Sierra de San Javier. A pesar de ser una de las especies invasoras más importante del NOA, son escasos los estudios que evalúan aspectos relacionados a su funcionamiento (Aragón et al. 2014; Zamora Nasca et al. 2014). En particular, hasta la fecha no se conocen estudios sobre el impacto de la invasión de ligustro sobre las comunidades de organismos del suelo. Una primera aproximación en este sentido es el capítulo IV que se enfoca en analizar si la invasión de ligustro modifica la contribución relativa de la meso y macrofauna a la descomposición de mezclas de hojarasca y una

segunda aproximación es el presente capítulo, que explora las consecuencias de la invasión de ligustro en la comunidad de hongos descomponedores. El objetivo principal de este capítulo fue aislar y comparar la abundancia relativa de hongos lignocelulolíticos (i.e. hongos celulolíticos, ligninolíticos y xilanolíticos), de mezclas de hojarasca de bosques secundarios nativos e invadidos por ligustro, en el pedemonte de la Sierra de San Javier. Luego, se exploró la relación entre la abundancia relativa de hongos celulolíticos, xilanolíticos y ligninolíticos y parámetros del suelo (temperatura, contenido de humedad y pH del suelo) de ambos tipos de bosque. Adicionalmente, se identificó molecularmente a las cepas que degradaron lignina y se comparó la composición de hongos ligninolíticos entre ambos tipos de bosque. Debido a que las mezclas de hojarasca de bosques nativos son más heterogéneas y diversas en cuanto a composición de especies que las mezclas de bosques de ligustro, se podría asumir que también lo son en su calidad química, es decir que podrían proveer mayor heterogeneidad de recursos y permitir la coexistencia de mayor diversidad de hongos y mayor abundancia de los mismos. Además, dado que la composición y el funcionamiento de las comunidades de hongos puede variar con las condiciones microambientales, y los bosques de ligustro presentan mayor rango de temperatura, mayor contenido de pH y menor contenido de humedad que los bosques nativos (resultados encontrados en el capítulo III), se espera que dichos cambios afecten negativamente a la abundancia de hongos descomponedores en los dos tipos de bosque. Finalmente por las diferencias en la calidad de las mezclas (resultados del capítulo II) se espera encontrar diferencias en la composición de hongos ligninolíticos entre ambos tipos de bosque.

5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Colecta de mezclas de hojarasca

Las colectas de las mezclas de hojarasca se realizaron en los sitios de bosques secundarios nativos e invadidos por ligustro, descritos en el capítulo I. De cada sitio se colectaron tres muestras de mezclas de hojarasca (5 gr cada una) en Marzo de 2015. Las mezclas de bosques nativos estaban compuestas principalmente por hojas de *O. porphyria*, *C. vernalis*, *A. edullis* y *P. carthagenensis* mientras que, las mezclas de bosques de ligustro estaban compuestas aproximadamente en un 80% por hojarasca de ligustro. Las tres muestras de cada sitio se homogeneizaron para obtener una muestra compuesta (5 gr) por sitio. Cada muestra fue transportada al laboratorio en frascos de plástico y conservadas a 4°C hasta su procesamiento.

5.2.2. Abundancia de hongos lignocelulolíticos

Para evaluar la abundancia de hongos lignocelulolíticos, cada muestra de mezclas de hojarasca fue cortada en pequeñas piezas. De cada muestra se tomó un gramo y se lo colocó en un Erlenmeyer 15 mL con solución de agua de lavado (0,5% extracto de levadura, 0,1% glucosa y 0,2% detergente Tween 80). Los Erlenmeyer fueron incubados a 200 rpm a 25°C durante 30 minutos para separar las células de hongos de la hojarasca. Las suspensiones obtenidas fueron diluidas serialmente para poder estimar la abundancia de hongos. Los hongos cultivables que degradan celulosa (celulolíticos), xilano (xilanolíticos) y lignina (ligninolíticos) fueron aislados con el uso de medios selectivos: carboximetilcelulosa (CMC), xilano y guayacol respectivamente. Para estimar la abundancia de hongos celulolíticos se colocaron 0,1 ml de suspensión en placas de Petri que contenían CMC-agar (g l-1: 10 CMC, 20 agar, Yeast Nitrogen Base (YNB) (Sigma-Aldrich), pH 3,2-3,6). La abundancia de hongos xilanolíticos fue estimada mediante la colocación de 0,1 ml de

suspensión en placas que contenían xilano-agar (g l-1: 5 xylan, YNB, 20 agar, pH 3,2–3,6). Finalmente, la abundancia de hongos ligninolíticos fue estimada colocando 0,1 ml de suspensión en placas que contenían guayacol-agar (g l-1: 1/10 strength diluted acidic YM agar suplementado con 0,015 guayacol, pH 3,5). Todos los medios fueron acidificados con HCL 0,1 N, para evitar el crecimiento de bacterias en las placas (Kurtzman et al. 2011). Las placas fueron incubadas a 25°C y examinadas diariamente durante 5 días. Todas las unidades formadoras de colonias (UFC) de los hongos que crecieron en las placas con CMC y xilano fueron consideradas como hongos celulolíticos y xilanolíticos respectivamente y se calcularon sus abundancias (UFC gr⁻¹ hojarasca). Mientras que, para estimar la abundancia de hongos ligninolíticos, solo se consideraron las colonias de hongos que presentaron un halo rojo (Saparrat y Hammer 2006). Las colonias de hongos celulolíticos, xilanolíticos y ligninolíticos, pertenecientes a diferentes morfotipos fueron cultivadas en medio YM-agar (g l-1:10 glucosa, 5 peptona, 3 extracto de levadura, 3 extracto de malta, 20 agar, pH 3,5) y conservadas a 4 °C.

Para confirmar actividades extracelulares, cada una de las cepas celulíticas aisladas fue individualmente cultivada en placas CMC-agar. Después de 10 días de incubación las placas fueron inundadas con 0,2% de rojo Congo durante 5 minutos y luego lavadas con NaCl 0,5 M. La degradación de celulosa fue confirmada con la formación de un halo amarillo-naranja alrededor de las colonias, en contraste con el color rojo del resto de la placa donde no hay actividad de degradación de celulosa (Strauss et al. 2001). De manera similar, cada una de las cepas xilanolíticas aisladas fue individualmente cultivada en placas xilano-agar. Después de 10 días de incubación las placas fueron inundadas con yodo (0.25% w/v acuoso I₂/KI) durante 5 minutos. La degradación de xilano fue confirmada por la

formación de un halo color amarillo opaco en contraste con el color azul rojizo que presenta el resto de la placa en zonas donde no hay degradación de xilano (Pointing 1999).

5.2.3. Parámetros del suelo

Para evaluar la relación entre la abundancia de hongos y parámetros del suelo, se midieron temperatura, contenido de humedad y pH de los suelos de ambos tipos de bosque (n=5) al mismo tiempo que se colectaron las muestras de hojarasca durante la estación húmeda. Para la temperatura se tomaron 5 medidas por cada sitio usando un termómetro metálico. Las mediciones se realizaron por la mañana (entre las 8 y las 10 de la mañana), en los mismos días que se colectaron las muestras de suelo para el cálculo de humedad. El contenido de humedad del suelo se estimó con 3 muestras de cada sitio, mediante el método gravimétrico descrito en el capítulo III. Con respecto al pH del suelo, se trabajó con los datos calculados en la estación húmeda (Marzo de 2015), con la técnica descrita en el capítulo III.

5.2.4. Identificación molecular de hongos ligninolíticos

Para conocer la identidad de los hongos ligninolíticos, las 24 cepas de hongos aislados fueron individualmente cultivadas en placas de Petri que contenían YM-agar a 30 ° C durante 72 horas en un shaker orbital (250 rpm). El micelio fue luego colectado por centrifugación a 10000xg (a 4° C durante 10 minutos), re suspendido en NaCl 2M, y finalmente lavado dos veces con agua destilada estéril (Fang et al. 1992). Los micelios extraídos se congelaron en nitrógeno líquido y se molieron usando un pilón estéril y un mortero. Los micelios se extrajeron una vez con fenol: cloroformo: alcohol isoamílico (25: 24: 1) y se lavaron dos veces con cloroformo: alcohol isoamílico (24: 1). Se añadieron a la

fase acuosa final dos volúmenes de etanol absoluto y 0,1 ml de acetato de potasio 3 M para conseguir la precipitación del ADN, se mezclaron por inversión y luego se centrifugaron (8000x g, a 4°C durante 10 minutos). El precipitado se lavó dos veces con etanol al 70%, se secó y finalmente se suspendió en agua estéril.

Los dominios de LSU D1 / D2 del gen rDNA se amplificaron usando cebadores de NL1 (GCA TAT CAA TAAGCG GAG GAA AAG) y NL-4 (GGT CCG TGT TTC AAG ACG G) (White et al., 1990). Los dominios D1 / D2 se seleccionaron sobre el código de barras fúngico universal estándar, ya que es más fácil de amplificar, alinear y analizar, principalmente debido a su tamaño uniforme (Schoch et al. 2012). Además, esta secuencia superó a la región ITS en la identificación de levaduras ascomicéticas, linajes fúngicos basales y varios taxones de Ascomycota y Basidiomycota (Kwiatkowski et al. 2012; Schoch et al. 2012). La secuenciación de nucleótidos de los genes fue realizada por MacroGen (Corea). Las secuencias se analizaron y editaron cuando fue necesario, utilizando el software Invitrogen Vector NTI Advance 10.3.0 (Invitrogen, San Diego, CA, EE.UU.). La identificación de las cepas se realizó por comparación con secuencias de cepas tipo disponibles en GenBank utilizando la herramienta BLAST. Las secuencias también se compararon con las especies tipo de la base de datos UNITE. Arbitrariamente, se utilizó un criterio de > 98% de identidad y > 99% de cobertura para identificar cepas a nivel de especie.

5.2.6. Análisis de datos

Para comparar la abundancia relativa de hongos lignocelulolíticos (UFC gr-1 hojarasca) entre ambos tipos de bosque se realizó un test t ($p < 0,05$). Los datos fueron

previamente transformados a logaritmo con base 10 para cumplir con los supuestos del análisis. Los parámetros del suelo (temperatura, humedad y contenido de pH) de ambos tipos de bosques también fueron comparados mediante test t ($p < 0,05$). La relación entre estos parámetros del suelo y la abundancia de hongos lignocelulolíticos se analizó mediante modelos lineales generalizados (GLM) con distribución quasi-Poisson, dado que los datos tenían sobredispersión, usando el número de CFU g^{-1} hojarasca de hongos celulolíticos, xilanolíticos y ligninolíticos como variable de respuesta y los parámetros del suelo como variables explicativas. Los modelos se realizaron según lo descrito por Crawley (2007). Se realizaron los modelos con todas las variables, y luego fueron excluidas una por una según el valor de p. Después de cada variable removida, se compararon los modelos resultantes con el modelo original mediante ANOVAs. El modelo final fue seleccionado basado en el valor del pseudo R^2 mediante el test F. Se reporta el modelo final que fue significativo con su valor de pseudo R^2 y $p < 0,05$. Todos los análisis se realizaron con el programa estadístico R (versión 3.2.1, Development Core Team 2015). Para ver si los dos tipos de bosques se separaban en cuanto a la composición de los hongos ligninolíticos, se realizó un ordenamiento multidimensional escalar no métrico (NMDS, Kruskal y Wish 1978) basadas en una matriz de distancia Jaccard ($n=15$). Para decidir qué dimensión era la mejor solución se realizó un procedimiento de piloto automático (modo medio) (McCune y Grace 2002). El análisis determinó que tres dimensiones era lo recomendado debido a que el estrés final (un índice de concordancia entre las distancias en la configuración gráfica y las distancias en la matriz de Jaccard) fue de 20 (lo típico usado en ecología) y fue significativamente diferente de la probabilidad al azar (test Monte Carlo: 50 corridas con matriz al azar; $p < 0,05$; McCune y Grace 2002).

