

**Efectos de la invasión de *Ligustrum lucidum* sobre la dinámica hídrica en bosques nativos del Chaco Serrano: la interacción entre precipitación, vegetación y suelo**

por

**Biol. Juan Ignacio Whitworth Hulse**

**Director: Diego E. Gurvich**

**Co-Director: Esteban Kowaljow**

**Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC)**



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA

Córdoba, Argentina

2018

## COMISIÓN ASESORA

Dra. Lía Montti, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMYC-CONICET), Mar del Plata.

Dr. Esteban Jobbágy, Instituto de Matemática Aplicada San Luis (IMASL- CONICET), San Luis.

Dra. Paula Marcora, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET), Córdoba.

## DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

## TRIBUNAL

Firma: .....

Aclaración: .....

Firma: .....

Aclaración: .....

Firma: .....

Aclaración: .....

*Dedicada a mi familia,  
al bosque nativo,  
y a la  
Universidad pública argentina*

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mis directores Diego Gurvich y Esteban Kowaljow por haberme dado la oportunidad de realizar esta tesis, por las discusiones y sus consejos.

Agradezco a los miembros de la Comisión Asesora y del Tribunal Evaluador de Tesis, Dra. Lía Montti, Dr. Esteban Jobbágy y Dra. Paula Marcora por los valiosos aportes que han mejorado sustancialmente la calidad de la tesis

Quiero agradecer profundamente a Sebastián Zeballos, un AMIGO y compañero de box, quien desde el primer momento estuvo a disposición para ayudarme en TODO. Seba, GRACIAS por las clases de estadística, diseño experimental, y particularmente por la ayuda a campo.

Quiero agradecer también a Flor y Anita por la enorme ayuda brindada en cada viaje de campo. Además, quiero decir un GRACIAS gigante a todos los amigos y compañeros de trabajo que formaron parte de estos hermosos y desafiantes años de doctorado: Mery, Meli, Lucre, Sofi, Caro, Ceci, Diego, Eze, los Lucas, Nati, Conti, Viqui, Gato, las Paulas, Vale, Sandra, Marcelo y Ana.

Este trabajo fue posible gracias al apoyo de la Universidad Nacional de Córdoba, la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, y el Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-Universidad Nacional de Córdoba).

## ÍNDICE GENERAL

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	3
<b>CAPÍTULO 1.....</b>	<b>5</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>	<b>5</b>
1.1. ANTECEDENTES .....	6
1.2. OBJETIVO GENERAL.....	12
1.2.1. Objetivos Específicos .....	13
1.3. METODOLOGÍA GENERAL.....	13
1.3.1. Área de estudio .....	13
1.3.2. Diseño experimental y selección de los sitios .....	19
<b>CAPÍTULO 2.....</b>	<b>23</b>
<b>2. EFECTOS DE LA INVASIÓN DE <i>LIGUSTRUM LUCIDUM</i> SOBRE LA VEGETACIÓN NATIVA Y LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DEL SUELO EN BOSQUES DEL CHACO SERRANO .....</b>	<b>23</b>
2.1. INTRODUCCIÓN .....	24
2.2. OBJETIVOS.....	27
2.3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	28
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
2.4.1. Indicadores de productividad primaria neta y luminosidad.....	28
2.4.2. Composición y abundancia relativa de las especies y formas de vida .....	29
2.4.3. Estructura de la vegetación.....	29
2.4.4. Biomasa de hojarasca y de raíces superficiales .....	30
2.4.5. Variables físico-químicas del suelo .....	30
2.4.6. Análisis de datos.....	31
2.5. RESULTADOS .....	33
2.5.1. Variación del Índice de Vegetación Normalizado e Índice de Área Foliar .....	33
2.5.2. Composición florística (especie específica y formas de vida) y la estructura de la vegetación .....	34
2.5.3. Biomasa de hojarasca y raíces superficiales.....	37
2.5.4. Propiedades físico-químicas del suelo .....	38
2.5.5. Relación entre la riqueza de especies con el IAF y el agua útil del suelo .....	41
2.6. DISCUSIÓN.....	42
<b>CAPÍTULO 3.....</b>	<b>50</b>
<b>3. PARTICIÓN DE LA PRECIPITACIÓN EN LA INTERCEPCIÓN DEL DOSEL, PRECIPITACIÓN DIRECTA Y FUSTAL EN BOSQUES NATIVOS DOMINADOS POR <i>LITHRAEA MOLLEOIDES</i> Y BOSQUES DE <i>LIGUSTRUM LUCIDUM</i> 50</b>	
3.1. INTRODUCCIÓN .....	51

