

Efecto de la cobertura de la exótica invasora *Cotoneaster franchetii* sobre el microambiente edáfico y la descomposición comparado con la nativa *Polylepis australis* y comunidades de pajonales en las Sierras Grandes de Córdoba



I M B I V

Tesinista: Rimondino Agustín Daniel

Firma:.....

Directora: María Victoria Vaieretti

Firma:.....

Codirectora: Paula A. Tecco

Firma:.....

Cátedra de Biogeografía, FCEFyN - UNC e Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET-UNC)

2023

Tesina para optar por el título de Biólogo
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS FÍSICAS Y NATURALES

Efecto de la cobertura de la exótica invasora *Cotoneaster franchetii* sobre el microambiente edáfico y la descomposición comparado con la nativa *Polylepis australis* y comunidades de pajonales en las Sierras Grandes de Córdoba

Tesinista: Rimondino Agustín Daniel Firma:.....

Directora: María Victoria Vaieretti Firma:.....

Codirectora: Paula A. Tecco Firma:.....

Tribunal Examinador:

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Calificación:.....

Fecha:.....

ÍNDICE:

Agradecimientos	4
Resumen	5
Summary.....	6
1. Introducción	7
1.1. Objetivo general	11
1.2. Objetivos específicos.....	11
1.3. Hipótesis	11
2. Materiales y métodos	12
2.1. Área de estudio	12
2.2. Diseño experimental.....	13
2.3. Características microambientales	15
2.4. Experimentos de descomposición	15
2.5. Análisis de datos.....	18
3. Resultados.....	18
3.1. Características microambientales	18
3.2. Descomponibilidad (Calidad).....	21
3.3. Tasas de descomposición de la broza <i>in situ</i> (Microambiente + calidad)	21
4. Discusión	23
4.1. El microambiente y su efecto en la descomposición.....	23
4.2. La calidad de la broza del sistema y su importancia en la descomposición.....	24
4.3. El efecto en conjunto de la calidad y el microambiente	26
4.4. Consideraciones finales	27
5. Bibliografía	29
6. Anexo.....	35

Agradecimientos

Gracias a Vicky Vaieretti y a Pau Tecco, mis directoras, por haber confiado en mí para hacer este trabajo y dejarme ser partícipe, por su ayuda, su comprensión, su paciencia, su constante compañía durante todo este trayecto y por haberme enseñado tanto.

A todo el grupo del IMBIV y la cátedra de Biogeografía, por el espacio, la ayuda y recibirme con los brazos abiertos, haciéndome sentir parte desde un primer momento. Gracias a todas esas personas que se sumaron a los viajes de campo, y fueron una pieza elemental en cada uno de los muestreos.

A la administración del Parque Nacional Quebrada del Condorito, por permitirme trabajar allí, por la disposición y por los datos brindados que ayudaron a la elaboración de este trabajo.

A Mati, Lucas y al Conta, y a todo el grupo de HNDC, por sumarme hace años al equipo, más como una ayuda hacia mí que para ellos. Gracias por acompañarme durante todo este proceso, por la paciencia y permitirme compaginar siempre la carrera con el trabajo.

Gracias de corazón a todas esas personas que han estado en éste mi camino. A esos compañeros que se volvieron amigos y que fueron fundamentales en este proceso, Agos, Mariano, Pauli, Ani, Lucre, y a tantos más. Por su contención, por su ayuda, por sus alegrías, por su apoyo, y por hacer que este recorrido fuese tan lindo. Gracias a Flor, por estar, por su cariño, y su constante compañía en estos últimos años.

A toda mi familia. A Caty, mi ejemplo de vida y a quien le debo todo; a Mingo, que siempre me demostró apoyo. A mis hermanos, Juan, Clara, Anhy y Naty, por ser pilares tan importantes en mi vida, no podría haber pedido más de ellos, las palabras quedan cortas. Sin ellos no sería un cuarto de la persona que soy ahora, todo lo bueno que puedo tener se lo debo a ellos, mis logros son suyos, gracias por ser mis guías y por tanto amor.

Resumen

La descomposición es clave para el ciclado de nutrientes y la formación de la materia orgánica del suelo. Está mediada principalmente por tres factores: el ambiente, las características de la broza y los organismos descomponedores. La invasión por plantas exóticas, puede afectar directa o indirectamente estos factores influyendo en el proceso de descomposición. En este trabajo se evaluó si la presencia de *Cotoneaster franchetii* (exótica invasora) modifica la descomposición, en comparación con *Polylepis australis* (nativa con la cual coexiste), y con la comunidad de pajonales dominante en las Sierras Grandes de Córdoba, a través de su efecto sobre los dos primeros factores mencionados. Se seleccionaron individuos de ambas especies y parches de pajonal (8 unidades muestrales por tratamiento) donde se evaluó el ambiente: temperatura, pH y humedad del suelo, y se incubó un material estándar. Se determinó la calidad de la broza midiendo su descomponibilidad. Para ello, se incubó la mezcla natural de broza de cada tratamiento y el material foliar de ambas especies, en una cama de descomposición. Además, se incubó *in situ* (i.e., en cada tratamiento) la mezcla natural de broza, para determinar el efecto conjunto de calidad y microambiente. Las mediciones se realizaron durante cuatro meses, desde agosto a noviembre. La descomposición de los materiales incubados se cuantificó como el porcentaje de pérdida de peso seco. Los resultados obtenidos muestran algunas diferencias en las características ambientales entre los tratamientos pero no se reflejaron en la descomposición del material estándar. Tampoco se observaron diferencias en la descomponibilidad ni en la descomposición *in situ* de las mezclas naturales de broza. No obstante, se detectaron tendencias a una mayor descomposición bajo *P. australis*, como también a una mayor descomponibilidad foliar de esta especie. Estos resultados sugieren que, al menos en el período de incubación considerado, la presencia de esta leñosa exótica invasora no modifica el proceso de descomposición en comparación con la leñosa nativa y las comunidades de pajonales nativos características del ecosistema invadido.

Palabras Clave: broza, ciclado de nutrientes, descomponibilidad, ecosistemas de montaña, leñosas invasoras.

Summary

Decomposition is a fundamental process to nutrient cycling and the formation of soil organic matter. It is mainly controlled by three factors: the environment, the litter quality and the community of decomposers. Invasion by exotic plants can affect these factors either directly or indirectly, influencing the decomposition process. In this study, we evaluated whether the presence of *Cotoneaster franchetii* (an invasive alien species) modifies the decomposition, compared with *Polylepis australis* (native coexisting species), and with the dominant grassland community in the Sierras Grandes of Córdoba, through its effect on the first two factors mentioned. Individuals of both species and grassland patches (8 sample units per treatment) were selected and their environment was characterized in terms of: temperature, pH and soil moisture, and by the incubation of a standard substrate. The quality of each treatment's mixed litter was determined by measuring its decomposability. This was achieved by incubating the natural litter mixtures from each treatment and the leaf litter of both species in a decomposition bed. In addition, the natural litter mixtures were incubated *in situ* (i.e., in each treatment), to assess the combined effect of litter quality and microenvironment. Measurements spanned four months, from August to November. Decomposition of incubated materials was quantified as the percentage of dry weight loss. The results show some differences in the environmental characteristics among treatments but those differences were not reflected in the decomposition of the standard substrate. Neither were differences observed in the decomposability nor in the *in situ* decomposition of the natural litter mixtures. However, a trend of higher decomposition under *P. australis* and higher foliar decomposability of this species was detected. These findings suggest that, at least in the considered incubation period, the presence of this invasive woody alien species does not modify the decomposition process compared to the main native woody species and native grasslands communities that characterizes the invaded ecosystem.

Keywords: litter, nutrient cycling, decomposability, montane ecosystems, decomposability, woody invaders.

1. Introducción

La descomposición de la broza es un proceso determinante en el ciclado de los nutrientes y la formación de la materia orgánica del suelo en todos los ecosistemas terrestres (Meentemeyer, 1978; Swift et al. 1979; Chapin et al., 2002). Durante este proceso, los compuestos orgánicos que forman parte de los tejidos vegetales muertos se reducen a sus constituyentes químicos inorgánicos elementales, que son utilizados por las mismas plantas y los microorganismos para su crecimiento. Al mismo tiempo, una parte de estos compuestos inorgánicos se combina con otras sustancias tanto orgánicas como minerales y pasan a formar parte de la materia orgánica del suelo (Córdova et al., 2018). Las tasas de descomposición de la broza están controladas por tres factores principales: las condiciones ambientales, las características físicas y químicas de la misma broza y las características de los organismos del suelo, incluyendo tanto a la macro como a la microfauna (Meentemeyer, 1978; Aerts, 1997; Zhang et al., 2008). Por lo tanto, la alteración en cualquiera de estos factores controladores podría producir modificaciones sobre el proceso de descomposición. El presente trabajo se centrará en los dos primeros factores controladores.

En este sentido, generalmente las tasas de descomposición de la broza resultan más altas en ambientes más cálidos y con mayor humedad, ya que estas condiciones propician el aumento de la actividad de los organismos descomponedores, en comparación a ambientes más fríos y secos (Zhang et al., 2008). En cuanto a las características físicas y químicas de la broza (i.e., calidad de la broza), los patrones de descomposición no suelen ser muy claros. Sin embargo, existen tendencias generales de asociación entre ciertos atributos funcionales, sobre todo de las hojas verdes, y la descomposición de las mismas (Cornelissen & Thompson, 1997; Cornelissen et al.; 1999; Bradford et al., 2002; Lavorel et al., 2007). Los rasgos o atributos funcionales se refieren a características morfológicas, fisiológicas o fenológicas, medibles en un individuo y que influyen en su rendimiento o aptitud y que, a su vez, impactan en los procesos del ecosistema (Lavorel et al., 2007; Violle et al., 2007; Pérez Harguindeguy et al., 2013). Existe abundante evidencia que muestra que muchos de los atributos funcionales medidos en los tejidos vivos de las plantas persisten en la hojarasca, y por lo tanto tendrán un rol clave en su descomposición, y en el ciclado de nutrientes (Cornelissen & Thompson, 1997; Cornelissen et al., 1999; Bradford et al., 2002; Lavorel et al., 2007; Cornwell et al., 2008).

Asimismo, los atributos funcionales permiten clasificar a las plantas en dos estrategias diferentes con respecto al uso de los recursos, una estrategia conservadora, que

promueve la retención de los recursos por más tiempo, a costa de un crecimiento más lento, y una estrategia adquisitiva, con una rápida tasa de inversión de recursos y recuperación de nutrientes permitiendo rápidas tasas de crecimiento (Díaz et al. 2004; Lavorel et al., 2007). En reglas generales, para las especies que presenten una estrategia conservadora, la broza presentará una menor tasa de descomposición, y a su vez presentarán atributos tales como menor área foliar específica, mayor dureza foliar, alta densidad de leño, alta concentración de compuestos recalcitrantes como taninos y lignina, y bajas concentraciones de nitrógeno (N) foliar (i.e., mayor relación C/N) (Garnier et. al., 2004; Cornwell et al., 2008; Zhang et al., 2008; Freschet et al., 2012; Lambers et al., 2019). Para las especies que presenten una estrategia adquisitiva, la descomposición de su broza será mayor y se asociará a los atributos funcionales opuestos a los descritos anteriormente. Por lo tanto, es esperable que las estrategias funcionales de las plantas dominantes en un ecosistema condicionen la calidad de la broza acumulada y con ello el proceso de descomposición.