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Abundancia de hongos lignocelulolíticos

Las abundancias de hongos celulolíticos y ligninolíticos fueron mayores en bosques nativos pero no hubo diferencias en la abundancia de hongos xilanolíticos entre los dos tipos de bosque (Figura 5.1).

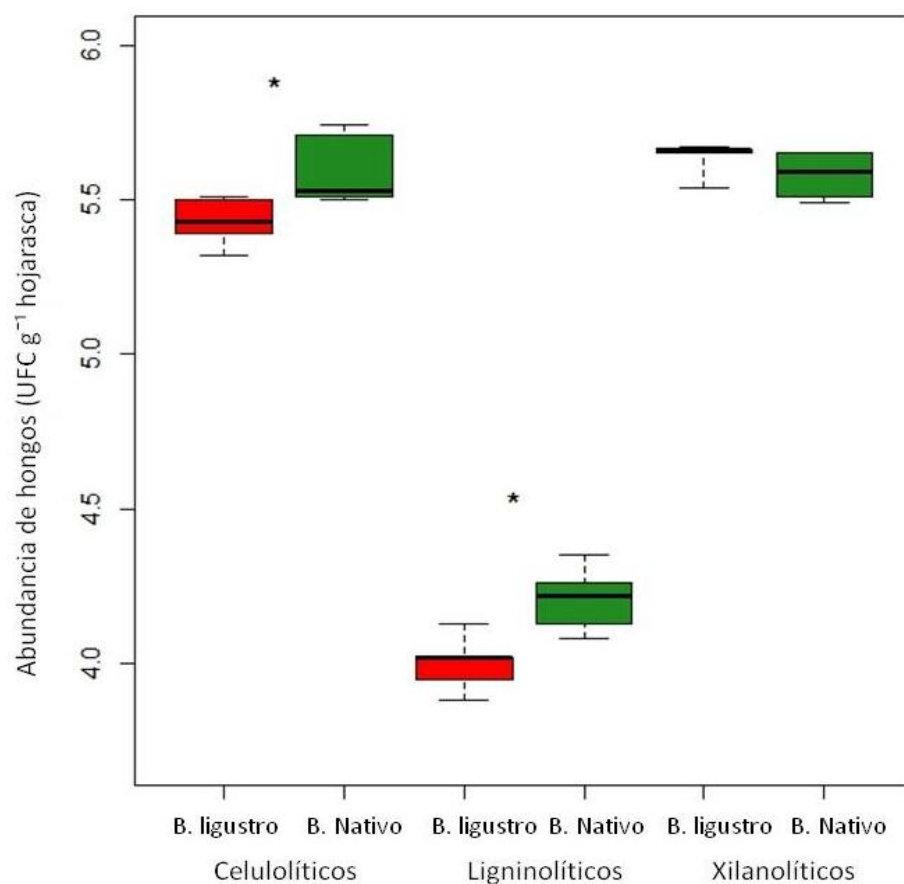


Figura 5.1. Abundancia de hongos lignocelulolíticos (UFC g⁻¹ hojarasca) aislados de mezclas de hojarasca de bosques nativos (verde) y de ligustro (rojo). Hongos celulolíticos ($t = 2,66$; $p = 0,03$), ligninolíticos ($t = -3,29$; $p = 0,01$) y xilanolíticos (hemicelulosa) ($t = 1,39$; $p = 0,20$). El boxplot indica la distribución de los valores de acuerdo a las medianas (línea central). El 25 y 75 % de cuartiles (box) y los rangos (bigotes). Los asteriscos indican diferencias significativas entre tipos de bosque ($p < 0,05$).

5.3.2. Parámetros del suelo y su asociación con la abundancia de hongos

De manera similar a lo que se mostró en el capítulo III (donde se consideró el promedio del pH del suelo en la estación seca y húmeda), cuando se realizó el muestreo en el mes de marzo (estación húmeda) los suelos nativos fueron más ácidos que los suelos de bosques de ligustro. Sin embargo, en esta estación no hubo diferencias en la temperatura del suelo ($20,5 \pm 0,3$ y $20,6 \pm 0,3$ en bosques nativos y de ligustro respectivamente), ni en la humedad del suelo ($52,7 \pm 3,6$ y $44,5 \pm 8,9$ en bosques nativos y de ligustro respectivamente) aunque los bosques nativos tendieron a ser más húmedos que los de ligustro. La abundancia de hongos celulolíticos fue mayor en los sitios con menor pH del suelo, mientras que la abundancia de hongos ligninolíticos fue mayor en los sitios con mayor humedad del suelo (Figura 5.2).

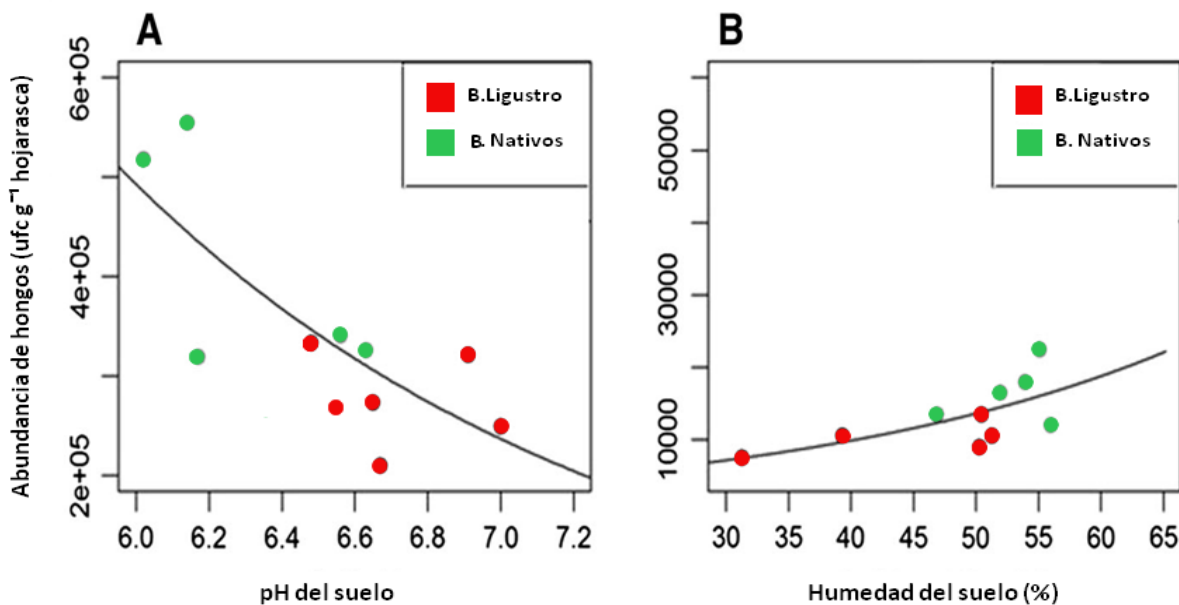


Figura 5.2. Relación entre la abundancia de hongos lignocelulolíticos (UFC g^{-1} hojarasca) y parámetros del suelo de ambos tipos de bosques (puntos rojos bosques de ligustro y puntos verdes nativos). A- abundancia de hongos celulolíticos y pH del suelo (pseudo $R^2 = 0,60$; $p = 0,007$). B-

abundancia de hongos ligninolíticos y contenido de humedad del suelo (pseudo $R^2= 0,45$; $p= 0,042$). Las líneas derivan de un GLM con errores quasi-Poisson.

5.3.3. Identificación molecular de hongos ligninolíticos

En total, se identificaron hasta nivel de especie 24 cepas pertenecientes a 15 géneros de hongos que degradan lignina (tabla 5.1 Material Suplementario). Las cepas de los géneros *Fusarium*, *Colletotrichum*, *Trametes* y *Trichoderma* fueron encontrados en las mezclas de ambos tipos de bosques. Cepas de los géneros *Alternaria*, *Corynespora*, *Flavodon*, *Peniophora*, *Phaeoacremonium* y *Phialemonium* fueron aisladas sólo de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro, mientras que cepas de los géneros *Candida*, *Clonostachys*, *Glomerella*, *Mycosphaerella* y *Pestalotiopsis* se aislaron sólo de las mezclas de hojarasca de bosques nativos. Sin embargo, los bosques no se separaron claramente de acuerdo a la composición de estos hongos (Figura 5.3). La mayoría de las géneros (12) pertenecen al phylum *Ascomycota* y solo 3 al phylum *Basidiomycota*.

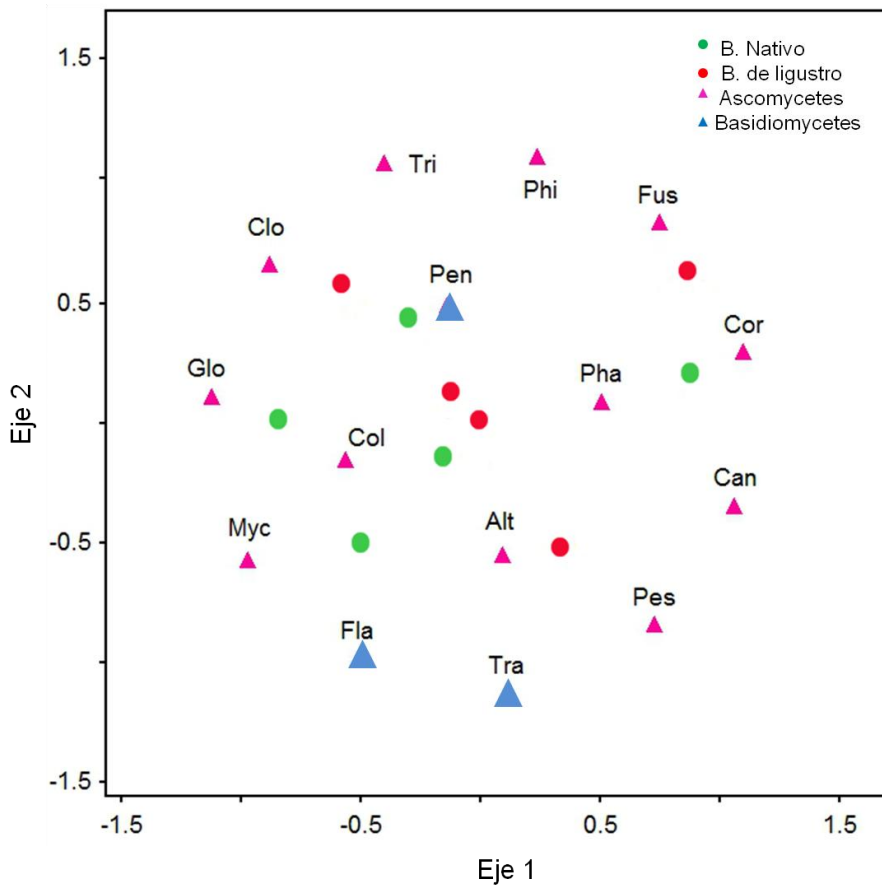


Figura 5.3. Diagrama de ordenamiento multidimensional escalar no métrico (NMDS) de los géneros de hongos ligninolíticos en los bosques nativos (verde) y de ligustro (rojo) (n = 10). Los nombres de géneros se abrevian con las tres primeras letras (ver nombres completos en tabla 1 del material suplementario). En triángulo rosa géneros ascomicetes y en triángulos celestes géneros basidiomicetes.

5.4. DISCUSIÓN

En este capítulo se encontró que, en concordancia con lo esperado sobre la base de la mayor diversidad y abundancia de hojarasca que los bosques nativos presentaban, la abundancia de hongos celulolíticos y ligninolíticos fue mayor en las mezclas de hojarasca de estos bosques. La mayor abundancia de hongos en bosques nativos estuvo en parte explicada por las propiedades de sus suelos, en el caso de los hongos celulolíticos estaría

explicada por el menor pH y en el caso de los hongos ligninolíticos por el mayor contenido de agua de los suelos de dichos bosques. Además la identidad de las cepas aisladas de hongos ligninolíticos difirió, en algunos casos, entre bosques nativos y de ligustro.