3.2. OBJETIVOS.....	55
3.3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	56
3.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	57
3.4.1. Medición de las precipitaciones.....	57
3.4.2. Selección y caracterización de los árboles.....	57
3.4.3. Medición y cálculo de la precipitación directa.....	58
3.4.4. Medición y cálculo de la precipitación fustal.....	58
3.4.5. Intercepción.....	59
3.4.6. Variables explicativas de la partición de lluvia.....	59
3.4.7. Redistribución de la precipitación directa a escala de parche en bosques nativos y bosques de <i>Ligustrum lucidum</i> .....	60
3.4.8. Análisis de datos.....	60
3.5. RESULTADOS.....	61
3.5.1. Características de los eventos.....	61
3.5.2. Partición de la precipitación en relación con la magnitud e intensidad de los eventos.....	63
3.5.3. El papel de magnitud del evento de lluvia en el porcentaje de la intercepción del dosel, la precipitación directa y la precipitación fustal.....	65
3.5.4. Capacidad de almacenaje y eficiencia en la canalización.....	67
3.5.5. Redistribución de la precipitación directa promedio a escala de parche y su relación con el Índice de Área Foliar.....	69
3.6. DISCUSIÓN.....	71
<b>CAPÍTULO 4.....</b>	<b>78</b>
<b>4. EL REEMPLAZO DE BOSQUES DEL CHACO SERRANO POR BOSQUES MONO-DOMINANTES DE <i>LIGUSTRUM LUCIDUM</i> Y SUS CONSECUENCIAS EN LA REDISTRIBUCIÓN DEL AGUA QUE LLEGA AL SUELO.....</b>	<b>78</b>
4.1. INTRODUCCIÓN.....	79
4.2. OBJETIVOS.....	83
4.3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	83
4.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	84
4.4.1. Parcelas de infiltración/escorrentía superficial.....	84
4.4.2. Contenido volumétrico de agua en el suelo superficial en laderas.....	85
4.4.3. Tasas de pérdida diaria de humedad de suelo superficial a lo largo del año.....	86
4.4.4. Contenido de agua en todo el perfil de suelo y en suelos profundos en fondos de valles.....	86
4.4.5. Evapotranspiración diaria en base a un balance hídrico simplificado.....	87
4.4.6. Análisis de datos.....	88
4.5. RESULTADOS.....	90
4.5.1. El papel de la precipitación, la vegetación y propiedades del suelo en la generación de escorrentía superficial en eventos de diferentes magnitudes e intensidades.....	90
4.5.2. Contenido de agua en suelo superficial.....	92
4.5.3. Tasas de pérdida de humedad de suelo superficial y sus respuestas a las variaciones en el Índice de Vegetación Normalizado a lo largo del año.....	94
4.5.4. Variación del contenido de agua en el perfil completo de suelo y en suelos profundos en fondos de valle de micro-cuencas.....	96

4.5.5. Aproximaciones de evapotranspiración diaria .....	100
4.6. DISCUSIÓN.....	101
<b>CAPÍTULO 5.....</b>	<b>108</b>
<b>5. DISCUSIÓN GENERAL.....</b>	<b>108</b>
5.1. SÍNTESIS DEL MARCO TEÓRICO.....	109
5.2. PRINCIPALES RESULTADOS OBTENIDOS EN ESTA TESIS Y SUS IMPLICANCIAS ECO-HIDROLÓGICAS .....	110
5.3. CONSIDERACIONES FINALES .....	115
5.4. PERSPECTIVAS A FUTURO .....	116
BIBLIOGRAFÍA .....	118
ANEXOS.....	139