Por otra parte, las invasiones biológicas por especies exóticas pueden alterar el proceso de descomposición, al afectar tanto al ambiente como a la broza que se descompone (Standish et al., 2004; Cobb, 2010; Aragón et al., 2014; Furey et al., 2014). Por ejemplo, las especies vegetales invasoras pueden alterar significativamente la composición de especies de la comunidad vegetal y en consecuencia la composición y calidad de la broza resultante (Ayup et al., 2014; Furey et al., 2014; Franzese et al., 2020). Este cambio puede tener diferentes efectos en el ciclado de nutrientes dependiendo de cuán diferentes sean los atributos funcionales de las especies invasoras, comparados a los de la comunidad vegetal existente (Ehrenfeld, 2003). Por ejemplo, Yelenik et al. (2004) observaron en los Fynbos Sudafricanos, donde naturalmente los suelos son pobres en nutrientes, que la invasora *Acacia saligna*, debido al mayor contenido de N en su broza (atributo asociado a una estrategia adquisitiva) tuvo una mayor tasa de liberación de N y otros nutrientes al suelo en comparación con la vegetación nativa (dominada por especies con estrategia conservadora). A su vez, este cambio en la disponibilidad de nutrientes en el suelo promovió el asentamiento y dominancia de pastos y otras hierbas adquisitivas (i.e., invasiones secundarias). De esta manera, esta especie exótica puede modificar, por un lado, la composición de especies, y por otro lado, la dinámica de los nutrientes de las comunidades nativas.

Asimismo, la presencia de especies exóticas puede volverse determinante en la regulación de las condiciones microambientales (e.g., temperatura, humedad del suelo, pH del suelo, entre otras), sobre todo si éstas dominan la comunidad vegetal. Así, si las especies exóticas presentan diferente estructura, ya sea en su componente aéreo (e.g., tamaño de la

copa, apertura de la canopia) o en su raíces (e.g., estructura radical, profundidad de raíces, asociaciones simbióticas) podrían modificar tanto las condiciones microclimáticas como de estructura del suelo (Kourtev et al., 2002; Ehrenfeld, 2003; Ferreras et al., 2019). En este contexto, el diseño de estudios comparativos que aborden el efecto de la presencia de especies exóticas invasoras sobre el microambiente edáfico, la calidad de la broza y el proceso de descomposición en relación a las especies nativas dominantes del sistema, podría contribuir al conocimiento sobre el potencial impacto de una invasora en el ciclado de nutrientes de un ecosistema invadido.

Las Sierras Grandes de Córdoba experimentan una creciente expansión altitudinal de leñosas exóticas. Entre ellas, *Cotoneaster franchetii*, es una de las especies leñosas invasoras más frecuente y abundante en el cinturón superior de estas montañas, cuyo paisaje está dominado por diferentes comunidades de pajonales (Giorgis et al., 2011; 2021). En el extremo superior de su amplio rango altitudinal invadido, esta exótica coexiste con *Polylepis australis*, la leñosa nativa dominante por encima de los 1700 m s.n.m. (Giorgis et al., 2021; Tapella et al., 2021; Ferrero et al., 2021; 2023). Si bien esta especie exótica invasora ha sido estudiada en los últimos años, en la actualidad se desconoce el potencial impacto de la misma en los procesos vinculados a la descomposición.

En términos de microambiente, estudios previos en el área, han observado similitudes tanto en la humedad del suelo como en la temperatura media del aire bajo las copas de *C. franchetii* y *P. australis*. No obstante, se registró una mayor temperatura durante la estación invernal bajo la nativa, y un dosel más cerrado y sombreado bajo la exótica (Tapella et al., 2021). Por su parte, la ausencia de un dosel leñoso en las comunidades de pajonales dominantes del sistema, se traduce en una mayor exposición a luz y radiación solar, que se ve reflejada en una mayor temperatura y amplitud térmica en comparación al ambiente bajo las especies leñosas (Reiners et al., 1994; Tapella et al. 2021). Con respecto a la humedad del suelo, registros mensuales realizados en los pajonales y bajo las copas de ambas leñosas, muestran un patrón de humedad significativamente mayor en pajonales, intermedio bajo *P. australis* y menor bajo *C. franchetii* (registros de noviembre 2021 - julio 2022 sin publicar, Proyecto DRC 389).

A su vez, investigaciones recientes sugieren que esta especie invasora presenta atributos funcionales que se relacionan a una estrategia ecológica conservadora en comparación con *P. australis*. Se ha comprobado que, *C. franchetii* tiene hojas más pequeñas, con menor área foliar específica, una menor relación área foliar: área de conducción y mayor densidad de leño (Ferrero et al., 2022), que podrían traducirse en una

tasa de descomponibilidad más baja comparada con *P. australis*. Por su parte, atributos funcionales característicos de las especies herbáceas que son parte de la comunidad de pajonales, sugieren que éstas tendrían una estrategia adquisitiva respecto a ambas leñosas (Lambers & Oliveira, 2019). En estudios previos se han medido las características de la hojarasca de las especies más abundantes de las comunidades de pajonales (Poca et al., 2014; Vaieretti et al., 2021), y se ha observado que ciertas especies de herbáceas presentes en estas comunidades poseen atributos funcionales que se traducen en una mayor descomponibilidad que *P. australis*. Sin embargo, también existen especies, dominantes de esta comunidad, como *Deyeuxia hieronymi* y *Festuca hieronymi*, que poseen una dureza foliar mucho mayor y una menor descomponibilidad que *P. australis*. Por otro lado, a diferencia de lo que ocurre en los pajonales, ambas leñosas aportan leño a la broza, que debido a su mayor dureza disminuye la descomponibilidad total de la broza natural de estas especies. Por ejemplo, Pérez Harguindeguy et al. (2022), han analizado diferencias en la descomponibilidad de mezclas naturales de broza en distintos ecosistemas con presencia y ausencia de cobertura leñosa. Para el caso de las comunidades presentes en las Sierras Grandes se registró que la broza en las comunidades de bosques de *P. australis* tuvo mayor contenido de lignina, menor contenido de celulosa y hemicelulosa, y una menor descomponibilidad como así también una mayor descomposición *in situ*, comparado con la broza de las comunidades de herbáceas. Esto se debería a la presencia del componente leñoso en la broza de los bosques.

Finalmente, las especies establecidas bajo el dosel de las dos leñosas y en las comunidades de pajonales naturales influyen en el aporte de broza y en la liberación de nutrientes al suelo. De esta manera, las diferencias que pudieran existir en la proporción de distintas especies en la broza que se descompone debajo de las copas de cada especie y en la matriz herbácea del pajonal, podrían influir en la calidad de la mezcla natural de broza acumulada en cada condición y en consecuencia en su tasa de descomposición (Hoorens et al., 2003; Hättenschwiler et al., 2005; Pérez Harguindeguy et al., 2008; Furey et al., 2014).

En este contexto, se propuso realizar una aproximación experimental que permita evaluar las diferencias en el proceso de descomposición debidas a las condiciones ambientales y a la calidad de la broza, como así también a la interacción de ambos factores, en presencia de la exótica invasora *C. franchetii*, de la nativa *P. australis* y en las comunidades de pajonales nativos que dominan la región.

1.1. Objetivo general

Evaluar si la presencia de *C. franchetii* modifica el ciclado de nutrientes, medido a través de la descomposición de la broza, en comparación con *Polylepis australis* y con comunidades de pajonales en las Sierras Grandes de Córdoba.

1.2. Objetivos específicos

✓ Caracterizar y comparar el microambiente existente bajo individuos de *C. franchetii*, *P. australis* y en la comunidad de pajonales de las sierras de Córdoba, a través de la incubación de un material común en las tres condiciones y registros de temperatura y humedad del suelo.

✓ Comparar la descomponibilidad de las mezclas naturales de broza (como una medida de la calidad de las mismas) presentes bajo el dosel de *C. franchetii* y *P. australis* y en los pajonales, y la descomponibilidad foliar de las especies leñosas seleccionadas.

✓ Comparar las tasas de descomposición de las mezclas naturales de broza recolectadas e incubadas respectivamente bajo individuos de *C. franchetii*, *P. australis*, y en los pajonales dominados por gramíneas nativas (como una medida del efecto conjunto de la calidad y el microambiente) (de ahora en adelante denominada descomposición *in situ*).

✓ Evaluar el efecto relativo de los dos factores controladores (calidad y microambiente) sobre las tasas de descomposición de las mezclas naturales de broza.

1.3. Hipótesis

Debido a la similitud reportada en la humedad del suelo y temperatura ambiente media bajo las copas de ambas especies leñosas (Tapella et al., 2021) y las diferencias reportadas en cuanto a sus atributos funcionales (estrategia más conservadora de la exótica) (Ferrero et al., 2022), se postula que *C. franchetii* retarda el ciclado de nutrientes con respecto a la leñosa dominante del sistema y que este efecto está mediado, principalmente, por la calidad de su broza. Por su parte, en los pajonales, debido a la mayor exposición a la radiación solar y, por consiguiente, mayores temperaturas, mayor humedad en el suelo, en adición a la ausencia de leño en su broza, se postula mayor tasa de descomposición, en comparación con ambas especies leñosas que serían el resultado tanto de las diferencias en el microambiente como de la calidad de la broza.

En este contexto, se predice que:

✓ Las condiciones microambientales debajo de ambas especies leñosas sean similares, pero que la temperatura del suelo, la amplitud térmica y la humedad sea mayor en los pajonales.

✓ La descomposición del material común incubado bajo las tres condiciones no presente diferencias entre las especies leñosas, pero sea mayor en los pajonales.

✓ La descomponibilidad tanto de la broza natural presente bajo el dosel de *C. franchetii*, como del material foliar de esta especie, sean menores en comparación con la de *P. australis*, y a su vez, que la descomponibilidad de las mezclas naturales de los pajonales sea mayor respecto a la de la broza natural presente bajo ambas especies leñosas.

✓ La descomposición de la broza natural in situ sea mayor en los pajonales, menor debajo de *C. franchetii* e intermedia en *P. australis*.

2. Materiales y métodos

2.1. Área de estudio

El área de estudio se sitúa dentro del Parque Nacional Quebrada del Condorito, ubicado en la parte alta de las Sierras Grandes de Córdoba (a una altitud promedio de 2000 m s.n.m.). Siguiendo la clasificación de Köppen-Geiger, el clima de la región es Templado/Mesotérmico, con inviernos secos (Beck et al., 2018). Las temperaturas medias de los meses más fríos y cálidos son 5,04 °C y 15,5 °C, respectivamente, siendo frecuentes las heladas desde mayo a septiembre (Estación Meteorológica Achala; 1850 m s.n.m.). La precipitación media anual es de 900 mm y se concentra principalmente en la estación cálida, entre octubre y abril (Colladon et al., 2010). La vegetación se presenta como un mosaico heterogéneo de pajonales altos dominados por gramíneas en penacho, céspedes de pastoreo dominados por herbáceas dicotiledóneas y graminoides, y bosques dominados por *P. australis* y en menor medida por *Maytenus boaria* (Cingolani et al., 2004; 2008).