Se considera que una mayor diversidad de plantas podría generar una mayor diversidad en las comunidades de hongos a través de una mayor diversidad de compuestos químicos en la mezcla de hojarasca que permitiría la coexistencia de diferentes especies fúngicas e incluso podría favorecer una mayor abundancia por uso complementarios de los recursos (Mcguire et al. 2012). Las especies exóticas invasoras que se vuelven muy abundantes, como es el caso de *L. lucidum*, disminuyen la diversidad y riqueza de especies en los parches de bosque que invade (Vilà et al. 2011), pero además también pueden modificar la calidad y cantidad de hojarasca que llega al suelo. Tanto los cambios en la calidad química, como en su heterogeneidad y en la cantidad de la hojarasca pueden influir en la abundancia, en la composición y en la actividad de los hongos (Ehrenfeld et al. 2001; Ashton et al. 2005; Wolfe y Klironomos 2005; Tateno et al. 2007; Aragón et al. 2014). De esta manera, la mayor abundancia de hongos celulolíticos y ligninolíticos en las mezclas de bosques nativos podría deberse a diferencias en la calidad promedio de la hojarasca producida por estos bosques. Aunque en este estudio no analizamos el contenido de componentes estructurales de las mezclas de hojarasca, datos no publicados de Aragón y colaboradores encontraron que, la hojarasca de algunas especies nativas abundantes en las mezclas de hojarasca de estos bosques (*O. porphyria*, *C. vernalis* y *M. laetevirens*) presenta mayor contenido de celulosa y lignina que la hojarasca de ligustro.

Por otra parte, estudios previos demostraron que los cambios que las especies exóticas producen en las condiciones microambientales y en los parámetros del suelo también pueden influir en la abundancia y actividad de los hongos (Lauber et al. 2008; Rousk et al. 2010). En este capítulo, la humedad y la temperatura del suelo durante el mes de marzo fueron similares en bosques nativos y de ligustro y ambos parámetros se encontraban dentro del rango considerado óptimo para la actividad de la microbiota descomponedora (Prescott 2010). Estos resultados contrastan con los reportados por Aragón et al. (2014) como promedio del período Noviembre de 2010-Septiembre de 2011 en los mismos bosques, y con los encontrados como promedio del periodo Octubre de 2014- Septiembre de 2015 en el capítulo III de esta tesis, los cuales muestran que los suelos de bosques de ligustro son más secos que los suelos de bosques nativos. El período de muestreo más corto (sólo un mes) de este estudio podría explicar los resultados encontrados. Además, la humedad del suelo y la temperatura se registraron durante la temporada de lluvias (verano) de un año en el que la precipitación fue casi el doble de normal (Estación Experimental Agroindustrial Obispo Colombres 2015). Esta situación podría explicar también la falta de asociación entre la temperatura o la humedad y la abundancia de hongos celulolíticos y xilanolíticos y la débil asociación encontrada entre la abundancia de hongos ligninolíticos y la humedad del suelo. Con respecto al pH del suelo, los suelos del bosque de ligustro fue menos ácido que el de nativo, y esta variable edáfica se asoció sólo con la abundancia de hongos celulolíticos. Estos resultados coinciden con los reportados por Korniłowicz-Kowalska et al. (2003), quienes encontraron una mayor abundancia de hongos celulolíticos en suelos con menor pH. La ausencia de una asociación significativa entre el pH y la abundancia de hongos xilanolíticos y ligninolíticos podría deberse al hecho de que el efecto

del pH sobre el metabolismo de hongos puede variar entre distintos hongos (Bachelot et al. 2016).

En nuestro estudio, la diversidad de hongos ligninolíticos (24 cepas de 15 géneros) fue baja en comparación con la que se encontró en otros bosques similares (Bills y Polishook 1994; Paulus et al. 2006; Araujo Costa y Pascholati Gusmão 2015). Esto puede deberse a que sólo identificamos hongos ligninolíticos de mezclas compuestas por hojarasca que se encontraban en las primeras etapas de descomposición, es decir, cuando la abundancia relativa y la diversidad de hongos ligninolíticos son bajas (Osono 2007). Debido a esto es posible que no representen la diversidad total que pueden presentar potencialmente las mezclas a lo largo de la sucesión durante el proceso de descomposición. Se ha observado que en las primeras etapas de descomposición, la hojarasca presenta baja abundancia y diversidad de hongos (Voříšková y Baldrian 2013) mientras que en etapas avanzadas de descomposición, la abundancia y diversidad de hongos aumenta debido a la liberación de compuestos nuevos liberados de las paredes celulares que pueden ser utilizados por especies con diferentes requerimientos nutricionales (Voříšková y Baldrian 2013). Cepas pertenecientes a cuatro géneros de hongos se encontraron en ambos tipos de bosques, y además se aislaron cepas pertenecientes a seis géneros solo de bosques de ligustro y cepas de cinco géneros se aislaron solamente de mezclas de bosques nativos. Aunque el análisis estadístico no separó claramente a los bosques en base a la composición de hongos ligninolíticos, el hecho de haber aislados cepas solamente de las mezclas de hojarasca de uno u otro bosque en las primeras etapas de descomposición, donde la diversidad es baja podría sugerir que en etapas más avanzadas de la descomposición, las comunidades de hongos puede diferir de manera más notable entre bosques.

Dentro de los hongos encontrados, la mayoría de los ligninolíticos pertenecen al phylum *Ascomycota*. Este resultado es consistente con los estudios realizados en bosques tropicales y templados, donde los *Ascomycota* son dominantes en las primeras etapas de la descomposición de la hojarasca e incluso están presentes en las hojas vivas (Osono 2007; McGuire et al. 2012; Kerekes et al. 2013; Voříšková y Baldrian 2013). Adicionalmente, todos las cepas de hongos identificados en este trabajo son consistentes con los órdenes de hongos reportados para los Yungas argentinas (Geml et al. 2014). No puede descartarse, sin embargo, que la baja representación de hongos *Basidiomycota* se haya debido al método de aislamiento fúngico utilizado, que favorece a los Ascomycetes de rápido crecimiento (Osono et al. 2009).

5.5. CONCLUSIÓN

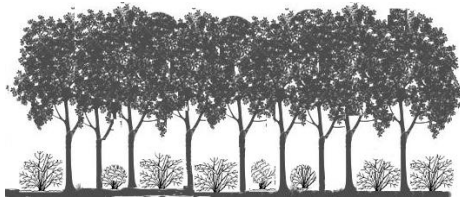
Hasta donde sabemos, este es el primer estudio que evalúa hongos cultivables descomponedores de la hojarasca de bosques nativos e invadidos por ligustro, en el ecosistema de Yungas. Si bien, en este capítulo se encontró que la abundancia de hongos celulolíticos y ligninolíticos fue mayor en bosques nativos, en base a los resultados del capítulo III, donde se encontró que la descomposición *in situ* de las mezclas de bosques de ligustro fue mayor que la de bosques nativos, se podría decir que la abundancia de hongos no afecta al patrón de descomposición de las mezclas. Las diferencias encontradas en la composición de los hongos ligninolíticos aislados de las mezclas de los dos tipos de bosques sugieren que el ligustro modifica la composición de hongos descomponedores.

5.6. MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tabla 1. Identificación molecular de hongos ligninolíticos de hojarasca de bosques nativos y de ligustro.

Tipo de Bosque	cepa	GenBank N° acceso	Closest Match (GenBank/UNITE)	Identidad (%)	ID Tentativa
Ligustro	S4EG3	KY781967	AB278178/SH214928.07FU <i>Phaeoacremonium angustius</i>	99,65%	<i>Phaeoacremonium angustius</i>
Ligustro	S3EG1	KY781968	HQ604854/SH188974.07FU <i>Peniophora aurantiaca</i>	98,06%	<i>Peniophora aurantiaca</i>
Ligustro	S5EG1	KY781970	HM060271/SH211283.07FU <i>Phialemonium dimorphosporum</i>	99,44%	<i>Phialemonium dimorphosporum</i>
Ligustro	S1EG1	KY781972	KM099499/SH187755.07FU <i>Trichoderma atroviride</i>	100,00%	<i>Trichoderma atroviride</i>
Ligustro	S2EG3	KY781978	AY188918/SH205225.07FU <i>Fusarium solani</i>	99,48%	<i>Fusarium solani</i>
Ligustro	S3EG3	KY781981	7FU <i>Alternaria burnsii</i>	100,00%	<i>Alternaria burnsii</i>
Ligustro	S4EG1	KY798204	AB278178/SH214928.07FU <i>Phaeoacremonium angustius</i>	99,65%	<i>Phaeoacremonium angustius</i>
Ligustro	S4EG2	KY781983	KC176344/SH193318.07FU <i>Trametes versicolor</i>	98,69%	<i>Trametes versicolor</i>
Ligustro	S1EG2	KY781985	EU552111/SH189873.07FU <i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	98,80%	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>
Ligustro	S2EG2	KY781987	gbKF777207.1 <i>Corynespora torulosa</i>	99,00%	<i>Corynespora torulosa</i>
Ligustro	S5EG3	KY781988	JN710543/SH185167.07FU <i>Flavodon flavus</i>	98,14%	<i>Flavodon flavus</i>
Nativo	S5NG2	KY781969	HG518666/SH207299.07FU <i>Glomerella acutata</i>	100,00%	<i>Glomerella acutata</i>
Nativo	S5NG3	KY781971	KM232462/SH193318.07FU <i>Trametes versicolor</i>	98,94%	<i>Trametes versicolor</i>
Nativo	S4NG2	KY781973	EU552147/SH200154.07FU <i>Pestalotiopsis maculiformans</i>	100,00%	<i>Pestalotiopsis maculiformans</i>
Nativo	S1NG2	KY781974	HG518666/SH207299.07FU <i>Glomerella acutata</i>	100,00%	<i>Glomerella acutata</i>
Nativo	S5NG1	KY781975	KC176344/SH193318.07FU <i>Trametes versicolor</i>	98,66%	<i>Trametes versicolor</i>
Nativo	S2NG1	KY781976	AY251089/SH186594.07FU <i>Mycosphaerella iridis</i>	99,66%	<i>Mycosphaerella iridis</i>
Nativo	S3NG3	KY781977	KT462721/SH219673.07FU <i>Fusarium proliferatum</i>	99,3%	<i>Fusarium proliferatum</i>
Nativo	S2NG2	KY781979	AY188918/SH205225.07FU <i>Fusarium solani</i>	99,48%	<i>Fusarium solani</i>

Nativo	S3NG1	KY781980	gbU45716.1 <i>Candida homilentoma</i>	99,00%	<i>Candida homilentoma</i>
Nativo	S4NG1	KY781982	EU552110/SH182678.07FU <i>Clonostachys rosea</i>	99,64%	<i>Clonostachys rosea</i>
Nativo	S1NG1	KY781984	EU552111/SH189873.07FU <i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	98,80%	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>
Nativo	S2NG4	KY781986	KC330218/SH190868.07FU <i>Trichoderma harzianum</i>	100,00%	<i>Trichoderma harzianum</i>
Nativo	S3NG4	KY798205	KT462721/SH219673.07FU <i>Fusarium proliferatum</i>	99,30%	<i>Fusarium proliferatum</i>



CAPÍTULO VI

Discusión general

6.1. Discusión General

Las invasiones biológicas constituyen uno de los componentes fundamentales del llamado “cambio global”, contribuyendo de forma considerable a la pérdida de biodiversidad y de servicios ecosistémicos (Zavaleta 2000; Crooks 2002; Le Maitre 2004). De este modo, generan impactos tanto ecológicos, como económicos y sociales. En otras partes del mundo existe un desarrollo importante del conocimiento acerca del impacto de las invasiones biológicas y, a partir de este conocimiento, se han propuesto distintas medidas de prevención y control de las invasiones biológicas (e.g. Pimentel et al. 2001; D’Antonio y Meyerson 2002; Pimentel et al. 2005; Vilà et al. 2008; Liebhold et al. 2017). En Argentina, la inclusión de la ecología de invasiones en las agendas científicas y políticas es recientes pero prolífica (e.g. Tecco et al. 2010; Aragón et al. 2014; Ayup et al. 2014; Furey et al. 2014; Giorgis y Tecco 2014; Zeballos et al. 2014; Fernandez et al. 2017; Nuñez et al. 2017). Esta Tesis es un ejemplo de los desarrollos científicos recientes, ya que aporta evidencias sobre los mecanismos a través de los cuales una especie invasora clave en el centro y norte de nuestro país, *Ligustrum lucidum* (ligustro), estaría afectando propiedades y procesos ecosistémicos relaciones con el reciclado de C y nutrientes. Se sabe que, en general, la invasión por especies exóticas puede alterar el proceso de descomposición al producir cambios en distintos factores que controlan este proceso, lo cual a su vez, tiene incidencia en el reciclado de C y nutrientes del ecosistema invadido (Ehrenfeld 2003; Levine et al. 2003; Ashton et al. 2005; Castro Díez et al. 2009; Ehrenfeld 2010; Godoy et al. 2010; Castro-Díez et al. 2012; Medina-Villar et al. 2016). Esta Tesis representa el primer estudio que explora, al mismo tiempo, los efectos de la invasión de una especie exótica sobre todos los reguladores de la descomposición de hojarasca a escala local: la

calidad de la hojarasca, el ambiente de la descomposición y las comunidades de detritívoros y descomponedores.