## Resumen

Las invasiones biológicas son unas de las principales amenazas a la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas en la actualidad. Las características de la vegetación boscosa en los sistemas montañosos como así también de los eventos de lluvias (magnitud e intensidad) cumplen un rol importante en la dinámica hídrica, regulando la partición de los flujos de agua, especialmente en sistemas estacionales con limitantes hídricas marcadas. La partición de los flujos pueden alterarse por el remplazo de bosques nativos por bosques de especies exóticas invasoras, sin embargo poco se conoce sobre los efectos eco-hidrológicos de dichos cambios en sistemas estacionales secos de montaña. La precipitación incidente se redistribuye al tomar contacto con la vegetación, una parte se pierde por intercepción del dosel, mientras que otra llega al suelo (i.e. precipitación neta) por escurrimiento directo del dosel (i.e. precipitación directa) y/o por escurrimiento del fuste (i.e. precipitación fustal). Al llegar al suelo el agua puede escurrir por la superficie hacia cauces de agua o zonas bajas de la montaña o infiltrar en el perfil, quedando disponible para la vegetación. Finalmente, el agua puede volver a la atmósfera vía evapotranspiración. En esta tesis se analizaron los cambios en la dinámica hídrica, a escala de árbol y de parche, generados por la invasión de la especie leñosa *Ligustrum lucidum* en bosques nativos del Chaco Serrano de Córdoba dominado por la especie leñosa *Lithraea molleoides*, evaluando el papel de los eventos de precipitación (magnitud e intensidad) sobre la vegetación y el suelo. Los bosques de *L. lucidum* presentaron mayor Índice de Vegetación Normalizado (IVN; como indicador de productividad primaria neta) e Índice de Área Foliar (IAF; como indicador de la disponibilidad de luz), mayor biomasa de raíces finas superficiales, menor riqueza de plantas y una estructura vertical simplificada respecto al bosque nativo, aunque las propiedades físico-químicas del suelo superficial permanecieron prácticamente sin modificaciones. A escala de árbol, tanto para *L. lucidum* como *L. molleoides* se encontró una relación lineal entre la magnitud de la precipitación (mm) con la precipitación directa (mm) y la precipitación fustal (mm), mientras que la intercepción primero aumentó (al aumentar la magnitud) y luego comenzó a decrecer hasta llegar a una asíntota, ajustando una relación potencial. Para ambas especies, al aumentar la intensidad de la precipitación ( $\text{mm}\cdot\text{h}^{-1}$ ), los flujos de intercepción (mm), precipitación directa (mm) y precipitación fustal (mm) se incrementaron y luego decrecieron hasta llegar a una asíntota (relación potencial), con la excepción de la relación lineal encontrada entre la intensidad (mm) y la precipitación fustal (mm) en *L. molleoides*. En promedio, *L. lucidum* presentó menor porcentaje de intercepción y menor porcentaje de precipitación directa respectos a *L. molleoides*, mientras que el porcentaje de la precipitación fustal fue contundentemente mayor en la especie invasora. A escala de parcela; la precipitación directa fue menor en los bosques de *L. lucidum* respecto a los



nativos, aunque la precipitación neta (directa + fustal) es similar, es decir que la superficie de ambos tipos de bosques recibirían la misma cantidad de agua. La escorrentía superficial fue muy escasa tanto en los bosques nativos como en los de *L. lucidum*, independientemente de la magnitud e intensidad de cada evento. Los bosques de *L. lucidum* presentaron menores contenidos de agua en el perfil de suelo, especialmente en la estación seca. Además, los bosques de *L. lucidum* exhibieron mayor evapotranspiración diaria desde períodos húmedos a secos. Los datos de la presente tesis indican que *L. lucidum* está ejerciendo grandes efectos negativos sobre la dinámica hídrica en los bosques del Chacos Serrano, alterando particularmente la redistribución del agua (gran aumento de la precipitación fustal que llega directamente a la zona de absorción radical) y la transpiración (altos valores de IVN y IAF, y menor humedad en todo el perfil del suelo), lo cual podría reducir el servicio de provisión de agua, tanto superficial como subterránea.