Específicamente, el trabajo se realizó en un área del Parque Nacional, de aproximadamente 15 hectáreas, entre los 1822 y los 1935 m s.n.m. (31°38'07.69" S, 64°41'48.88" O) (Figura 1). Topográficamente corresponde a la cima, laderas medias y altas de unas quebradas abiertas con varios individuos adultos de *P. australis* y de *C. franchetii* distribuidos en forma aislada y en pequeños grupos dentro de una matriz de pastizal.

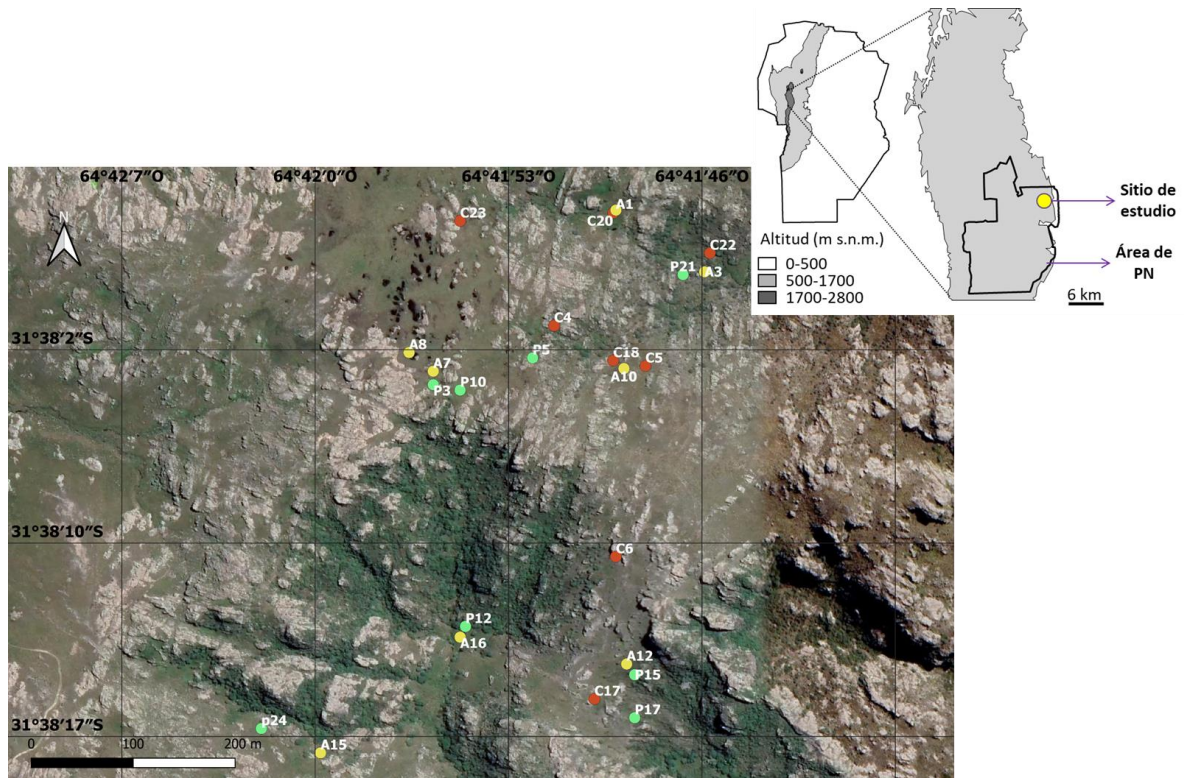


Figura 1: Ubicación geográfica del área de estudio y de las 24 unidades muestrales (UM) consideradas en este trabajo. Puntos amarillos corresponden a UM de “Pajonales”, rojos a “Cotoneaster” y verde a “Polylepis”.

2.2. Diseño experimental

Se seleccionó un subconjunto de unidades muestrales (UM) que forman parte del Proyecto marco de esta Tesina (Proyecto DRC 389, Administración Parques Nacionales). Las UM se corresponden a individuos de *C. franchetii*, individuos de *P. australis* y pequeños parches (16 m²) de pajonales altos dominados principalmente por *Festuca dissitiflora* y *Deyeuxia hieronymi*, considerados como los tres tratamientos en este estudio y denominados de aquí en adelante como: “Cotoneaster”, “Polylepis” y “Pajonales”. De cada tratamiento se seleccionaron 8 UM, haciendo un total de 24 UM, distribuidas considerando la variabilidad topográfica del área de estudio, con pendientes que oscilan desde 2° a 40° de inclinación y expuestos a una insolación media de $146,19^\circ \pm 4,25^\circ$.

La altura media (\pm error estándar) de la vegetación en las UM de los pajonales es de $65,26 \pm 8,17$ cm, la profundidad de la broza es de $7,54 \pm 1,05$. Por su parte, las UM de Cotoneaster seleccionadas comprenden individuos con una altura media de $2,58 \pm 0,14$ m y con una superficie media de la copa de $13,96 \pm 1,75$ m² (i.e., estimada como $\pi \times r^2$, en donde el radio proviene de dos medidas perpendiculares del diámetro por planta), la altura media de la vegetación bajo sus copas es de $32,19 \pm 4,33$ cm, y la profundidad de la broza registrada

bajo su dosel es de $6,56 \pm 0,47$ cm. Por último, las UM de *Polylepis* comprenden individuos con una altura media de $2,56 \pm 0,21$ m, una superficie media de copa de $13,59 \pm 3,19$ m², una altura de la vegetación bajo las mismas de $34,31 \pm 2,94$ cm, y una profundidad de la broza de $5,85 \pm 0,33$ cm.

La caracterización de las UM en cuanto a la cobertura del suelo, a través de la medición de porcentajes de cobertura de roca, suelo desnudo, cobertura y altura de la broza, altura media de la vegetación, y porcentajes de cobertura de diferentes formas de vida: pajas, gramíneas pequeñas, hierbas, musgos, subarbustos, helechos; y su posterior clasificación utilizando un análisis multivariado, muestra una superposición en la distribución de la mayoría de las UM de los tres tratamientos a lo largo del principal eje de variación (caracterizado por la cobertura de roca y musgos). Mientras que las UM de los pajonales tienden a diferenciarse de las UM de ambas leñosas sobre el segundo eje, caracterizadas por una mayor cobertura de pajas y hierbas, mayor altura media de la vegetación herbácea y menor cobertura de broza (Figura 2).

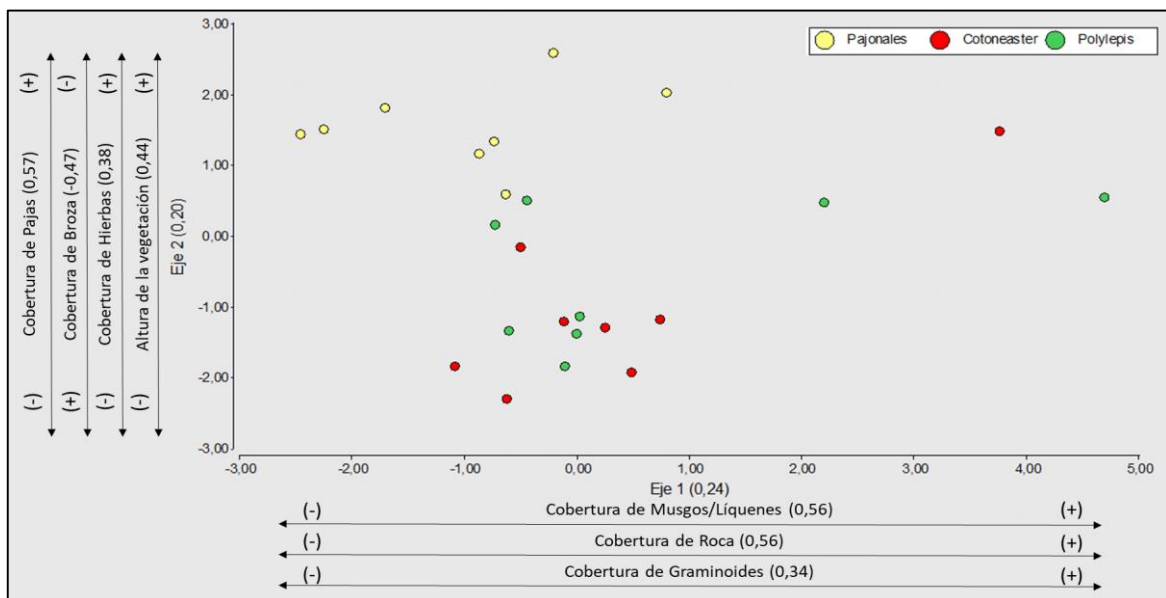


Figura 2: Análisis de ordenación PCA de las 24 unidades muestrales (UM) en función de la cobertura de suelo. Cada punto corresponde a una UM. Para cada eje se muestra entre paréntesis el porcentaje (%) de variación explicada. Las variables que mejor explican la ordenación figuran junto a cada eje y se detalla entre paréntesis su contribución al mismo (autovectores). No se incluye la cobertura de las especies leñosas en estudio.

2.3. Características microambientales

Para poder caracterizar el microambiente de cada uno de los tratamientos se midieron variables microclimáticas y el pH del suelo. Se midió la temperatura del suelo (°C) utilizando sensores iButton Viewer32 a una profundidad del suelo de 5 cm, que registraron la temperatura en intervalos de 3 horas, durante todo el período de incubación. Se midió también mensualmente en cada UM, la humedad (%) de los primeros 5 cm del suelo con un medidor de humedad del suelo-TDR (Time Domain Reflectometry). Por otro lado, en cada UM, en el mes previo a la cosecha del material, se recolectó una muestra compuesta del suelo (5 submuestras), en las cuales se midió el pH del suelo utilizando un pHmetro (Arcaño PHS-E3), utilizando una relación 1:2,5 con agua destilada (Thomas, 1996). De esas mismas muestras, y en una segunda recolección a comienzos de noviembre, se midió la humedad gravimétrica (%) para cada uno de los tratamientos, tras 48 hs de secado a 105 °C, para obtener un valor promedio de contenido de agua en cada sitio. Asimismo, el microambiente de cada tratamiento fue caracterizado a través de la incubación de un material estándar incubado en cada UM (ver punto 2.4.a).