Las especies exóticas pueden producir hojarasca con diferente calidad que las especies nativas, y en consecuencia, modificar las tasas de descomposición (Vitousek y Walker 1989; Dascanio et al. 1994, Godoy et al. 2010). En el capítulo II de esta Tesis no se encontró diferencia en la descomponibilidad del conjunto de especies nativas y exóticas. La ausencia de un patrón diferencial en las tasas de descomposición de especies nativas y exóticas en nuestra área de estudio, coincide con lo hallado en otros ecosistemas de Argentina (Furey et al. 2014), Estados Unidos (Jo et al. 2016) y Suiza (Finerty et al. 2016). Estos resultados serían opuestos a los que proponen que las especies exóticas son típicamente más adquisitivas, es decir que presentan atributos funcionales que le confieren un rendimiento superior al de las especies nativas (Tecco et al. 2010; Beet et al. 2015; Luo et al. 2015). A pesar de estas contradicciones, existe un consenso entre los científicos que estudian la ecología de las invasiones, de que la descomposición se relaciona con las características foliares de las especies, por lo tanto, si las características foliares de las especies exóticas difieren de las características de las especies nativas, esta disimilitud determinará diferentes tasas de descomposición (Cornwell et al. 2008; Finerty et al. 2016; Jo et al. 2016).

Particularmente el ligustro, la especie invasora foco de esta Tesis, si presentó mayor descomposición que el promedio de las especies nativas y esta descomposición se asoció a un menor contenido de C. A pesar de que el contenido de C no es un indicador clásico de calidad de hojarasca, podría considerarse que ese menor C representa un menor contenido

de compuestos recalcitrantes (e.g. lignina, celulosa). Si bien, en la presente Tesis no analizamos el contenido de compuestos recalcitrantes de las mezclas de hojarasca, datos no publicados de Aragón y colaboradores encontraron que la hojarasca de tres especies nativas (*O. porphyria*, *C. vernalis* y *M. laetevirens*), que son abundantes en las mezclas de bosques nativos, presenta mayor contenido de lignina, celulosa y hemicelulosa que la hojarasca del ligustro. Además, la menor descomponibilidad de las mezclas de bosques nativos puede deberse a la presencia de metabolitos secundarios, sintetizados por algunas de las especies nativas que componen las mezclas de hojarasca de estos bosques (e.g. Salem et al. 2013; Tonin et al. 2014), y que a través de su efecto inhibitorio sobre los organismos descomponedores, pueden ralentizar la tasa de descomposición (Hättenschwiler y Vitousek 2000; Knight et al. 2007). La presencia de metabolitos secundarios anti herbívoros es un patrón característico de las biotas de sistemas tropicales y subtropicales (Coley y Barone 1996; Hallam y Read 2006; Hättenschwiler et al. 2011) Estos resultados resaltan la necesidad de explorar indicadores de calidad foliar complementarios a los explorados clásicamente, cuando se realizan trabajos a escala más local.

Si bien la diferencia de descomponibilidad entre el ligustro y las especies nativas no es de gran magnitud (14%), la misma se vuelve importante dado que, de las exóticas evaluadas, el ligustro es la única especie altamente invasora, con capacidad de formar parches de bosques monoespecíficos. Su gran abundancia sumada a su mayor descomponibilidad genera un aumento en la descomposición a nivel comunitario (capítulo II). En otras palabras, el efecto del cambio que ligustro produce en la composición y abundancia de la vegetación de los sitios que invade, se combina con el efecto de una mayor tasa de descomponibilidad de la especie y produce un mayor valor de las medias

ponderadas de descomponibilidad de los bosques de ligustro, determinada básicamente por la contribución de esta especie. De acuerdo con la hipótesis de proporción de masa (*mass ratio*; Grime 1998), las plantas más abundantes determinan los procesos ecosistémicos, debido a que son las que acumulan la mayor parte de la biomasa del ecosistema. Como consecuencia, los caracteres morfo-funcionales de las plantas dominantes son las que determinan a corto plazo las tasas a las que se llevan a cabo los principales procesos ecosistémicos locales (Grime 1998; Garnier et al. 2004; Finerty et al. 2016). De acuerdo a esta hipótesis, aunque las especies exóticas, en general, y el ligustro en este caso, presenten pequeñas diferencias en sus atributos foliares en comparación con las especies nativas, si se vuelven dominantes en los sitios que invaden, pueden alterar significativamente la tasa de descomposición a nivel ecosistémico.

Las especies exóticas también pueden alterar variables del ambiente local de descomposición como la temperatura y humedad del suelo (Levine et al. 2003; Mack y D'Antonio 2003; Ehrenfeld 2010), que determinan la actividad metabólica de los descomponedores (Eviner y Chapin 2003). Los bosques invadidos por ligustro son casi monoespecíficos, con doseles densos y sombríos por su fenología perennifolia, y presentan una estructura vertical simple, en comparación con los bosques nativos más heterogéneos en cuanto a composición de especies, semicaducifolios y con estructura más compleja (Malizia et al. 2010; Ayup 2016). Ese cambio de estructura reduce en gran medida los picos de mínima y máxima humedad y temperatura ambiental respecto a los bosques nativos (Ayup et al 2016). Según lo encontrado en el presente estudio (capítulo III), los bosques invadidos por ligustro presentan mayor amplitud térmica en la interfase suelo-hojarasca, menor humedad edáfica, menor profundidad de mantillo, menor relación C: N y mayor pH

en sus suelos, en comparación con los bosques nativos. Sin embargo, y contrario a lo esperado, esos cambios en las condiciones del ambiente local y algunas propiedades edáficas no afectan la descomposición del sustrato común. A su vez, el patrón de descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro está determinado sólo por la descomponibilidad de sus mezclas de hojarasca. Estos resultados indicarían que en el pedemonte de las Yungas, la invasión de ligustro afectaría la tasa de descomposición *in situ* de hojarasca, principalmente a través de cambios en la descomponibilidad de la hojarasca (i.e. en el conjunto de las características morfo-funcionales que determinan su calidad).

Con respecto a el efecto de la meso y macrofauna edáfica, la literatura muestra que desempeñan un papel importante en la descomposición, tanto directamente, mediante consumo, mezcla y fragmentación de hojarasca como indirectamente, mediante consumo y dispersión de microorganismos (Petersen y Luxton 1982; Slade 2012; Frouz et al. 2015). Los resultados del capítulo IV apoyan lo anterior en términos generales, pero en particular, el experimento de exclusión mostró que la contribución de la macrofauna en bosques de ligustro y de la meso y macrofauna en bosques nativos acelera la descomposición de las mezclas. Aunque la meso y macrofauna tuvieron una contribución importante en la descomposición de las mezclas de hojarasca de bosques nativos y tendieron a ser más abundantes, esto no modificó el patrón de descomposición dado por la descomponibilidad, es decir las mezclas de ligustro se descompusieron más, aún sin considerar el efecto fauna.

Al igual que en otros estudios, si bien, la contribución de la fauna a la descomposición es importante, la mayor parte de la hojarasca es degradada por la microbiota, es decir por

bacterias y hongos (Hättenschwiler et al. 2005). En base a la literatura, tanto los cambios en la calidad como en la cantidad de hojarasca producidos por las especies exóticas pueden influir en la abundancia, en la composición y en la actividad de los hongos (Ehrenfeld et al. 2001; Ashton et al. 2005; Wolfe y Klironomos 2005; Tateno et al. 2007; Aragón et al. 2014). De esta manera, la mayor abundancia de hongos ligninolíticos y celulolíticos encontrados en el capítulo V de esta Tesis, podría estar asociada a un mayor contenido de lignina y celulosa en la hojarasca de los bosques nativos, tal como proponemos en el capítulo II. No obstante, en línea con los resultados del capítulo IV, la mayor abundancia de hongos en bosques nativos no fue suficiente para alterar el patrón de descomposición determinado por la descomponibilidad promedio de la hojarasca. Sería interesante que experimentos manipulativos evalúen la eficiencia degradativa de los distintos hongos y bacterias para poder aislar el efecto de los mismos.

En síntesis, los resultados de la presente Tesis muestran que, si bien, la invasión del ligustro produce cambios en los tres controles principales de la descomposición (figura 6.1), el efecto de su invasión en la descomposición, está determinado solamente por la combinación de su gran abundancia y la mayor descomponibilidad de las mezclas de hojarasca que produce. La importancia de la descomponibilidad como principal factor regulador de la descomposición fue previamente demostrada en un meta-análisis que consideró numerosos estudios de descomposición realizados en diferentes ecosistemas (Cornwell et al. 2008). Es importante destacar que esta Tesis muestra como un cambio relativamente menor en las características foliares de una especie invasora, con respecto a las características de las especies nativas, puede generar un cambio a nivel ecosistémico, mediado por la gran abundancia que la invasora alcanza en los sitios invadidos. A través de

este cambio, a su vez, el ligustro tiene el potencial de acelerar el reciclado de C y nutrientes en los sitios que invade del pedemonte de las Yungas. Además, la incorporación de hojarasca de mayor descomponibilidad promovida por la invasión, podría incluso favorecer la mineralización (liberación) de C incorporado a la materia orgánica de los suelos de los bosques invadidos, y así transformar esos sistemas con potencial de secuestro de C en sistemas liberadores de C a la atmósfera.