## Abstract

Biological invasions are considered as a major threat to the ecosystem stability and functioning. In mountain woodlands the characteristics of both vegetation canopy and rainfall events (i.e. event magnitude and intensity) play a key role in the ecosystem water dynamics, controlling the redistribution of water fluxes, particularly in seasonally and water-limited environments. The water balance of the native woodlands is altered by the invasion of woody plant species, though their ecohydrological effects are still poorly understood in seasonally dry mountain environments. The incident rainfall is redistributed by the vegetation canopy. A fraction of the incident rainfall is retained on the canopy cover and evaporated (i.e. interception loss), whereas the remaining incident rainfall (i.e. net rainfall) reaches the soil surface either as throughfall or stemflow. These fluxes may run-off due to the mountain slope or infiltrate into the soil profile, remaining available for vegetation consumption. Finally, the soil water returns to the atmosphere by the evapotranspiration fluxes. The aim of the present Thesis was to analyze the changes in water dynamics generated by the invasion of *Ligustrum lucidum* in the *Lithraea molleoides*-dominated native woodlands of the Chaco Serrano, at both tree and stand scale, evaluating the role of the rainfall events on vegetation and soil. The *L. lucidum* woodlands showed a higher Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), Leaf Area Index (LAI) and fine root biomass than the native woodlands, but presented lower plant species richness and a simplification of their vertical structure. There were no substantial differences in the physico-chemical soil properties between the woodland types. At the tree scale, significant lineal relationships were found between individual rainfall magnitude (mm) and individual throughfall depth (mm) as well as stemflow depth (mm) for *L. lucidum* and *L. molleoides*, whereas interception depth (mm) first increased and then began to stabilize for both species, showing a potential function. For both *L. lucidum* and *L. molleoides*, individual amounts of stemflow (mm), throughfall (mm) and interception (mm) increased with increasing rainfall intensity ( $\text{mm}\cdot\text{h}^{-1}$ ) and then tended to be quasi-constant, also showing a potential function. The exception was found in the lineal relationship between rainfall intensity ( $\text{mm}\cdot\text{h}^{-1}$ ) and stemflow depth (mm) for *L. molleoides*. On average, *L. lucidum* presented lower interception loss and throughfall percentages than *L. molleoides*, whereas the stemflow percentage was markedly higher for the invasive plant species. At the stand scale, throughfall percentage was lower in the *L. lucidum* woodlands than in the native ones, though the net rainfall (i.e. throughfall + stemflow) is similar between woodland types due to the great amount of stemflow. Surface run-off was insignificant in both native and *L. lucidum* woodlands. The *L. lucidum* woodlands presented lower water content in the soil profile, especially during the dry season. Also, the *L. lucidum* woodlands presented higher values of daily

evapotranspiration measured during the February to June period (i.e. from wet to dry season). The results of this Thesis provide strong evidences that the *L. lucidum* woodlands are exerting negative effects on the water dynamics in the seasonally dry mountain environments of the Chaco Serrano, due to the changing of the redistribution of water fluxes (i.e., changes in rainfall partitioning and soil water content and transpiration), which may affect water provisions for population consumption.