2.3. Experimentos de descomposición

Para diferenciar la influencia del microambiente, la calidad de la broza (a través de su descomponibilidad) y la interacción de ambos factores en los patrones de descomposición se realizaron las siguientes incubaciones (Figura 3): (a) Incubación de un material estándar en cada UM, (b) Incubación de la mezcla natural de broza recolectada en cada tratamiento e incubada en una cama de descomposición (i.e., descomponibilidad), e (c) Incubación de la mezcla natural de broza recolectada en cada tratamiento e incubada en cada UM respectivamente (descomposición *in situ*). Para ello, se utilizó la técnica de las bolsas de broza empleando un material de nylon de malla de 0,3 mm (litter-bags technique, Cornelissen, 1996; Pérez Harguindeguy et al., 2013).

a) Para caracterizar el patrón de descomposición mediado por las condiciones microambientales (microclima + características del suelo) se utilizó un material estándar que fue incubado en cada UM. Como material estándar se seleccionó la hojarasca de *Muhlenbergia peruviana*, una gramínea nativa anual muy abundante en la región y que ha sido utilizada en estudios previos para tal fin (Vaieretti et al., 2010; 2013; 2018). Se prepararon un total de 72 bolsas conteniendo aproximadamente 1g de broza de *M. peruviana* (3 tratamientos x 8 UM x 3 subréplicas por UM). Se removió la capa superficial de la broza acumulada en cada UM, las bolsas se colocaron sobre la superficie del suelo, sostenidas por

estacas y se las cubrió con la capa de la broza removida. De esta manera, se disminuyeron las probabilidades de pérdida y daño de las mismas ocasionado por pequeños animales.

b) Para caracterizar la calidad de la mezcla natural de broza presente en cada tratamiento se midió la descomponibilidad de la misma. Para ello, se recolectó la mezcla natural de broza presente debajo de la copa de las especies leñosas y en los parches de pajonal. Se prepararon 3 bolsas con aproximadamente 1 - 1,5g de cada mezcla de broza (total = 9 bolsitas) las cuales se incubaron en una cama de descomposición construida en un área cercana a las UM seleccionadas. Para el armado de la cama, se determinó un área de 6 m² en la cual se removió toda la vegetación y broza acumulada dejando el suelo desnudo. Allí se depositaron aleatoriamente las bolsas y se las cubrió con la broza y vegetación removida para homogeneizar las condiciones ambientales y evitar el daño o la pérdida de las mismas por aves y pequeños mamíferos. La descomponibilidad medida de esta manera, bajo las mismas condiciones ambientales, es un indicador integral de las características estructurales y químicas del material incubado como sustrato para los microorganismos (Pérez Harguindeguy et al., 2013). Adicionalmente, se prepararon 3 bolsas con aprox. 1,5 g de hojarasca foliar de las dos especies leñosas (total = 6 bolsitas) para determinar la calidad foliar o descomponibilidad foliar de las mismas. Dichas bolsas también se incubaron en la misma cama de descomposición, conjuntamente con las bolsitas que contenían las mezclas naturales de broza.

c) Para caracterizar el efecto conjunto de la calidad de la broza y el microambiente se incubó la mezcla natural de broza recolectada en cada tratamiento en las UM de su correspondiente tratamiento. Para ello, se utilizó parte de las mismas mezclas de broza colectadas para determinar la descomponibilidad (ver arriba, punto b). Se prepararon 3 bolsas con 1 - 1,5g de mezcla de broza de cada tratamiento, haciendo un total de 72 bolsas (3 tratamientos x 8 UM x 3 subréplicas por UM). Las bolsas se incubaron de la misma manera y conjuntamente con las bolsas del material estándar (ver arriba, punto a).

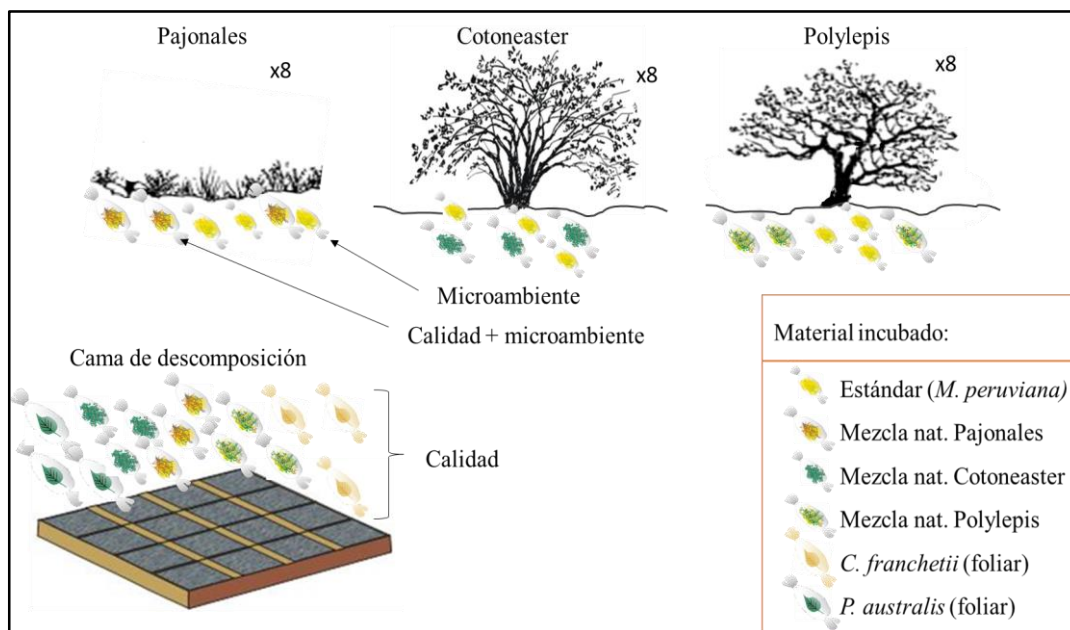


Figura 3: Esquema de los experimentos de descomposición realizados en este estudio. En todos los casos las bolsas se incubaron sobre la superficie del suelo cubiertas con la capa de la broza circundante.

Todas las bolsas se incubaron durante un período de cuatro meses, los cuales abarcan desde la salida de la estación invernal, hasta las primeras lluvias de la estación estival. La incubación comenzó el 27/07/2022, y se cosechó el 29/11/2022. El período seleccionado corresponde al momento posterior a la caída de broza en condiciones naturales, por otro lado, se considera que en cuatro meses se puede detectar la pérdida de peso correspondiente a las fases iniciales de la descomposición (Pérez Harguindeguy et al., 2008; Vaieretti et al., 2005; 2013, Cuchiatti et al., 2017).

Por otra parte, para cada material incubado (material estándar, mezcla natural de broza, hojas de *C. franchetii* y *P. australis*) se tomaron submuestras que fueron secadas en estufa a 60 °C, hasta peso constante, y pesadas nuevamente para determinar el porcentaje de agua de cada uno de los mismos al momento del inicio del experimento (i.e., peso seco inicial). Luego de los cuatro meses de incubación, las bolsas fueron recolectadas y llevadas al laboratorio donde se mantuvieron a -14 °C hasta su procesamiento. Una vez descongeladas, las muestras aún en las bolsas cerradas, se limpiaron con agua para remover partículas de suelo o cualquier material extraño que estuviese adherido. Luego las muestras fueron secadas en estufa a 60 °C hasta peso constante (i.e., peso seco final). La descomposición se determinó como el porcentaje de pérdida de peso seco a través de la siguiente fórmula:

$$\text{Descomposición foliar (\%PPS)} = [(1 - (\text{peso seco final} / \text{peso seco inicial})) \times 100]$$

En conjunto con la incubación de estas muestras, se colocaron tanto en la cama de descomposición como en las UM un mayor número de réplicas de los mismos materiales. Dichas muestras serán recolectadas en 3 fechas posteriores, con el objetivo de cubrir un período de incubación de un año completo. De manera que, los resultados que se obtengan en este trabajo serán profundizados y reforzados en un futuro.

2.5. Análisis de datos

Se realizaron análisis de la varianza (ANOVAs) para evaluar diferencias en la descomposición del material estándar, de la mezcla natural de broza incubada en cada tratamiento y de la descomponibilidad entre los tratamientos (Cotoneaster, Polylepis y Pajonales). Cuando las diferencias resultaron significativas ($P < 0,05$) se realizaron comparaciones a posteriori utilizando test de Tukey. Para evaluar diferencias en la tasa de descomposición foliar de las leñosas *C. franchetii* y *P. australis* se utilizó un análisis test-T. Asimismo, se evaluaron las diferencias en los factores ambientales medidos (temperatura, humedad y pH del suelo) entre tratamientos utilizando ANOVAs y test a posteriori de Tukey. Para todas las variables ambientales se utilizaron los promedios obtenidos considerando todo el período de incubación (cuatro meses). Además, para la temperatura se calculó la temperatura promedio, máximas y mínimas de dos períodos dentro del tiempo total de duración del experimento, identificados como período frío (desde agosto a septiembre) y cálido (desde octubre a noviembre), para los cuales también se evaluaron las diferencias entre tratamientos usando el mismo procedimiento descrito anteriormente.

Se realizó un análisis de correlación de Pearson para evaluar las relaciones entre las variables microambientales medidas y la descomposición de los materiales estándar y de la mezcla natural de broza incubada en cada tratamiento. Para evaluar el efecto relativo de la calidad sobre las tasas de descomposición de las mezclas naturales de broza, se realizó para cada tipo de material recolectado (Pajonal, Cotoneaster y Polylepis) un ANOVA comparando la descomposición de las mezclas naturales incubadas en cada tratamiento, con respecto a las incubadas en la cama de descomposición. Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico InfoStat v. 2015 (Di Rienzo et al. 2020).

3. Resultados

3.1. Características microambientales

Durante el período completo de incubación se registró una temperatura media cercana a los 8°C en todas las UM, sin diferencias significativas entre los tratamientos.

Tampoco se diferenciaron las temperaturas mínimas y máximas. Al analizar separadamente los períodos frío (agosto y septiembre) y cálido (octubre y noviembre), se observó el mismo patrón para el período frío. Sin embargo, para el período cálido, la temperatura máxima fue significativamente mayor ($F=4,07$; $P=0,04$) en Pajonales y menor en Cotoneaster, con valores intermedios en Polylepis que no se diferenciaron significativamente de los otros dos tratamientos. Este patrón también se observó para la amplitud térmica ($F=3,65$; $P=0,05$) (Tabla 1).

Variables de Temperatura (°C)		Tratamiento		
		Pajonales	Cotoneaster	Polylepis
Periodo total (agosto-noviembre)	Media	7,89±0,38	8,13±0,44	7,94±0,34
	Mínima	6,25±0,33	6,85±0,4	6,41±0,4
	Máxima	10,28±0,55	9,83±0,66	9,94±0,52
	Amplitud	4,03±0,48	2,98±0,53	3,52±0,58
Periodo frío (agosto-septiembre)	Media	5,41±0,41	6,46±0,47	6,22±0,42
	Mínima	4,14±0,33	5,25±0,4	4,78±0,46
	Máxima	7,29±0,61	8,26±0,75	8,32±0,59
	Amplitud	3,15±0,47	3,01±0,62	3,54±0,59
Periodo cálido (octubre-noviembre)	Media	10,62±0,38	9,97±0,43	9,83±0,27
	Mínima	8,57±0,34	8,61±0,41	8,22±0,34
	Máxima	13,58±0,59 A	11,56±0,58 B	11,72±0,48 AB
	Amplitud	5,01±0,58 A	2,96±0,45 B	3,51±0,58 AB

Tabla 1: Valores de temperatura registrados en el suelo durante el período de incubación (media \pm E.E.). Se señala en negrita las variables que difirieron significativamente entre los tratamientos.

Letras diferentes indican diferencias significativas de medias entre tratamientos ($P < 0,05$).