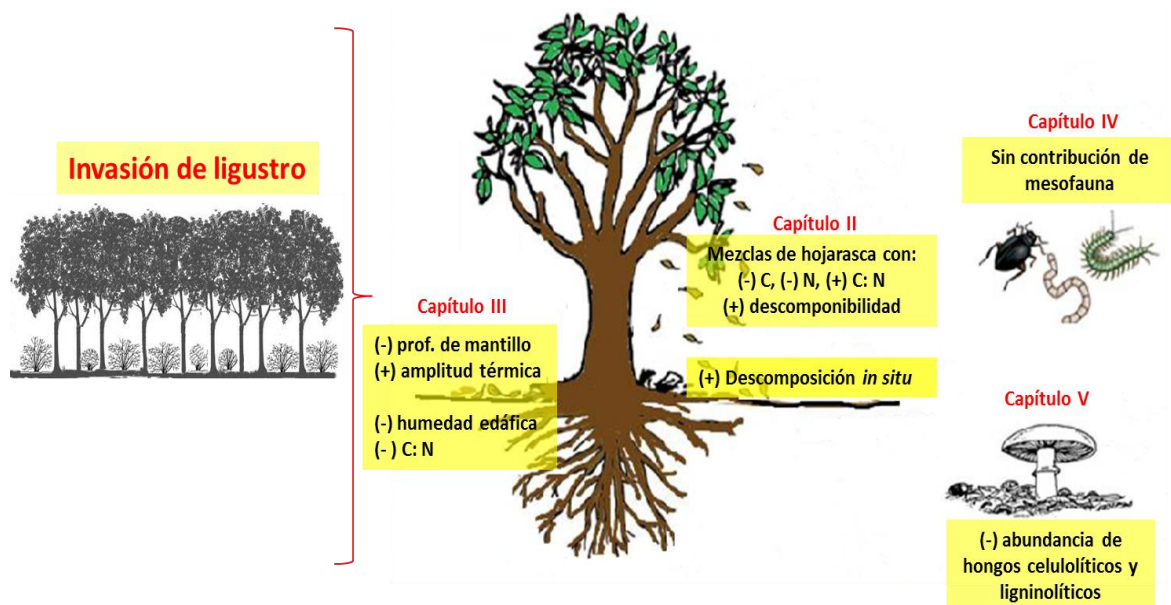


Figura 6.1. Esquema general con los principales cambios encontrados en los factores reguladores de la descomposición de hojarasca en bosques de ligustro, en comparación con los bosques nativos. Capítulo II: Modificaciones en la calidad y descomponibilidad de las mezclas de hojarasca. Capítulo III: Modificaciones en las condiciones del ambiente local de descomposición, en propiedades edáficas y en el patrón de descomposición *in situ* de las mezclas de hojarasca. Capítulo IV: Modificación en la contribución relativa de la fauna edáfica. Capítulo V: Modificación en la abundancia de hongos descomponedores.

6.2. Futuras líneas de investigación

Los resultados generados en la presente Tesis Doctoral, permitieron obtener un mejor conocimiento sobre la importancia relativa de los factores que regulan la descomposición de hojarasca y cuál de ellos y en qué dirección son afectados por la invasión de *Ligustrum lucidum*. Sin embargo, a raíz de la investigación realizada y de las limitaciones encontradas, surgieron nuevas ideas para trabajos futuros. Estas ideas se describen a continuación:

En el capítulo II de esta Tesis se encontró que el ligustro presentó diferencias en la descomponibilidad en relación a la de las especies nativas abundantes, y debido a su gran abundancia, modificó la media ponderada de descomponibilidad de los sitios invadidos. Además, la mayor descomponibilidad de las mezclas de hojarasca de bosques de ligustro en comparación con los bosques nativos, no se relacionó con las características evaluadas como indicadores de calidad de hojarasca. Futuros estudios deberían evaluar otras características, como contenido total de fibras y compuestos secundarios, para determinar cuáles son las características foliares que estarían generando la diferencia en la descomponibilidad de las mezclas.

Además, sería interesante evaluar si los patrones de descomposición encontrados en la presente Tesis, se mantienen en años con diferentes condiciones climáticas. Dado a que en el Noroeste de Argentina, en las últimas décadas del siglo XX, se observó un importante aumento de las precipitaciones, (Minetti y Vargas 1997; datos Estación Experimental Obispo Colombres, Tucumán), si esta tendencia continúa en años posteriores, este cambio podría afectar a la comunidad de descomponedores y por lo tanto, a los patrones de descomposición.

Por otra parte, futuros estudios deberían evaluar si la invasión de ligustro, a través del aporte de hojarasca de mayor calidad y descomponibilidad, afecta los reservorios de C y de nutrientes del suelo y si realmente puede transformar a los bosques que invade en sistemas liberadores de C. En relación al C, sería interesante evaluar si la mayor descomposición del ligustro se debe a que el C de su hojarasca se encuentra en compuestos carbonados lábiles, lo cual podría producir una competencia entre los microorganismos descomponedores por el recurso con el consecuente aumento en la producción de enzimas extracelulares, efecto conocido como “carbon priming effect” (Fontaine et al. 2003; Hättenschwiler y Jørgensen 2010; Cuchietti et al. 2014).

Finalmente, sería interesante evaluar el efecto de la invasión de ligustro sobre otros procesos ecosistémicos, como el reciclado del agua y si tiene interacción con el reciclado de C y nutrientes. Un estudio previo realizado en las Yungas sugiere que el ligustro estaría consumiendo mayor cantidad de agua que las especies nativas, sobre todo en la época seca, debido a una actividad fenológica más prolongada (Zamora Nasca et al. 2014). Para conocer si el ligustro tendría una mayor eficiencia en el transporte, adquisición y uso de este recurso, en comparación con las especies nativas de esta área, futuros estudios podrían comparar las características funcionales, relacionadas con este proceso (e.g. potencial hídrico foliar, área foliar específica, densidad de madera), que presenta el ligustro y las especies nativas, de manera similar a lo realizado por Zeballos et al. (2014) en bosques chaqueños de la provincia de Córdoba, donde ligustro también es una importante especie invasora.

7. BIBLIOGRAFÍA

Aerts R. 1997. Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos*, 79 (3): 439-449.

Alcaráz L., Mattana C., Satorres S., Petenatti E., Petenatti M., Del Vitto L., Laciari A. 2012. Antibacterial activity of extracts obtained from *Senna corymbosa* and *Tipuana tipu*. *Pharmacologyonline*, 158-161.

Alexopoulos C.J., Mims C.W. y Blackwell M. 1996. Introductory mycology, 4th edn. Wiley, New York, USA

Allison S.D. y Vitousek P.M. 2004. Rapid Nutrient Cycling in Leaf Litter from Invasive Plants in Hawai'i. *Oecologia*, 141: (4) 612-619.

Aneja M.K., Sharma S., Fleischmann F., Stich S., et al. 2006. Microbial Colonization of Beech and Spruce Litter Influence of Decomposition Site and Plant Litter Species on the Diversity of Microbial Community. *Microbial Ecology*, 52: 127-135.

Aragón R. y Groom M. 2003. Invasion by *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in NW Argentina: early stage characteristics in different habitats types. *Revista de Biología Tropical*, 51: 59-70.

Aragón R., Montti L., Ayup M.M. y Fernandez R. 2014. Exotic species as modifiers of ecosystem processes: Litter decomposition in native and invaded secondary forests of NW Argentina. *Acta Oecológica*, 54: 21-28.

Aragón R. y Morales J.M. 2003. Species composition and invasion in NW Argentinian secondary forests: effects of land use history, environment and landscape. *Journal of Vegetation Science*, 14: 195-204.

Araujo Costa L. y Pascholati Gusmão L.F. 2015. Characterization saprobic fungi on leaf litter of two species of trees in the Atlantic Forest, Brazil. *Brazilian Journal of Microbiology*, 46: 1027-1035.

Ashton I.W., Hyatt L.A., Howe K.M., Gurevitch J. y Lerdau M.T. 2005. Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. *Ecological Applications*, 15: 1263-1272.

Austin A.T., Yahdjian L., Stark J.M., et al. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 141(2): 221-235.

Austin A.T., y Vivanco L. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, 442 (7102): 555-558.

Ayup M.M. 2016. *Efectos de la invasión de una especie exótica (Ligustrum lucidum, Oleaceae) sobre comunidades animales y propiedades ambientales de los bosques secundarios de las Yungas Australes*. Grade thesis. Facultad de Ciencias Naturales e IML. Universidad Nacional de Tucumán-Argentina. pp 159.

Ayup M.M., Montti L., Aragón R. y Grau H.R. 2014. Invasion of *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in the southern Yungas: Changes in habitat properties and decline in bird diversity. *Acta Oecologica*, 54: 72-81.

Bachelot B., Uriarte M., Zimmerman J.K., Thompson et al. 2016. Long-lasting effects of land use history on soil fungal communities in second growth tropical rain forests. *Ecological Applications*, 26: 1881-1895.

Bakker, M. A., Carreño-Rocabado G. y Poorter L. 2011. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology*, 25: 473-483.

Ball B.A., Bradford M.A., Coleman D.C., y Hunter M.D. 2009. Linkages between below and aboveground communities: Decomposer responses to simulated tree species loss are largely additive. *Soil Biology and Biochemistry*, 41: 1155-1163.

Barajas-Guzmán G. y Alvarez-Sánchez J. 2003. The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology*, 24: 91-100.

Bardgett, R.D. 2005. *The Biology of soil: a Community and Ecosystem Approach*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Barneche S., Bertucci A., Haretche F., Olivaro C., Cerdeiras M.P., Vázquez A. 2010. Prospección química y microbiológica del bosque de galería del río Uruguay. *Brazilian Journal of Pharmacognosy*, 20(6): 878-885.

Beare M.H., Coleman D.C., Crossley Jr. D.A., Hendrix P.F. y Odum E.P. 1995. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant Soil*, 170: 5-22.

Bedano J.C., Sacchi L., Natale E. y Reinoso H. 2014. Saltcedar (*Tamarix ramosissima*) Invasion Alters Decomposer Fauna and Plant Litter Decomposition in a Temperate Xerophytic Deciduous Forest. *Advances in Ecology*. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/519297>.

Belnap J, Phillips S. 2001. Soil biota in an ungrazed grassland: response to annual grass (*Bromus tectorum*) invasion. *Ecological Applications*, 11: 1261-75.

Belnap J., Phillips S.L., Sherrod S.K. y Moldenke, A. 2005. Soil biota can change after exotic plant invasion: does this affect ecosystem processes?. *Ecology*, 86: 3007-3017.

Berg B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 133: 13-22.

Berg B., Berg M.P., Bottner P. et al. 1993. Litter mass-loss rates in pine forests of 5 Europe and Eastern United States--some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry*, 20: 127-159.

Berg B. y McClaugherty C. 2008. *Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration. 2nd Ed Springer*.

Berlese A. 1905. Apparachio per raccogliere presto ed in gran numero piccoli Artropodi. *Redia*, 2: 85-9.

Bianchi A.R. y Yañez C. 1992. Las precipitaciones del Noroeste Argentino. Instituto de Tecnología Agropecuaria, Argentina.

Bills G.F. y Polishook J.D. 1994. Abundance and diversity of microfungi in leaf litter of a lowland rain forest in Costa Rica. *Mycologia*, 86: 187-198.

Bjørnlund L. y Christensen S. 2005. How does litter quality and site heterogeneity interact on decomposer food webs of a semi-natural forest?. *Soil Biology and Biochemistry*, 37: 203-213.

Blossey B. y Notzold R. 1995. Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *The Journal of Ecology*, 83(5): 887-889.

Boon PI, Johnstone L. 1997. Organic matter decay in coastal wetlands: an inhibitory role for essential oil from *Melaleuca alternifolia* leaves? *Archiv fur Hydrobiologie*, 138: 438-49.

Bradford M.A., Tordoff G.M., Eggers T., Jones T.H. y Newington J.E. 2002. Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *OIKOS*, 99: 317-323.

Bremner J.M. 1996. Nitrogen Total. In Sparks, DL et al., Eds. *Methods of Soil Analysis, Part 3, Chemical Methods*. SSSA, American Society of Agronomy, Madison, WI. 1149-1176.

Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., et al. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14: 702-708.

Brown A.D., Grau H.R., Malizia L.R., Grau A. 2001. Argentina. In: Kappelle, M., Brown, A.D. (Eds.), *Bosques nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, pp. 623-659.

Cabrera A. 1976. Regiones fitogeográficas de Argentina. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2 (1): 1-85.

Cabuk A., Unal A.T. y Kolankaya N. 2006. Biodegradation of cyanide by a white rot fungus, *Trametes versicolor*. *Biotechnology Letters*, 28: 1313-1317.

Cadish G. y Giller K.E. 1997. Driven by nature: a sense of arrival or departure? Capítulo 29. Pp. 393-399 en: Cadish, G y KE Giller (eds.). Driven by Nature: plant litter quality and decomposition. CAB International.

Callaway, R.M. y Aschehoug, E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290: 521-523.