La humedad media del suelo registrada mensualmente con TDR durante el periodo completo de incubación fue significativamente mayor en Pajonales comparado con Cotoneaster, mientras que Polylepis mostró valores intermedios que no se diferenciaron de ninguno de los dos tratamientos ($F=4,41$; $P=0,03$; Figura 4a). Este patrón fue consistente tanto en septiembre como en octubre, mientras que en agosto la humedad del pajonal fue significativamente mayor a ambas leñosas y en el último mes no se registraron diferencias entre los tres tratamientos (Figura A1, Anexo). Sin embargo, la humedad gravimétrica media registrada fue significativamente mayor en Polylepis ($F=3,35$; $P=0,05$) respecto Cotoneaster, y con valores intermedios en los Pajonales que no se diferenció de ninguno de los dos (Figura 4b). Los valores de pH registrados en los suelos (media \pm E.E.) no fueron significativamente diferentes entre los tratamientos, siendo $5,70 \pm 0,10$ en Pajonales, $5,53 \pm 0,04$ en Cotoneaster y $5,55 \pm 0,03$ en Polylepis.

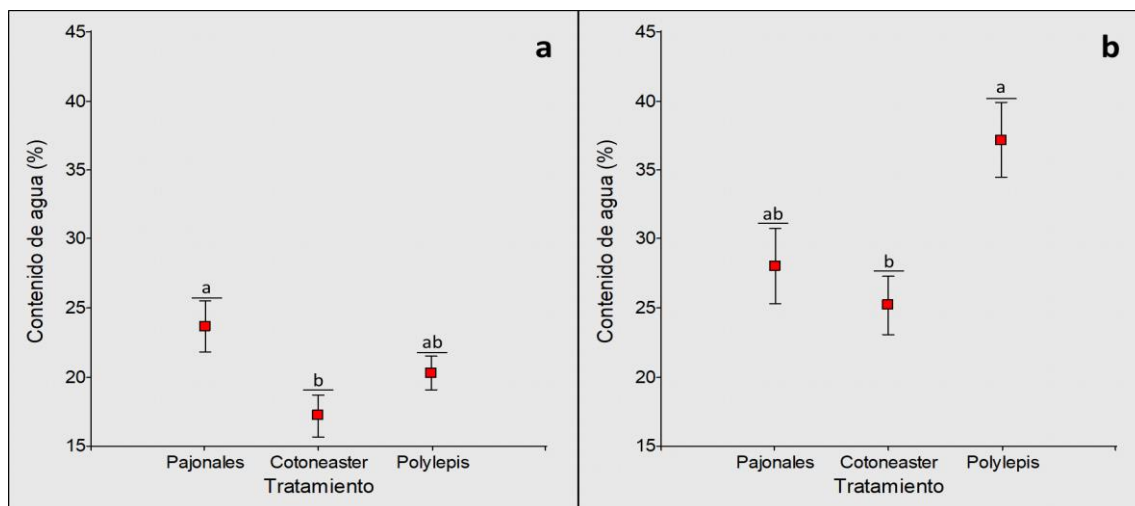


Figura 4: a. Contenido de agua (%) medio registrado por un TDR mensualmente durante todo el período de incubación (agosto-noviembre). b. Contenido de agua (%) medio, registrado por el método gravimétrico considerando las mediciones realizadas a finales de octubre y principios de noviembre. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,05$).

Por otra parte, si bien hubo una tendencia a una mayor descomposición del material estándar bajo el dosel de *P. australis*, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos luego de los cuatro meses de incubación (Figura 5).

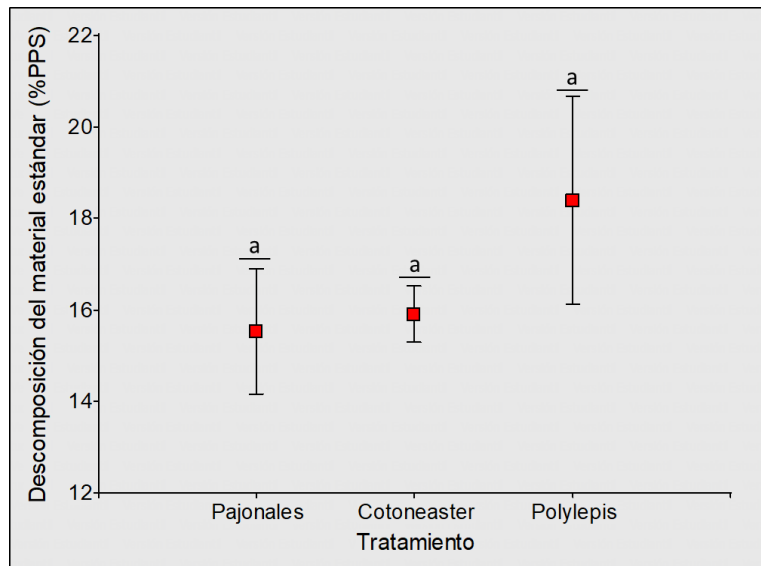


Figura 5: Tasa de descomposición del material estándar incubado durante cuatro meses en las UM.

Letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P > 0,05$). %PPS = porcentaje de pérdida de peso seco.

Ninguna de las variables microambientales medidas se correlacionó significativamente con la descomposición del material estándar ($P > 0,05$ en todos los casos, Tabla A1, Anexo). No obstante, se observaron algunas tendencias de relaciones negativas

entre la descomposición del material estándar y el rango de temperatura media durante el período completo de incubación ($r=-0,34$; $p=0,12$), como así también con la temperatura máxima y el rango de temperatura durante el período cálido ($r=-0,34$; $p=0,12$ y $r=-0,37$; $p=0,09$ respectivamente) (Figura A2, Anexo).

3.2. Descomponibilidad (Calidad)

La descomponibilidad de la mezcla natural de broza de los tres tratamientos considerados no mostró diferencias significativas. El porcentaje de pérdida de peso seco registrado fue de aproximadamente el 10% para todos los tratamientos (Figura 6a). En lo que respecta a la descomponibilidad de la hojarasca de las especies de leñosas consideradas (nativa y exótica), las diferencias tampoco fueron significativas. Sin embargo, se observó una tendencia a que la descomponibilidad de *Polylepis australis* fuese mayor que la de *Cotoneaster franchetii* (Figura 6b).

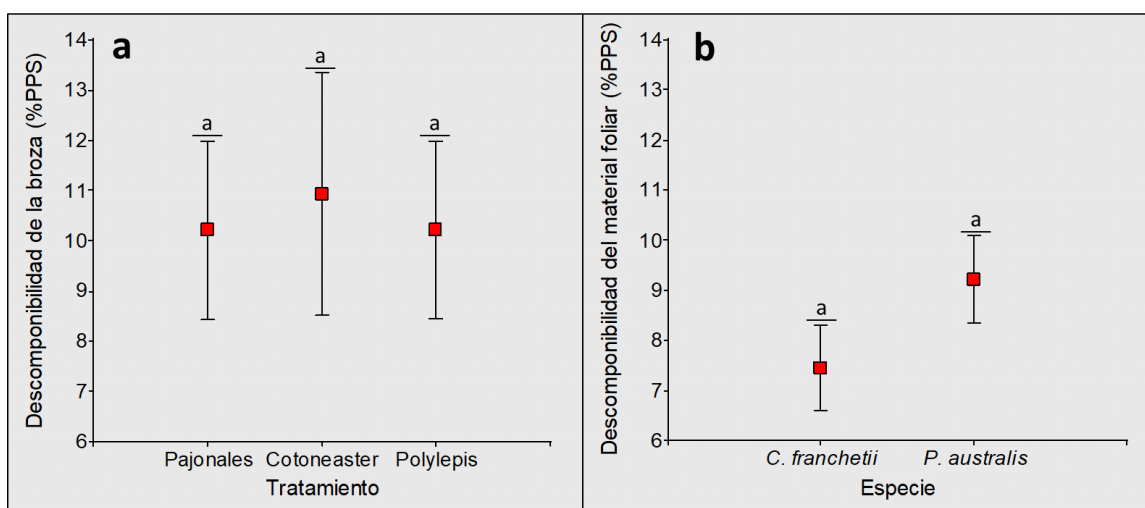


Figura 6: a. Tasa de descomposición de la broza natural y b. Tasa de descomposición del material foliar de ambas especies leñosas, incubadas en una cama de descomposición. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P>0,05$). %PPS = porcentaje de pérdida de peso seco.

3.3 Tasas de descomposición de la broza in situ (Microambiente + calidad)

No se observaron diferencias significativas en la descomposición de la broza natural incubada en las UM de cada tratamiento ($P > 0,05$). El porcentaje de pérdida de peso seco (%PPS) fue cercano al 13% en todos los tratamientos, observándose una tendencia a una menor descomposición en los Pajonales (Figura 7).

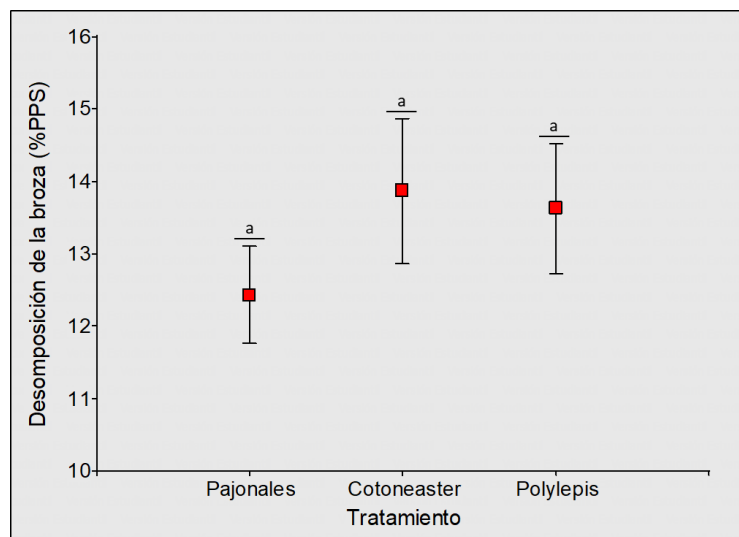


Figura 7: Tasa de descomposición de las mezclas naturales de broza recolectadas en cada tratamiento, incubadas *in situ* en las UM. Las letras iguales indican que no hay diferencias significativas ($P > 0,05$). %PPS = porcentaje de pérdida de peso seco.

Asimismo, no se detectaron correlaciones significativas entre las tasas de descomposición de la mezcla de broza incubada en cada tratamiento, con la tasa de descomposición del material estándar ($P > 0,05$), ni con ninguna de las variables microambientales medidas ($P > 0,05$; Tabla A1, Anexo). No obstante, hubo una tendencia, no significativa, a que las tasas de descomposición de las mezclas de broza natural, fuesen mayores cuando fueron incubadas *in situ* en comparación con aquellas incubadas en la cama, para todos los tratamientos (Figura 8).