Callaway R.M. y Ridenour W.M. 2004. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2: 436-443

Castanho C.T. Leda L y de Oliveira A.A. 2012. The importance of mesofauna and decomposition environment on leaf decomposition in three forests in southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 213: 1303-1313.

Castro-Díez P., Fierro-Brunnenmeister N., González-Muñoz N. y Gallardo A. 2012. Effects of exotic and native tree leaf litter on soil properties of two contrasting sites in the Iberian Peninsula. *Plant soil*, 350 (1-2): 179-191.

Castro-Díaz P., Godoy O., Alonso A., Gallardo A. y Saldaña A. 2014. What explains variation in the impacts of exotic plant invasions on the nitrogen cycle? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 17: 1-12.

Castro-Díez P., González-Muñoz N., Alonso A., Gallardo A. y Poorter L. 2009. Effects of exotic invasive trees on nitrogen cycling: a case study in Central Spain. *Biological Invasions*, 11: 1973-1986.

Catford J.A., Jansson R., Nilsson Ch. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15: 22-40.

Ceballos S.J., Malizia A., Chacoff N.P. 2015. Influencia de la invasión de *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) sobre la comunidad de lianas en la sierra de San Javier (Tucumán- Argentina). *Ecología Austral*, 25: 65-74.

Chaneton E.J., Mazia C.N., Machera M., Uchitel A., Ghersa C.M. 2004. Establishment of honey locust (*Gleditsia triacanthos*) in burned Pampean grasslands. *Weed Technology*, 18: 1325-1329.

Chapin S.F. III., Matson P., Mooney H.A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, New York, USA.

Chen H., Li B., Fanga C., Chena J. y Wu J. 2007. Exotic plant influences soil nematode communities through litter input. *Soil Biology and Biochemistry*, 39: 1782-1793.

Coley P.D. y Barone J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 27: 305-35.

Colpaert J.V. y Van Laere A. 1996. A comparison of the extracellular enzyme activities of two ectomycorrhizal and a leaf-saprotrophic basidiomycete colonizing beech leaf litter. *New Phytology*, 133: 133-141.

Cornelissen J.H.C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, 573-582.

Cornelissen J.H., Pérez-Harguindeguy N., Díaz S. et al. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, 143(1): 191-200.

Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4): 335-380.

Cornwell W.K., Cornelissen J.H., Amatangelo K., et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, 11(10): 1065-1071.

Coûteaux M.M., Bottner P. y Berg B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2): 63-66.

Crawley M.J. 2007. The R book. Wiley, Chichester.

Crooks J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97: 153-66.

Cuchietti, A., Marcotti, E., Conti, G., Casanoves, F. et al. 2017. Uso de la tierra y ambiente local de descomposición en el Chaco Semiárido de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, 27: 325-338.

Cuchietti A., Marcotti E., Gurvich D.E., Cingolani, A.M. y Pérez-Harguindeguy N. 2014. Leaf litter mixtures and neighbour effects: Low-nitrogen and high-lignin species increase decomposition rate of high-nitrogen and low-lignin neighbours. *Applied Soil Ecology*, 82: 44-51.

Daehler C.C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 183-211.

D'Antonio C. y Meyerson L. A. 2002. Exotic Plant Species as Problems and Solutions in Ecological Restoration: A Synthesis. *Restoration Ecology*, 10 (4): 703-713.

Dascanio L.M., Barrera M.D. y Frang J.L. 1994. Biomass structure and dry matter dynamics of subtropical alluvial and exotic *Ligustrum* forests at the Río de la Plata, Argentina. *Vegetatio*, 115: 61-76.

DeAngelis K.M., Chivian D., Fortney J.L., Arkin A.P. et al. 2013. Changes in microbial dynamics during long-term decomposition in tropical forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 66: 60-68.

de Boer W.D., Folman L.B., Summerbell R.C. y Boddy L. 2005. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews*, 29(4): 795-811.

Di Rienzo J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L. y Tablada, M. 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL www.infostat.com.ar

Diaz S., Hodgson J.G., Thompson K., et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3): 295-304.

Díaz S., Lavorel S., de Bello F., Quétier F., Grigulis K. y Robson M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 20684-20689.

Dormann C. F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., et al. 2012. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36: 027-046.

Drenovsky RE, Batten KM. 2007. Invasion by *Aegilops triuncialis* (barb goatgrass) slows carbon and nutrient cycling in a serpentine grassland. *Biological Invasions*, 9: 107-16.

Dukes J.S. y Mooney H.A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution*, 14:4.

Easdale T.A., Healey J.R., Grau H.R. y Malizia A. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology*, 95: 1234-1239.

Ehrenfeld J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6:503-523.

Ehrenfeld J.G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 41: 59-80.

Ehrenfeld J.G., Ravit B., Elgersma K. 2005. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources*, 30: 75-115.

Ehrenfeld J., Kourtev P. y Huang W. 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. *Ecological Applications*, 11: 1287-1300.

Elton, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.

Epps K.Y., Comerford N.B., Reeves J.B., Cropper W.P., Araujo Q.R. 2007. Chemical diversity – highlighting a species richness and ecosystem function disconnect. *Oikos*, 116: 1831-1840.

Eviner V.T. y Chapin F.S.I. 2003. Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 455-85.

Fang G., Hammar S. y Grumet R. 1992. A quick and inexpensive method for removing polysaccharides from plant genomic DNA. *Biotechniques*, 13: 52-55.

Farrer E.C. y Goldberg D.E. 2009. Litter drives ecosystem and plant community changes in cattail invasion. *Ecological Applications*, 19: 398-412.

Fernandez R.D. y Aragón R. 2014. Descomposición de hojarasca de las especies leñosas nativas y exóticas más abundantes del pedemonte de las Yungas, Tucumán, Argentina. *Ecología Austral*, 24 (3) 286-293.

Fernandez R.D., Ceballos S.J., Malizia A y Aragón R. 2017. *Gleditsia triacanthos* (Fabaceae) in Argentina: a review of its invasion. *Australian Journal of Botany*, 65 (3): 203-213.

Ferreras A.E., Torres C. y Galetto L. 2008. Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *Journal of Arid Environments*. 72: 1573-1580.

Finerty G.E., de Bello F., Bílá K., Berg M.P., Dias A.T.C., Pezzatti G.B. y Moretti M. 2016. Exotic or not, leaf trait dissimilarity modulates the effect of dominant species on mixed litter decomposition. *Journal of Ecology*, 104: 1400-1409.

Fontaine S., Mariotti A., y Abbadie L. 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition?. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(6): 837-843.

Frouz J., Roubíčková A., Heděnc P. y Tajovský K. 2015. Do soil fauna really hasten litter decomposition? A meta-analysis of enclosure studies. *European Journal of Soil Biology*, 68: 18-24.

Furey C. 2010. *Patrones de descomposición en el Bosque Serrano de Córdoba: el efecto de las especies exóticas a través de los parches monoespecíficos, la calidad foliar y las mezclas de broza*. Grade thesis. Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales e Universidad Nacional de Córdoba- Argentina. Pp 48.

Furey C., Tecco P.A., Pérez-Harguindeguy N., Giorgis M.A. y Grossi M. 2014. The importance of native and exotic plant identity and dominance on decomposition patterns in mountain woodlands of central Argentina. *Acta Oecologica*, 54: 13-20.

Gaertner M., Den Breeyen A., Hui C., Richardson D.M. 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography*, 33(3): 319-338.

García-Palacios P., Maestre F.T., Kattge J. y Wall D.H. 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes, *Ecology. Letters*, 16: 1045-1053.

Garnier E., Cortez J., Billès G., et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9): 2630-2637.

Garnier E., Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P. et al. 2007. Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany* 99: 967-985.

Gartner T.B. y Cardon Z.G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 104: 230-246.

Geml J., Pastor N., Fernandez L. et al. 2014. Largescale fungal diversity assessment in the Andean Yungas forests reveals strong community turnover among forest types along an altitudinal gradient. *Molecular Ecology*, 23: 2452-2472.

Giorgis M.A. y Tecco P.A. 2014. Árboles y arbustos invasores de la Provincia de Córdoba (Argentina): una contribución a la sistematización de bases de datos globales. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 49 (4): 581-603.

Godoy O, Castro-Díez P, Van Logtestijn RS, Cornelissen JH, Valladares F. 2010. Leaf litter traits of invasive species slow down decomposition compared to Spanish natives: a broad phylogenetic comparison. *Oecologia*, 62(3): 781-90.

Gonzalez G. y Seastedt T.R. 2001. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology*, 82: 955-964.

Grau H.R. y Aragón R. 2000. Arboles invasores de la Sierra de San Javier. In: Grau, H.R., Aragón, R. (Eds.), *Arboles Exóticos de las Yungas argentinas*. LIEY Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina, pp. 5-20.

Grau H.R., Arturi M.F, Brown A.D. y Aceñolaza P.G. 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, 95: 161-171.

Grau H.R., Hernández M.E., Gutierrez J., Gasparri N.I., Casavecchia M.C., Flores E. y Paolini L. 2008. A peri-urban neotropical forest transition and its consequences for environmental services. *Ecology and Society* 13:35.

Grau H.R., Paolini L., Malizia A. y Carilla J. 2010. Distribución, estructura y dinámica de bosques de la Sierra de San Javier , pp 33-50. En Grau H.R. (Ed) *Ecología de una interfase natural-urbana. La sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucumán*.

Gray A. 1879. The predominance and pertinacity of weeds. *American Journal of Science and Arts*, 118: 161-167.

Griffiths B.S., Hallett P.D., Kuan, H.L., Gregory A.S., Watts C.W. y Whitmore A.P. 2008. Functional resilience of soil microbial communities depends on both soil structure and microbial community composition. *Biology and Fertility of Soils*, 44(5): 745-754.

Grime J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6): 902-910.

Grotkopp E. y Rejmánek M. 2007. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. *American Journal of Botany*, 94(4): 526-32.

Gutiérrez Angonese J.y Grau H.R. 2014. Assessment of swaps and persistence in land cover changes in a subtropical periurban region, NW Argentina. *Landscape and Urban Planning*, 127: 83-93.

Hallam A. y Read J. 2006. Do tropical species invest more in anti-herbivore defence than temperate species? A test in *Eucryphia* (Cunoniaceae) in eastern Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 22:41-51.

Hammel K.E. 1997. Fungal degradation of lignin. In: Cadisch G, Giller KE (eds) Plant litter quality and decomposition. CAB-International, Wallingford, pp 33-46.

Hättenschwiler S., Coq S., Barantal S. y Handa I.T. 2011. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist*, 189: 950-965.

Hättenschwiler S. y Gasser P. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 1519-1524.

Hättenschwiler S. y Jørgensen H.B. 2010. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 98(4): 754-763.

Hättenschwiler S., Tiunov A.V., y Scheu S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 191-218.

Hättenschwiler S. y Vitousek P.M. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystems nutrient cycling. *TREE*, 15: 238-243.

Hendry G.A.F. y Grime J.P. 1993. *Methods in Comparative Plant Ecology: A Laboratory Manual*. Chapman and Hall, London.

Hierro J.L. Maron J.J. y Callaway R.M. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Ecology*, 93: 5-15

Hitchmough, J.D. 2011. Exotic plants and plantings in the sustainable, designed urban landscape. *Landscape and Urban Planning*, 100 (4): 380-382.

Hobbie S.E. 1992. Effects of plant-species on nutrient cycling *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 336-339.

Hunter M.D., Adl S., Pringle C.M. y Coleman D.C. Relative effects of macroinvertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition. *Pedobiologia*, 47: 101-115.

Hunzinger H. 1995. La precipitación horizontal: su importancia para el bosque y a nivel de cuencas en la Sierra San Javier, Tucumán, Argentina. In: Brown, A.D., Grau, H.R. (Eds.), *Investigación, Conservación y desarrollo en selvas subtropicales de Montaña*. LIEY-UNT, Tucumán, Argentina, pp. 53-58.