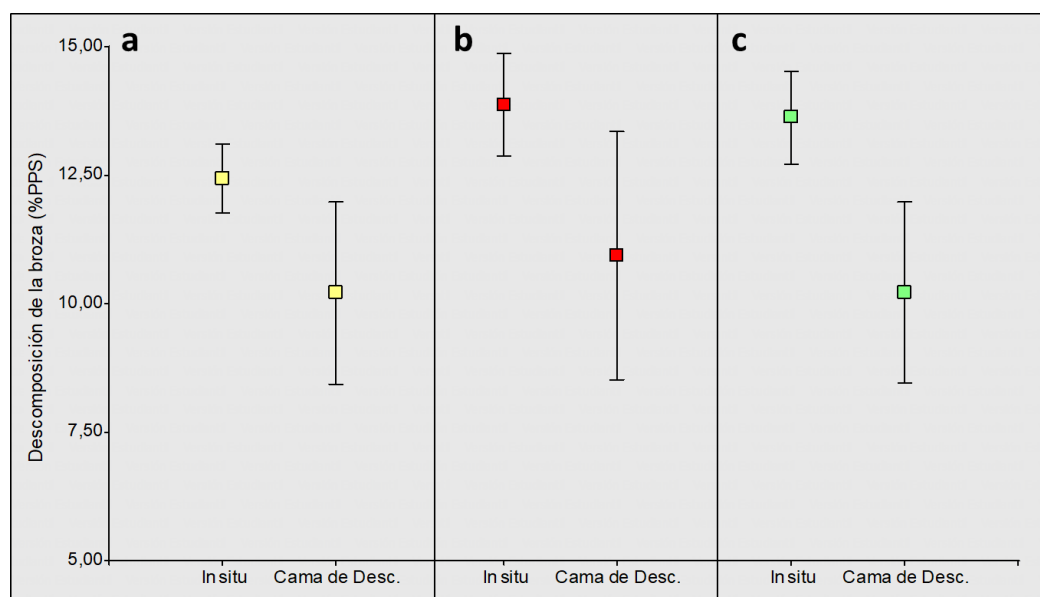


Figura 8: Tasa de descomposición de las mezclas naturales de broza incubadas *in situ* y en una cama de descomposición. Mezclas de a. “Pajonales”. b. “Cotoneaster”. c. “Polylepis”. %PPS = porcentaje de pérdida de peso seco.

4. Discusión

En este trabajo no se encontraron evidencias que sugieran que *C. franchetii* modifique el ciclado de nutrientes, en comparación con *P. australis* o con comunidades de pajonales de las Sierras Grandes de Córdoba. Al menos en el período estudiado, no se observó un patrón diferencial de descomposición de las brozas naturales incubadas bajo estas tres condiciones. Aun así, se detectó una tendencia que muestra una mayor descomposición del material estándar bajo el dosel de *P. australis*, respecto a las otras dos situaciones, lo cual podría indicar mejores condiciones microambientales para la descomposición bajo la especie leñosa nativa.

4.1. El microambiente y su efecto en la descomposición

Estudios recientes han resaltado el rol de las condiciones microambientales, principalmente aquellas relacionadas al microclima, en la regulación de las tasas de descomposición a nivel local en diferentes ecosistemas (Petraglia et al., 2019; De Frenne et al., 2021). Tanto la temperatura como la humedad del suelo dependen de la cobertura y estructura de la vegetación presente. Este aspecto es particularmente importante en el estudio de las invasiones biológicas, sobre todo si la especie invasora es muy distinta en sus características morfológicas a las especies presentes en el ecosistema invadido, y si modifica la cobertura o la dinámica de la comunidad vegetal presente. En el sistema de estudio, trabajos previos mostraron que debajo del dosel de la leñosa invasora *C. franchetii* las condiciones microclimáticas son similares a la leñosa nativa *P. australis*, sin embargo se diferencia de la matriz de pajonales, presentando éstos últimos condiciones más cálidas y más húmedas (Tapella et al., 2018, 2021).

En línea con estos antecedentes y con la primera predicción, los resultados del presente estudio sugieren un patrón similar de mayor temperatura, mayor amplitud térmica y humedad del suelo (medida con TDR) en los pajonales en comparación al microambiente bajo el dosel de ambas especies leñosas. Posiblemente esto esté relacionado a la mayor exposición a la radiación solar y a una cobertura de la vegetación más abierta en los pajonales. Vale destacar, que al caracterizar la humedad del suelo en términos de humedad gravimétrica, las dos leñosas sí se diferenciaron, siendo la invasora quien genera menor humedad bajo su dosel con respecto a la nativa. Esta diferencia entre ambas especies no había sido previamente observada en el sistema (Tapella, 2018) pero tampoco había sido medida con esta técnica. En este sentido, el contenido de agua evaluada por el método

gravimétrico, incluye la porción de agua presente en la capa superficial de broza que se encuentra en estadíos avanzados de descomposición y su influencia en el proceso de descomposición puede ser más fuerte que la humedad contenida en el suelo mineral propiamente dicho (medido con TDR). En función de esto, y contrario a lo predicho originalmente, podría esperarse que la mayor humedad de *Polylepis* con respecto a *Cotoneaster* se refleje en una mayor descomposición de su material estándar. Si bien sí se observó esta tendencia de mayor descomposición del estándar bajo la leñosa nativa, no llegó a ser significativa. Las incubaciones en curso que abarcarán un período de descomposición más prolongado permitirán poner a prueba esta predicción alternativa.

Con respecto a los pajonales, y contrariamente a lo predicho, las condiciones de mayor temperatura, amplitud térmica y humedad no se tradujeron en una mayor descomposición del material estándar en estos sitios con respecto a las leñosas, sino que la tendencia indicó lo contrario. Si bien la humedad registrada fue alta con ambos métodos, también lo fue la temperatura máxima y la amplitud térmica. Aunque las temperaturas elevadas generalmente favorecen la descomposición de la broza (Petraglia et al., 2019), podría interpretarse que la mayor exposición a la radiación solar que reciben estas comunidades de pajonales en comparación con el dosel de ambas leñosas está secando diariamente la broza en este sitio y retardando así su descomposición. Se descarta la influencia de fotodegradación (i.e., reducción fotoquímica de compuestos orgánicos por la exposición a la radiación solar; Austin & Vivanco, 2006), ya que si bien se ha visto que puede ser un regulador clave en otros sistemas (Austin & Vivanco, 2006; Brandt et al., 2010), en este caso el material incubado no se encontraba directamente expuesto a la radiación solar, sino cubierto por una capa superficial de broza.

En cualquiera de los casos, éstas son posibles interpretaciones a patrones no significativos en un intento por caracterizar las posibles diferencias microambientales entre los tratamientos considerados. Queda sujeto a posterior validación si las condiciones abióticas bajo *P. australis* son realmente más favorables para la liberación de nutrientes en el suelo, en comparación con la exótica y la comunidad de pajonales.

4.2. La calidad de la broza del sistema y su importancia en la descomposición

Conjuntamente con las variables ambientales, las variables que reflejan la calidad de la broza toman relevancia para el proceso de descomposición a nivel local (Meentemeyer, 1978; Pérez Harguindeguy et al., 2013). En el contexto de las invasiones por especies de

plantas exóticas, las características físico-químicas de la broza pueden ser determinantes para el ciclado de nutrientes, sobre todo si éstas difieren sustancialmente de las de la comunidad vegetal nativa (Yelenik et al., 2004; Pérez Harguindeguy et al., 2013). En este trabajo, los resultados obtenidos a partir de las incubaciones en condiciones estándar (cama de descomposición), no sustentaron lo predicho ya que muestran que la descomponibilidad (como una medida de la calidad) de las mezclas naturales de broza que se acumulan debajo del dosel de la especie exótica invasora no se diferencian significativamente de la acumulada bajo la especie nativa ni en los pajonales. No obstante, sí se encontró una tendencia a que la descomponibilidad foliar de *C. franchetii* sea menor que la de *P. australis*, lo cual está en línea con lo esperado a partir de los resultados encontrados por Ferrero et al. (2022), donde se mostró que la especie exótica denotaba ser una especie con una estrategia ecológica más conservadora que la nativa.

En este sentido, existen trabajos de síntesis que sugieren que la mayoría de las plantas exóticas invasoras aumentan las tasas de descomposición de la hojarasca, porque generalmente tienen una mayor concentración de nitrógeno que las nativas (Liao et al., 2008). En contraposición a este patrón general, *P. australis* y *C. franchetii*, poseen concentraciones similares de nitrógeno foliar (1,99% y 1,89%, respectivamente, Tecco et al., 2010; Kattge et al., 2020), lo cual podría explicar que la descomponibilidad de su broza foliar no llegue a diferenciarse significativamente, y tampoco lo hagan las mezclas naturales, a pesar de las diferencias morfo-funcionales registradas en sus atributos foliares por Ferrero et al. (2022). De corroborarse la ausencia de diferencias en la descomposición de ambas especies en fechas posteriores, podría inferirse que la invasora es equivalente a la leñosa nativa en términos de su aporte y posterior descomposición de leño y hojas.

En su trabajo, Furey et al. (2014) sugieren que en los bosques serranos que se extienden a lo largo de las sierras chicas de Córdoba, la dominancia de algunas leñosas exóticas (y la consecuente influencia de la calidad de la hojarasca que cada bosque produce) promovería diferencias en los patrones de descomposición entre los tipos de bosques invadidos. En términos generales, las autoras postulan que la dominancia de leñosas exóticas como *Ligustrum lucidum*, *Gleditsia triacanthos* y *Pinus elliottii* promueven un potencial retardo en el ciclado comparado a los bosques nativos sin invadir (que en promedio tienen mezclas naturales de broza de mayor calidad y descomponibilidad). No obstante, indican que la magnitud de dicho retardo varía significativamente según la invasora considerada debido a las diferencias en la calidad de la broza que cada bosque produce. En

contraposición, otro estudio encuentra que en las selvas de montaña de las Yungas argentinas, la invasión de una de estas especies (*L. lucidum*) acelera las tasa de descomposición por aportar broza de mayor calidad a la de las comunidades invadidas (Fernandez et al., 2022). El mismo patrón es descrito para esta especie en bosques caducifolios riparios en Estados Unidos, donde el incremento en abundancia de *L. lucidum* y su consecuente aporte a las mezclas naturales de broza se asocia a incrementos en las tasas de descomposición de la comunidad invadida (Mitchel et al., 2011). En conjunto, estos antecedentes reflejan la relevancia de la identidad de la invasora y sus similitudes o diferencias con la vegetación nativa, y las dificultades a la hora de generalizar sobre el impacto de las exóticas en el ciclado de nutrientes de un sistema invadido.

Con respecto a la descomponibilidad registrada en este trabajo de la mezcla natural de broza, la ausencia de una tendencia a que fuese menor en la invasora, podría estar influenciada también por la calidad de la hojarasca de las demás especies que crecen bajo la misma (Poca et al., 2014; Vaieretti et al., 2021) y por la presencia de leño, aun cuando la mezcla tenga un predominio del aporte de las hojas de la invasora. Todos estos componentes podrían estar interactuando de manera sinérgica o antagónica resultando en descomponibilidades similares para mezclas de broza muy distintas (Hoorens et al., 2010a, b). Cabe destacar que las interacciones entre los componentes de las mezclas naturales de broza pueden cambiar a lo largo del avance del proceso de descomposición, por lo cual, es importante evaluar también estos resultados en estadíos más avanzados del proceso.

4.3. El efecto en conjunto de la calidad y el microambiente

Tanto la calidad de la broza, como las características microambientales, son los factores reguladores principales del proceso de descomposición, que actúan en conjunto con los organismos descomponedores del suelo (Meentemeyer, 1978; Aerts, 1997; Zhang et al., 2008). Se buscó evidenciar la interacción entre los dos primeros factores a través de la incubación *in situ* de la mezcla de broza natural presente en la comunidad de pajonales, y bajo ambas especies leñosas. Contrario a lo predicho, la descomposición de la broza incubada en los pajonales, fue ligeramente menor comparada a la incubada tanto bajo *C. franchetii*, como bajo *P. australis*.

Teniendo en cuenta que no se evidenciaron en este período diferencias en la calidad de la broza natural para ninguno de los tres tratamientos, en caso de mantenerse esta tendencia en las fechas de incubación posteriores, indicaría que las condiciones

microambientales tendrían el mayor peso relativo en la descomposición en este sistema. Sin embargo, si esto fuera así, la descomposición de la mezcla de broza natural debería seguir un patrón similar a la del material estándar. Esto no ocurrió, al menos en esta primera etapa del proceso, la descomposición bajo el dosel de *C. franchetii*, fue similar a la de *P. australis*, mientras que el material estándar bajo la invasora se descompuso en forma similar a los estándares de los pajonales. Se plantea entonces la posibilidad de que la especie exótica presente mecanismos sinérgicos que produzcan un incremento en la tasa de descomposición bajo su propio dosel. Por ejemplo, Liu et al. (2020) observaron que en mezclas de broza compuestas por especies de baja calidad se producía un efecto sinérgico que daba como resultado una mayor descomposición que aquella esperada a partir de la suma de la descomposición de las especies por separado, tanto en etapas tempranas como tardías del proceso. Por último, se debe tener en cuenta que la biota del suelo es el tercer factor regulador clave en este proceso, y que no se ha tenido en cuenta en este trabajo. En su estudio, Fernandez et al. (2022) observaron que bajo la invasora *L. lucidum* la fauna del suelo fue menos abundante que en el ambiente no invadido, pero que aun así estos cambios no se tradujeron en una reducción de la tasa de descomposición de la broza, debido a que la mayor calidad de broza que aportaba esta especie. De esta manera, se denota nuevamente que se debe tener en cuenta el efecto en conjunto que tienen los tres factores controladores. Es posible que en este estudio también existan diferencias con respecto a los descomponedores presentes en el suelo bajo ambas leñosas, que también estén influyendo en este proceso, y que esto produzca un incremento en la descomposición bajo la especie exótica.

4.4. Consideraciones finales

Si bien un periodo de incubación mayor permitirá definir o no la consistencia de las tendencias discutidas previamente, las incubaciones realizadas en todos los experimentos superan el tiempo establecido en el cuál se observan cambios significativos en las tasas de descomposición en otros estudios (Pérez Harguindeguy et al., 2008; Vaieretti et al., 2005; 2013). Además, los resultados obtenidos están próximos, o superan el 10% de pérdida de peso seco (%PPS), valores coincidentes a incubaciones realizadas en época invernal, donde se obtuvieron valores entre el 5 y el 10% con diferencias significativas entre diferentes comunidades de pajonales (Vaieretti et al., sin publicar). Por lo tanto, podría pensarse que los resultados a los que se ha arribado en esta primera etapa reflejan lo que ocurre en el sistema, y que efectivamente *C. franchetii* no modifica sustancialmente el ciclado de nutrientes.

Antecedentes discutidos anteriormente demuestran que no se puede generalizar en el efecto que tienen las especies exóticas en los ecosistemas que invaden, y que va a depender principalmente de la similitud o las diferencias que tengan con la comunidad nativa, modificando o no la composición y/o la dinámica del sistema. Por lo tanto, en un sistema dado algunas especies pueden acelerar el proceso de descomposición, mientras que otras lo pueden retardar y esto no puede extrapolarse a otros sistemas. En las Sierras de Córdoba, si bien la mayor riqueza y abundancia de leñosas exóticas se concentra por debajo de los 1200 m s.n.m. (Giorgis et al., 2021), *C. franchetii* constituye la principal leñosa que forma poblaciones densas en un amplio rango altitudinal teniendo su frente de invasión por encima de los 1800 m s.n.m. (Ferrero et al., 2021, 2023) siendo localmente dominante tanto en comunidades abiertas de pajonal (Ferrero et al., 2023) como en bosquecillos de *P. australis* y *M. boaria* (Giorgis et al., 2021; Tapella et al., 2021). Hasta la fecha, no se encontraron antecedentes sobre el impacto que puede tener esta leñosa invasora en las partes altas de las sierras en procesos vinculados al ciclado de nutrientes. Esta tesina constituye una primera aproximación para llenar este vacío de conocimiento y sugiere que, al menos en el período de incubación considerado (fines de invierno a primavera), la presencia de *C. franchetii*, no modifica, positiva o negativamente el proceso de descomposición y con ello el ciclado de nutrientes en comparación con la leñosa nativa y las comunidades de pajonales nativos características del ecosistema invadido.

5. Bibliografía

- Aerts, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 439-449.
- Aragón, R., Montti, L., Ayup, M. M., & Fernández, R. (2014). Exotic species as modifiers of ecosystem processes: litter decomposition in native and invaded secondary forests of NW Argentina. *Acta Oecologica*, 54, 21-28.
- Austin, A. T., & Vivanco, L. (2006). Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, 442(7102), 555-558.
- Ayup, M. M., Montti, L., Aragón, R., & 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.
- Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., & Wood, E. F. (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific data*, 5(1), 1-12.
- Bradford, M. A., Tordoff, G. M., Eggers, T., Jones, T. H., & Newington, J. E. (2002). Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos*, 99(2), 317-323.
- Brandt, L. A., King, J. Y., Hobbie, S. E., Milchunas, D. G., & Sinsabaugh, R. L. (2010). The role of photodegradation in surface litter decomposition across a grassland ecosystem precipitation gradient. *Ecosystems*, 13, 765-781.
- Chapin, F. S., Matson, P. A., & Mooney, H. A. (2002). Terrestrial decomposition. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, 151-175. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cingolani, A. M., Renison, D., Zak, M. R., & Cabido, M. R. (2004). Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote sensing of environment*, 92(1), 84-97.
- Cingolani, A. M., Renison, D., Tecco, P. A., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2008). Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *Journal of Biogeography*, 35(3), 538-551.
- Cobb, R. C. (2010). Species shift drives decomposition rates following invasion by hemlock woolly adelgid. *Oikos*, 119(8), 1291-1298.
- Colladon, L., Felici, G. S., & Pazos, I. (2010). Anuario pluviométrico 2005–2010. Cuenca del Río San Antonio. Sistema del Río Suquía-Provincia de Córdoba. Instituto Nacional

- del Agua y del Ambiente (INA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA), Córdoba.
- Córdova, S. C., Olk, D. C., Dietzel, R. N., Mueller, K. E., Archontoulis, S. V., & Castellano, M. J. (2018). Plant litter quality affects the accumulation rate, composition, and stability of mineral-associated soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, 115-124.
- 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. C. & Thompson K. (1997). Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytol.* 135, 109–114.
- Cornelissen, J. H. C., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J. P., Marzano, B., Cabido, M., ... & Cerabolini, B. (1999). Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *The New Phytologist*, 143(1), 191-200.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., ... & Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, 11(10), 1065-1071.
- Cuchietti, A., Marcotti, E., Conti, G., Casanoves, F., Mazzarino, M. J., Vaieretti, M. V., ... & Pérez Harguindeguy, N. (2017). Uso de la tierra y ambiente local de descomposición en el Chaco Semiárido de Córdoba, Argentina.
- De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B. R., Zellweger, F., Aalto, J., ... & Hylander, K. (2021). Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27(11), 2279-2297.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. (2020). InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., ... & Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3), 295-304.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171.
- Ehrenfeld JG (2003) Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6:503–523.
- Fernandez, R. D., Moreno, M. L., Aragón, R., & Harguindeguy, N. P. (2022). *Ligustrum lucidum* invasion decreases abundance and relative contribution of soil fauna to litter

- decomposition but increases decomposition rate in a subtropical montane forest of northwestern Argentina. *Canadian Journal of Forest Research*, 52(2), 261-268.
- Ferreras, A. E., Whitworth-Hulse, J. I., Tecco, P. A., Marcora, P. I., & Funes, G. (2019). Environmental constraints to native woody species recruitment in invaded mountain woodlands of central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 440, 189-201.
- Ferrero, M. C., Tecco, P. A., & Gurvich, D. E. (2022). Is intraspecific variability an advantage in mountain invasions? Comparing functional trait variation in an invasive and a native woody species along multiple environmental gradients. *Biological Invasions*, 24(5), 1393-1412.
- Ferrero, M. C., Gurvich, D. E., Marcora, P. I., & Tecco, P. A. (2023). Distribución de una leñosa exótica invasora en un sistema de montaña ¿ocupan *Cotoneaster franchetii* y la leñosa nativa *Polylepis australis* (Rosaceae) hábitats similares?. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 58(1).
- Franzese, J., Raffaele, E., Blackhall, M., Rodriguez, J., & Soto, A. Y. (2020). Changes in land cover resulting from the introduction of non-native pine modifies litter traits of temperate forests in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 31(2), 223-233.
- Freschet, G. T., Aerts, R., & Cornelissen, J. H. C. (2012). A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, 26(1), 56-65.
- Furey, C., Tecco, P. A., Perez-Harguindeguy, N., Giorgis, M. A., & Grossi, M. (2014). The importance of native and exotic plant identity and dominance on decomposition patterns in mountain woodlands of central Argentina. *Acta Oecologica*, 54, 13-20.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... & Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- Giorgis, M. A., Tecco, P. A., Cingolani, A. M., Renison, D., Marcora, P., & Paiaro, V. (2011). Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biological Invasions*, 13, 1423-1434.
- Giorgis, M. A., Palchetti, M. V., Morera, R., Cabido, M., Chiapella, J. O., & Cingolani, A. M. (2021). Flora vascular de las montañas de Córdoba (Argentina): características y distribución de las especies a través del gradiente altitudinal. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 56(3), 327-345.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 191-218..

- Hoorens, B., Aerts, R., & Stroetenga, M. (2003). Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition?. *Oecologia*, 137 (4), 578-586.
- Hoorens, B., Stroetenga, M., & Aerts, R., (2010a). Litter mixture interactions at the level of plant functional types are additive. *Ecosystems* 13, 90–98.
- Hoorens, B., Coomes, D., & Aerts, R., (2010b). Neighbour identity hardly affects litter mixture effects on decomposition rates of New Zealand forest species. *Oecologia* 162, 479–489.
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., ... & Cuntz, M. (2020). TRY plant trait database—enhanced coverage and open access. *Global change biology*, 26(1), 119-188.
- Kourtev, P. S., Ehrenfeld, J. G., & Häggblom, M. (2002). Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 83(11), 3152-3166.
- Lambers, H., & Oliveira, R. S. (2019). *Plant Physiological Ecology*. doi:10.1007/978-3-030-29639-29639.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S., ... & Urcelay, C. (2007). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?. *Terrestrial ecosystems in a changing world*, 149-164.-1.
- Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., ... & Li, B. (2008). Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New phytologist*, 177(3), 706-714.
- Liu, J., Liu, X., Song, Q., Compson, Z. G., LeRoy, C. J., Luan, F., ... & Yang, Q. (2020). Synergistic effects: a common theme in mixed-species litter decomposition. *New Phytologist*, 227(3), 757-765.
- Meentemeyer, V. (1978). Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, 59(3), 465-472.
- Mitchell, J. D., Lockaby, B. G., & Brantley, E. F. (2011). Influence of Chinese privet (*Ligustrum sinense*) on decomposition and nutrient availability in riparian forests. *Invasive Plant Science and Management*, 4(4), 437-447.
- Pérez Harguindeguy, N., Blundo, C. M., Gurvich, D. E., Díaz, S., & Cuevas, E. (2008). More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant Soil* 303,151–159.
- Perez Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. Bot.* 61, 167–234.