Huston M. y Smith T. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*, 130: 168-198.

Irmeler U. 2000. Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. *Pedobiologia*, 44: 105-118.

Jo I., Fridley J.D. y Frank D.A. 2016. More of the same? In situ leaf and root decomposition rates do not vary between 80 native and nonnative deciduous forest species. *New Phytologist*, 209: 115-122.

Joly F.X., Milcu A., Scherer-Lorenzen M., Jean L.K. et al. 2017. Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions across European forests. *New Phytologist*, 214 (3): 1281-1293.

Kampichler C. y Bruckner A. 2009. The role of microarthropods in terrestrial decomposition: a meta-analysis of 40 years of litterbag studies. *Biological Reviews*, 84: 375-389.

Keane R.M., Crawley M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 164-170.

Kerekes J., Kaspari M., Stevenson B., Nilsson et al. 2013. Nutrient enrichment increased species richness of leaf litter fungal assemblages in a tropical forest. *Molecular Ecology*, 22: 2827-2838.

Klironomos J.N., Widden P. y Deslandes I. 1992. Feeding preferences of the collembolan *Folsomia candida* in relation to microfungal succession on decaying litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 24: 685-692.

Knight K.S., Kurylo J.S., Endress A.G., Stewart J.R. y Reich P.B. 2007. Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review. *Biological Invasions*, 9: 925-937.

Kolar C.S. y Lodge D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 199-204.

Korniłowicz-Kowalska T., Iglík H. y Wojdyło B. 2003. Correlation between the abundance of cellulolytic fungi and selected soil properties. *Acta Micológica*, 38: 161-172.

Kourtev P.S., Ehrenfeld J.G., Häggblom M. 2003. Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 895-905.

Kourtev P.S., Ehrenfeld J.G., y Huang W.Z. 1998. Effects of exotic plant species on soil properties in hardwood forests of New Jersey. *Water, Air and Soil Pollution*, 105: 493-501.

Kruskal J.B. y Wish M. 1978. Multidimensional scaling. 1st. ed. Sage, Beverly Hills, CA, US.

Kurtzman C.P., Fell J.W., Boekhout T., Robert V. (eds). 2011. Methods for isolation, phenotypic characterization and maintenance of yeasts. In: *The yeasts, a taxonomic study*, 5th edn. Elsevier, Amsterdam, pp 87-110.

Kwiatkowski N.P., Babiker W.M., Merz W.G., Carroll K.C. y Zhang S.X. 2012. Evaluation of nucleic acid sequencing of the D1/D2 region of the large subunit of the 28S rDNA and the internal transcribed spacer region using SmartGene IDNS Software for identification of filamentous fungi in a clinical laboratory. *The Journal of Molecular Diagnostics*, 14(4): 393-401.

Lamarque L.J., Delzon S. y Lortie C.J. 2011. Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. *Biological Invasions*, 13: 1969-1989.

Lauber C.L., Strickland M.S., Bradford M.A. y Fierer N. 2008. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, 40: 2407-2415.

Lavelle P. y Spain A.V. 2002. *Soil Ecology*. Kluwer. Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Leishman M.R., Haslehurst T., Ares A. y Baruch Z. 2007. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 176: 635-643.

Le Maitre D.C. 2004. Predicting invasive species impacts on hydrological processes: the consequences of plant physiology for landscape processes. *Weed Technology*, 18: 1408-1410.

Levine, J.M. y D'Antonio, C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87: 15-26.

Levine J.M., Vila M., D'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K. y Lavorel S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society*, 270: 775-781.

Liao C., Peng R., Luo Y., Zhou X., Wu X., Fang C., Chen J. y Li B. 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytology*, 177: 706-714.

Lichstein J.W., Grau H.R. y Aragón R. 2004. Recruitment limitation in secondary forests dominated by an exotic tree. *Journal of Vegetation Science* 15: 721-728.

Liebhold A.M., Brockerhoff E.G. y Nuñez M.A. 2017. Biological invasions in forest ecosystems: a global problem requiring international and multidisciplinary integration. DOI 10.1007/s10530-017-1547-5.

Limberger R.P., Sobral M.E.G., Zuanazzi J.A.S., Moreno P.R.H., Schapoval E.E.S. y Henriques A.T. 2001. Biological Activities and Essential Oil Composition of Leaves of *Blepharocalyx salicifolius*. *Pharmaceutical Biology*, 39 (4): 308-311.

Litton C.M. y Giardina C.P. 2008. Belowground responses to climate change, belowground carbon flux and partitioning: global patterns and response to temperature. *Functional Ecology*, 22: 941-954.

Lockwood J., Hoopes M. y Marchetti M. 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell publishing.

Lomascolo A., Uzan-Boukhris E., Herpoel-Gimbert I., Sigoillot J.C. y Lesage-Meessen L. 2011. Peculiarities of Pycnoporus species for applications in biotechnology. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 92: 1129-1149.

Lonsdale W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80: 1522-1536.

Luo Y., Yuan Y., Wang R., Liu J. et al. 2015. Functional traits contributed to the superior performance of the exotic species *Robinia pseudoacacia*: a comparison with the native tree *Sophora japonica*. *Tree Physiology*, 36: 345-355.

McCune B. y Grace, J.B. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR, US.

McCune B. y Mefford M.J. 2011. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 6*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.

McGuire K.L., Bent E., Borneman J., Majumder A., Allison S.D. y Treseder K.K. 2010. Functional diversity in resource use by fungi. *Ecology*, 91(8): 2324-2332.

McGuire K.L., Fierer N., Bateman C., Treseder K.K. y Turne B.L. 2012. Fungal community composition in neotropical rain forests: the influence of tree diversity and precipitation. *Microbial Ecology*, 63: 804-812.

Mack M.C. y D'Antonio C.M. 2003. The Effects of Exotic Grasses on Litter Decomposition in a Hawaiian Woodland: The Importance of Indirect Effects. *Ecosystems*, 6: 723-738.

Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M. y Bazzaz F. 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences and Control. *Ecological Applications*, 10(3): 689-710.

Malherbe S. y Cloete T.E. 2002. Lignocellulose biodegradation: fundamentals and applications. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 1: 105-114.

Malizia A., Grau H.R. y Lichstein J.W. 2010. Soil phosphorus and disturbance influence liana communities in a subtropical montane forest. *Journal of Vegetation Science*, 21: 551-560.

Márquez A.T.A., Mendoza M.G.D. y González M.S.S. 2007. Actividad fibrolítica de enzimas producidas por *Trametes* sp. EUM1, *Pleurotus ostreatus* IE8 y *Aspergillus niger* AD96.4 en fermentación sólida. *Interciencia*, 32: 780-785.

Maron, J. y Vilà, M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypothesis. *Oikos*, 95: 361-373.

Mayer P. M., Tunnell S. J., Engle D. M. et al. 2005. Invasive Grass Alters Litter Decomposition by Influencing Macrodetritivores. *Ecosystems*, 8: 200-209.

Medina-Villar S., Rodríguez-Echeverría S., Lorenzo P., et al. 2016. Impacts of the alien trees *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle and *Robinia pseudoacacia* L. on soil nutrients and microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 96: 65-73.

Melillo J.M., Aber J D., y Muratore J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63(3): 621-626.

Metcalf D.B., Fisher R.A. y Wardle D.A. 2011. Plant communities as drivers of soil respiration: pathways, mechanisms, and significance for global change. *Biogeosciences*, 8(8): 2047-2061.

Meyer M., Ostertag R. y Cowie R.H. 2011. Macro-invertebrates accelerate litter decomposition and nutrient release in a Hawaiian rainforest. *Soil Biology and Biochemistry*, 43: 206-211.

Milcu A., Partsch S., Langel R. y Scheu S. 2006. The response of decomposers (earthworms, springtails and microorganisms) to variations in species and functional group diversity of plants. *Oikos*, 112: 513-524.

Mincheva T., Barni E., Varese G.C., Brusa G., Cerabolini B. y Siniscalco C. 2014. Litter quality, decomposition rates and saprotrophic mycoflora in *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene and in adjacent native grassland vegetation. *Acta Oecologica*, 54: 29-35.

Minetti J.L. y Vargas W. M. 1997. Trends and jumps in the annual rainfall in South America, south of the 15 S. *Atmósfera*, 11: 205-223.

Montaldo N.H. 1993. Dispersión por aves y éxito reproductivo de dos especies de *Ligustrum* (Oleaceae) en un relicto de selva subtropical en la Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*. 66: 75-85.

Montti L., Piriz Carrillo V., Gutiérrez-Angonese G., Gasparri N.I., Aragón R. y Grau H. R. 2017. The role of bioclimatic features, landscape configuration and historical land use in the invasion of an Asian tree in subtropical Argentina. DOI : 10.1007/s10980-017-0563-2 LAND-D-16-00443.3.

Mooney H.A. 2005. Invasive alien species: the nature of the problem. In: *Invasive Alien Species: A New Synthesis* (eds H. A. Mooney, R. N. Mack, J. A. McNeely, L. E. Neville, P. J. Schei y J. K. Waage) pp. 1-15. Island Press, Washington, DC.

Montti L., Ayup M.M., Aragón R., Qi W., Ruan H., Fernández R., Casertano S.A y Zou X. 2016. Herbivory and the success of *Ligustrum lucidum*: Evidence from a comparison between native and novel ranges. *Australian Journal of Botany*, 64: 181-192.

Moredo N., Lorenzo M., Domínguez A., Moldes D., Cameselle C. y Sanroman A. 2003. Enhanced ligninolytic enzyme production and degrading capability of *Phanerochaete chrysosporium* and *Trametes versicolor*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 19: 665-669.

Negrete-Yankelevich S, C Fragoso, AC Newton y OW Heal. 2007. Successional changes in soil, litter and macroinvertebrate parameters following selective logging in a Mexican cloud forest. *Applied Soil Ecology*, 35: 340-355.

Nelson D.W. y Sommers, L.E. 1996. Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter. In: Sparks D.L. et al. (Eds.). *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods*, SSSA Book Series No. 5, SSSA and ASA, Madison, WI, 961-1010.

Núñez M.A., Chiuffo M.C. Torres A., Paul T. et al. 2017. Ecology and management of invasive Pinaceae around the world: progress and challenges. *Biological Invasions*, DOI 10.1007/s10530-017-1483-4.

Ohte, N., Koba, K., Yoshikawa, K., Sugimoto, A., Matsuo, N., Kabeya, N., Wang, L., 2003. Water utilization of natural and planted trees in the semiarid desert of inner Mongolia, China. *Ecological Applications*, 13: 337-351.

Olden J.D. 2005. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. In: 2nd Biennial Conference of the International-Biogeography-Society, Shepherdstown, WV, pp. 2027-2039.

Orwin K.H., Wardle D.A. y Greenfield L.G. 2006. Context-dependent changes in the resistance and resilience of soil microbes to an experimental disturbance for three primary plant chronosequences. *Oikos*, 112(1): 196-208.

Osono T. 2007. Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecological Research*, 22: 955-974.

Osono T., Hirose D. y Fujimaki R. 2006. Fungal colonization as affected by litter depth and decomposition stage of needle litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 38: 2743-2752.

Osono, T. y Takeda, H. 2002. Comparison of litter decomposing ability among diverse fungi in a cool temperate deciduous forest in Japan. *Mycologia*, 94: 421-427.

Osono T., Ishii Y., Takeda H. et al. 2009. Fungal succession and lignin decomposition on *Shorea obtusa* leaves in a tropical seasonal forest in northern Thailand. *Fungal diversity*, 36: 101-119.

Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M., et al. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological invasions* 1: 3-19.

Parton W., Silver W.L., Burke I.C., Grassens L. et al. 2007. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during longterm decomposition. *Science*, 315: 361–364.

Paulus B.C., Kanowski J., Gadek P.A. y Hyde K.D. 2006. Diversity and distribution of saprobic microfungi in leaf litter of an Australian tropical rainforest. *Mycology Research*, 110: 1441-1454.