- Pérez Harguindeguy, N., Cingolani, A. M., Enrico, L., Vaieretti, M. V., Giorgis, M. A., Moreno, M. L., Falczuk, V., Gurvich, D. E., Bertone, G. A., Díaz, S. M., & Cabido, M. R. (2022). Efecto de la transición antropogénica desde ecosistemas forestales a ecosistemas sin árboles sobre la descomposición de broza. *Ecología Austral*, 32(2bis), 716–733.
- Petraglia, A., Cacciatori, C., Chelli, S., Fenu, G., Calderisi, G., Gargano, D., ... & Carbognani, M. (2019). Litter decomposition: effects of temperature driven by soil moisture and vegetation type. *Plant and Soil*, 435, 187-200.
- Poca, M., Vaieretti, M. V., Cingolani, A. M., & Pérez-Harguindeguy, N. (2015). Scaling-up from species to ecosystems: How close can we get to actual decomposition?. *Acta Oecologica*, 64, 1-9.
- Proyecto DRC 389 - APN (2021-2024). Exóticas en ascenso: ¿puede el nodricismo de una planta exótica favorecer la expansión altitudinal de otras invasoras y perjudicar la regeneración de una nativa? Responsable Paula Tecco (IMBIV-CONICET-UNC), Lugar: Parque Nacional Quebrada del Condorito, en ejecución (<https://sib.gob.ar>).
- Standish, R. J., Williams, P. A., Robertson, A. W., Scott, N. A., & Hedderley, D. I. (2004). Invasion by a perennial herb increases decomposition rate and alters nutrient availability in warm temperate lowland forest remnants. *Biological Invasions*, 6(1), 71-81.
- Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M., & Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems* (Vol. 5). Univ of California Press.
- Tapella, M.P. (2018). Efecto del nodricismo sobre el establecimiento de dos leñosas nativas y una invasora codominantes en las Sierras Grandes. Tesis de Grado en Ciencias Biológicas, FCEFyN - UNC.
- Tapella, M. P., Marcora, P. I., & Tecco, P. A. (2021). Reciprocal interactions between a non-native shrub and the dominant native trees of a high mountain woodland: who benefits?. *Biological Invasions*, 23(1), 53-67.
- Tecco, P.A., Díaz S., Cabido M. & 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.
- Thomas, G. W. (1996). Soil pH and soil acidity. *Methods of soil analysis: part 3 chemical methods*, 5, 475-490.
- Vaieretti, M. V., Harguindeguy, N. P., Gurvich, D. E., Cingolani, A. M., & 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), 223-234.

- Vaieretti, M. V., Cingolani, A. M., Pérez Harguindeguy, N., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2010). Does decomposition of standard materials differ among grassland patches maintained by livestock?. *Austral Ecology*, 35(8), 935-943.
- Vaieretti, M. V., Cingolani, A. M., Pérez Harguindeguy, N., & Cabido, M. (2013). Effects of differential grazing on decomposition rate and nitrogen availability in a productive mountain grassland. *Plant and soil*, 371(1), 675-691.
- Vaieretti, M. V., Iamamoto, S., Harguindeguy, N. P., & Cingolani, A. M. (2018). Livestock grazing affects microclimate conditions for decomposition process through changes in vegetation structure in mountain grasslands. *Acta Oecologica*, 91, 101-107.
- Vaieretti, M. V., Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Enrico, L., Tecco, P. A., Gurvich, D. E., Cabido, M., & Pérez Harguindeguy, N. (2021). Variación de los caracteres foliares en comunidades vegetales del centro de la Argentina bajo diferentes condiciones climáticas y de uso del suelo. *Ecología Austral*; 31; 2; 8-2021; 372-389.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.
- Yelenik, S. G., Stock, W. D., & Richardson, D. M. (2004). Ecosystem level impacts of invasive *Acacia saligna* in the South African fynbos. *Restoration Ecology*, 12(1), 44-51.
- Zhang, D., Hui, D., Luo, Y., & Zhou, G. (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1(2), 85-93.

6. Anexo

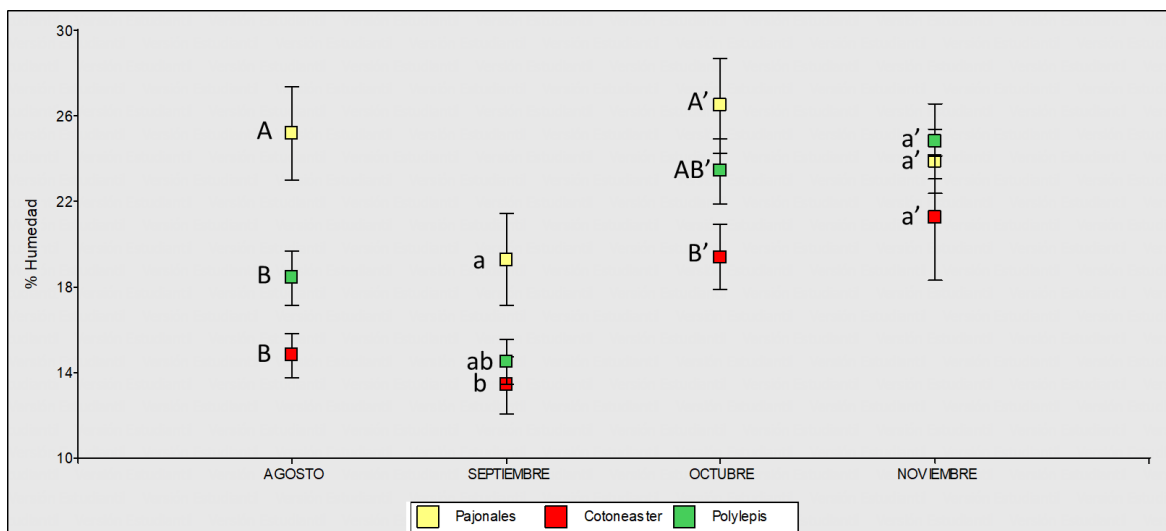


Figura A1: Humedad media del suelo registrada con TDR para cada mes de incubación en los tres tratamientos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos para cada mes por separado ($P < 0,05$).

Variables		% PPS estándar		% PPS broza	
		r	P	r	P
Temperatura periodo total (agosto-noviembre)	Promedio	0,01	0,97	-0,01	0,96
	Mínima	0,16	0,48	0,09	0,70
	Máxima	-0,23	0,31	-0,12	0,59
	Amplitud térmica	-0,34	0,12	-0,19	0,41
Temperatura periodo frío (agosto-septiembre)	Promedio	0,11	0,63	0,11	0,64
	Mínima	0,23	0,31	0,15	0,50
	Máxima	-0,07	0,75	0,04	0,86
	Amplitud térmica	-0,26	0,24	0,04	0,86
Temperatura periodo cálido (octubre-noviembre)	Promedio	-0,13	0,56	-0,17	0,46
	Mínima	0,05	0,82	-0,01	0,97
	Máxima	-0,34	0,12	-0,27	0,22
	Amplitud térmica	-0,37	0,09	-0,27	0,22
Contenido de agua (%)	H. gravimétrica	0,21	0,32	0,34	0,10
	TDR	-0,14	0,52	-0,13	0,55
pH		0,13	0,55	-0,04	0,87

Tabla A1: Coeficientes de correlación de Pearson (r) y el nivel de significancia (P) entre todas las variables microambientales registradas y el porcentaje de pérdida de peso seco (%PPS) del material estándar y de la broza natural, incubadas en las UM. Se señalan en negrita las tendencias observadas.

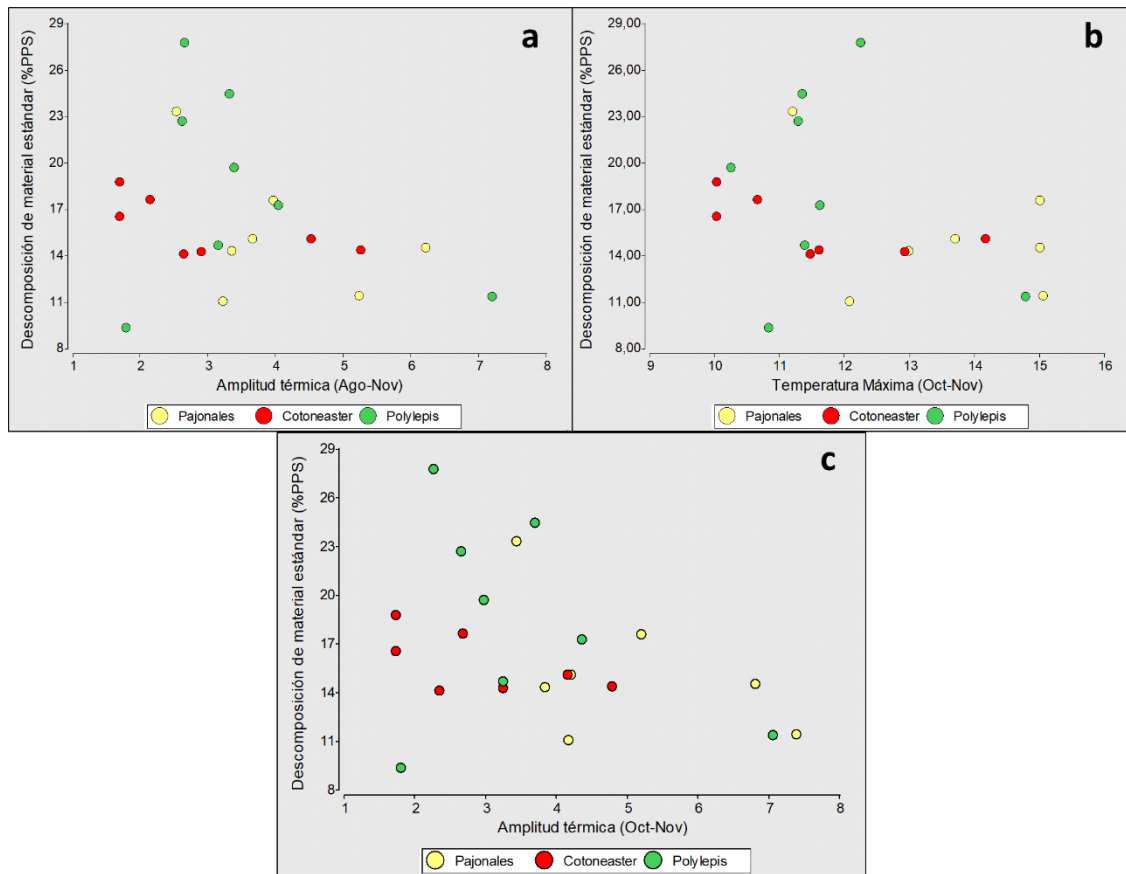


Figura A2: Relación entre a. La descomposición del material estándar y la amplitud térmica durante todo el período de incubación ($r = -0,34$; $p = 0,12$). b. La descomposición del material estándar y la temperatura máxima del período cálido ($r = -0,34$; $p = 0,12$). c. La descomposición del material estándar y la amplitud térmica durante el período cálido ($r = -0,37$; $p = 0,09$).