Pawson S.M., McCarthy J.K., Ledgard N.J., Didham R.K. 2010. Density-dependent impacts of exotic conifer invasion on grassland invertebrate assemblages. *Journal of Applied Ecology*, 47: 1053-1062.

Peltzer D.A., Allen R.B., Lovett G.M., Whitehead D., Wardle A. 2010. Effects of biological invasions on forest carbon sequestration. *Global Change Biology*, 16: 732-746.

Perez G., Aubert M., Decaëns T., Trap J. y Chauvat M. 2013. Home-field advantage: A matter of interaction between litter biochemistry and decomposer biota. *Soil Biology and Biochemistry*, 67: 245-254.

Pérez J., Muñoz-Dorado J., De-la-Rubia T. y Martínez J. 2002. Biodegradation and biological treatments of cellulose, hemicellulose and lignin: an overview. *International Microbiology*, 5:53-63.

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Cornelissen J.H., Vendramini F., Cabido M. y Castellanos A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil*, 218(1-2): 21-30.

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3): 167-234.

Petersen H. y Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition process. *Oikos*, 39: 287–388.

Pietikäinen J., Pettersson M. y Bååth E. 2004. Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates. *FEMS Microbiology Ecology*, 52: 49-58.

Pimentel D. McNair S, Janecka J. et al. 2001. Economic y environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 84: 1-20.

Pimentel D., Zuniga R. y Morrison D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52: 273-288.

Pinheiro J. y Bates D. 2000. Mixed effects models in S and S-Plus. Springer Verlag, New York.

Poca M., Vaieretti M. V., Cingolani A. M., y Pérez-Harguindeguy N. 2015. Scaling-up from species to ecosystems: How close can we get to actual decomposition? *Acta Oecologica*, 64: 1-9.

Pointing S.B. 1999. Qualitative methods for the determination of lignocellulolytic enzyme production by tropical fungi. *Fungal Diversity*, 2: 17-33.

Powers J.S., Montgomery R.A., Adair E.C., Brearley F.Q. et al. 2009. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology*, 97(4): 801-811.

Prescott C.E. 2010. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 101(1-3): 133-149.

Prescott C.E. y Grayston S.J. 2013. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 309: 19-27.

Prescott C.E., Zabeck L.M., Staley C.L. y Kabzems R. 2000. Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 1742-1750.

Quested H., Eriksson O., Fortunel C., y Garnier E. 2007. Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, 21(6): 1016-1026.

R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rejmánek M. y Richardson D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77: 1655-1661.

Reynolds, B.C. y Hunter M.D. 2001. Responses of soil respiration, soil nutrients, and litter decomposition to inputs from canopy herbivores. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 1641-1652.

Richardson D.M., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D. y West C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts y definitions. *Diversity and Distributions*, 6: 93-107.

Richardson D.M., Williams P.A. y Hobbs R.J. 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography*, 21: 511-527.

Richardson D.M. y Rejmánek M. 2004: Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, 10: 321-31.

Richardson D.M. y Pyšek P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30: 409-431.

Rio ME, Achaval L. 1904. Geografía de la Provincia de Córdoba. Vol. 1. Publicación Oficial, Córdoba.

Rothstein D.E., Vitousek P.M. y Simmons B.L. 2004. An Exotic Tree Alters Decomposition and Nutrient Cycling in a Hawaiian Montane Forest. *Ecosystems*, 7: 805-814.

Rousk J., Baath E., Brookes P.C., Lauber C.L., et al. 2010. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 4: 1340-1351.

Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S. et al. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 305-332.

Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J. et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-4.

Salem M.Z.M., Gohar Y.M., Camacho L.M., El-Shanhorey N.A. y Salem A.Z.M. 2013. Antioxidant and antibacterial activities of leaves and branches extracts of *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth against nine species of pathogenic bacteria. *African Journal of Microbiology Research*, 7(5): 418-426.

Sánchez C. 2009. Lignocellulosic residues: Biodegradation and bioconversion by fungi. *Biotechnology Advances*, 27: 185-194.

Saparrat M.C.N. y Hammer E. 2006. Decolorization of synthetic dyes by the deuteromycete *Pestalotiopsis guepinii* CLPS no. 786 strain. *Journal of Basic Microbiology*, 46: 28-33.

Scheu S., Ruess L. y Bonkowski M. 2005. Interactions Between Microorganisms and Soil Micro- and Mesofauna, pp. 253-275. In: Buscot F. y Varma S. (Eds.), *Micro-organisms in Soils: Roles in Genesis and Functions*. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.

Schindler M.H. y Gessner M.O. 2009. Functional leaf traits and biodiversity effects on litter decomposition in a stream. *Ecology*, 90(6): 1641-9.

Schneider T., Keiblinger K.M., Schmid E. et al. 2012. Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions. *ISME*, 6: 1749-1762.

Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf A. et al. 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for fungi. *PNAS*, 109: 6241-6246.

Seastedt, T.R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*, 29: 25-46.

Seebens H. et al. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8: 14435 doi: 10.1038/ncomms14435.

Seidelmann K.N., Scherer-Lorenzen M. y Niklaus P.A. 2016. Direct vs. Microclimate-Driven Effects of Tree Species Diversity on Litter Decomposition in Young Subtropical Forest Stands. *PLoS One*, 11(8): 0160569.

Sepúlveda Jiménez G., Porta Ducoing H. y Rocha Sosa M. 2004. La Participación de los Metabolitos Secundarios en la Defensa de las Plantas. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 21 (3): 355-363.

Shea, K. y Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 170-176.

Slade E.M. y Riutta T. 2012. Interacting effects of leaf litter species and macrofauna on decomposition in different litter environments. *Basic and Applied Ecology*, 13: 423-431.

Slesak R.A., Harrington T.B. y D'Amato A.W. 2016. Invasivescotch broom alters soil chemical properties in Douglas-firforests of the Pacific Northwest, USA. *Plant Soil*, 398: 281-289.

Simberloff, D. y Von Holle, B. 1999: Positive interaction of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1: 21-32.

Stefanowicz A.M., Stanek M., Nobis M. y Zubek S. 2016. Species-specific effects of plant invasions on activity, biomass, and composition of soil microbial communities. *Biology and Fertility of Soils*, 52: 841-852.

Strauss M.L.A., Jolly N.P., Lambrechts M.G. y Van Rensburg P. 2001. Screening for the production of extracellular hydrolytic enzymes by non- *Saccharomyces* wine yeasts. *Journal of Applied Microbiology*, 91: 182-190.

Swift M.J., Heal O.W. y Anderson J.M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems* (Vol. 5). Univ de California Press.

Tateno R., Tokuchi N., Yamanaka N. et al. 2007. Comparison of litterfall production and leaf litter decomposition between an exotic black locust plantation and an indigenous oak forest near Yan'an on the Loess Plateau, China. *Forest Ecology and Management*, 241: 84-90.

Tecco P.A., Díaz S., Cabido M. y Urcelay C. 2010. Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *Journal of Ecology*, 98: 17-27.

Tecco P.A., Díaz S., Gurvich D.E., Pérez Harguindeguy N., Cabido M. y Bertone GA. 2007. Facilitation and interference underlying the association between the woody invaders *Pyracantha angustifolia* and *Ligustrum lucidum*. *Applied Vegetation Science*, 10: 211-218.

Tecco P.A., Gurvich D.E., Díaz S., Pérez-Harguindeguy N. y Cabido M. 2006. Positive interaction between invasive plants: the influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology*, 30: 293-300.

Theoharides K.A. y Dukes J.S. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*, 176: 256-273.

Tonin A.M., Hepp L.U., Restello R.M. Gonçalves Jr. J.F. 2014. Understanding of colonization and breakdown of leaves by invertebrates in a tropical stream is enhanced by using biomass as well as count data. *Hydrobiologia*, 740: 79-88.

Tong P., Hong Y., Xiao Y., Zhang M., Tu X. y Cui T. 2007. High production of laccase by a new basidiomycete, *Trametes* sp. *Biotechnology Letters*, 29: 295-301.

Trofymow J.A., Moore T.R., Titus B., Prescott C., et al. 2002. Rates of litter decomposition over 6 years in Canadian forests: influence of litter quality and climate. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(5): 789-804.

Tullgren A. 1918. Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terrestrische Tierfaunen. *Z. angew. Ent.* 4: 149-50.

Tuomela M., Oivanen P., y Hatakka A. 2002. Degradation of synthetic C-14-lignin by various white-rot fungi in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 34: 1613-1620.

Urbanová M., Šnajdr J. and Baldrian P. 2015 Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology and Biochemistry*, 84: 53-64.

Vaieretti M.V., Pérez Harguindeguy N., Gurvich D.E., Cingolani A.M. y Cabido M. 2005. Decomposition dynamics and physico-chemical leaf quality of abundant species in a montane woodland in central Argentina. *Plant and soil*, 278(1-2): 223-234.

van Hengstum T., Hooftman D.A., Oostermeijer J.G.B. y Tienderen, P.H. 2014. Impact of plant invasions on local arthropod communities: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 102(1): 4-11.

Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., et al. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14: 702-708.

Vilà M., Valladares F., Traveset A. Santamaria L. y Castro-Díez P. 2008. Invasiones biológicas, 215 pp., CSIC, Madrid, España.

Vilà M. y Weiner J. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, 105: 229-238.

Vivanco L. y Austin A.T. 2008. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, 96: 727-736.

Vitousek P.M. y Walker L.R. 1989. Biological Invasion by *Myrica Faya* in Hawáii: Plant Demography, Nitrogen Fixation, Ecosystem Effects. *Ecological Monographs*, 59: 247-65.

Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. y Melillo J.M. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277: 494-499.

von Arx G., Graf Pannatier E., Thimonier A. y Rebetez M. 2013. Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology*, 101: 1201-1213.

Vos V.C.A., van Ruijven J., Berg M.P., Peeters E.T.H.M, y Berendse F. 2011. Macro-detritivore identity drives leaf litter diversity effects. *Oikos*, 120: 1092-1098.

Voříšková J. y Baldrian P. 2013. Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *ISME*, 7: 477-486.

Wall D.H., Bardgett R.D. y Kelly E.F. 2010. Biodiversity in the dark. *Nature geosciences*, 3: 297-298.

Wall D.H., Bradford M.A., John M.G.S., Trofymow J.A., et al. 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology*, 14: 2661-2677.

Wall D.H. y Moore J. 1999. Interactions underground, soil biodiversity mutualism and ecosystems processes. *Bioscience*, 49: 108-117.

Wardle D.A., Bardgett R.D., Callaway R.M., Van der Putten W.H. 2011. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science*, 332: 1273-1277.

Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N., Setälä H., van der Putten W.H. y Wall D.H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304: 1629-1633.

Wardle D.A., Yeates G.W., Barker G.M. y Bonner K.I. 2006. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 38: 1052-1062.

Wolfe B.E. y Klironomos J.N. 2005. Breaking New Ground: Soil Communities and Exotic Plant Invasion. *BioScience*, 55 (6): 477-487.

Yang X. y Chen J. 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China, *Soil Biology and Biochemistry*, 41 910-918.

Zamora Nasca L.B., Montti L., Grau H.R. y Paolini L. 2014. Efectos de la invasión del ligustro, *Ligustrum lucidum*, en la dinámica hídrica de las Yungas del noroeste Argentino. *Bosque*, 35: 195-205.

Zavaleta E. 2000. The economic value of controlling an invasive shrub. *Ambio* 29: 462-7.

Zeballos S.R., Giorgis M.A., Cingolani A.M., Cabido M., et al. 2014. Do alien and native tree species from central Argentina differ in their water transport strategy? *Austral Ecology*, 39, 984-991.

Zhang D., Hui D., Luo Y. y Zhou G. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1(2): 85-93.

Zhou G., Guan L., Wei X. et al. 2008. Factors influencing leaf litter decomposition: an inter site decomposition experiment across China. *Plant and Soil*, 311(1-2): 61-72.