# **Capítulo 1**

## **1. Introducción general**

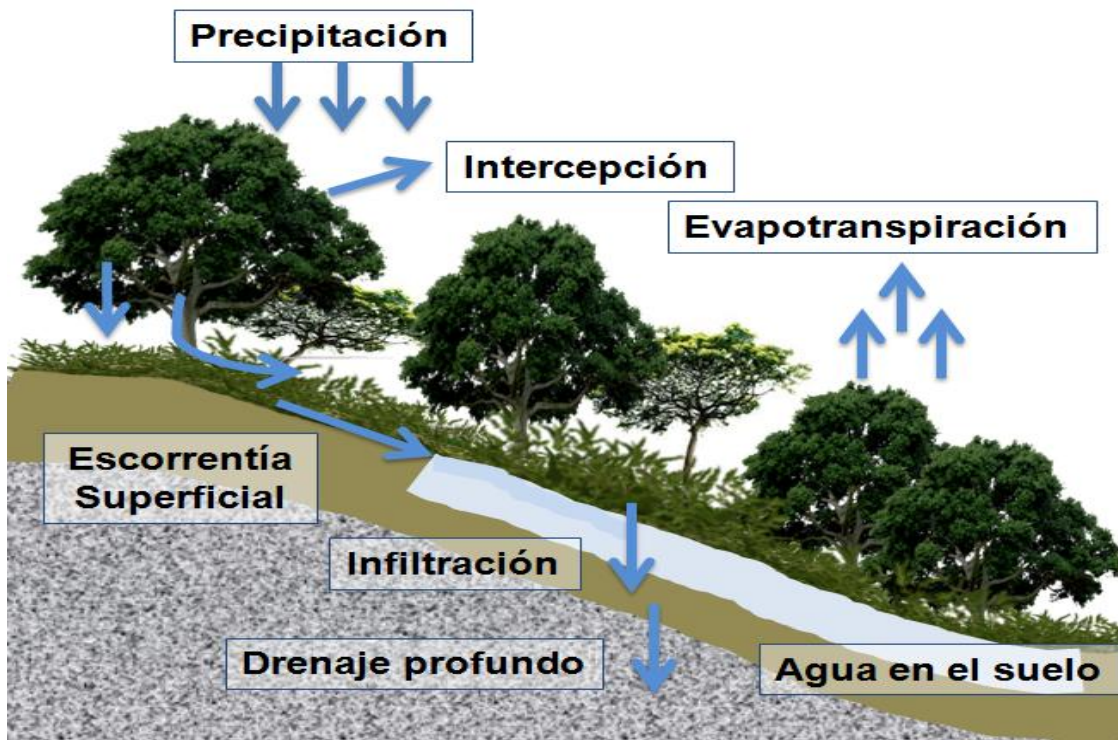
## 1.1. Antecedentes

La alteración de sistemas naturales provocada por la invasión de especies exóticas es una de las mayores amenazas sobre la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas a escala global (Mack et al. 2000; Sala et al. 2000; Millennium Ecosystem Assessment 2005; Vilà et al. 2011). Además, la invasión de especies exóticas genera grandes costos económicos cada año, los cuales repercuten principalmente en la agricultura, la industria forestal, la pesca y en sectores de la salud (Vilà y Hume 2017).

Históricamente, los estudios ecológicos sobre los efectos de las invasiones se han focalizado en los cambios de biodiversidad del sistema invadido. En este sentido, las invasiones por plantas exóticas tienen el potencial de modificar la composición y la cobertura vegetal alterando los componentes genéticos, taxonómicos y funcionales de la biodiversidad (Winter 2008; Richardson y Rejmánek 2011; Gross et al. 2013). Consecuentemente, las plantas invasoras pueden generar una disminución en la abundancia relativa y riqueza de las especies nativas, produciendo una simplificación de la biota local (Flory y Clay 2010; Hager et al 2015). Por otro lado, también se ha observado que pueden generar alteraciones sobre los procesos ecosistémicos, como la productividad primaria y los ciclos biogeoquímicos en los sistemas invadidos (Vilà y Hume 2017). Principalmente, los impactos de la vegetación invasora sobre el ciclado de carbono y nutrientes han tenido mayor relevancia en la literatura (Ehrenfeld 2010; Liao et al. 2008). Se ha observado que las plantas invasoras, al alterar la composición taxonómica y funcional de los sistemas promueven un cambio en ciertos caracteres ecofisiológicos dominantes del ecosistema invadido (Ehrenfeld 2010), a través de los cuales tienen la capacidad de afectar los flujos y la disponibilidad de los recursos del suelo (Crooks 2002). Por ejemplo, pueden aumentar los contenidos de carbono y nitrógeno aéreo y subterráneo, aunque también se ha observado el patrón opuesto (Liao et al. 2008; Cavaleri y Sack 2010; Davidson et al. 2011). Por el contrario, el impacto que generan las especies exóticas en las comunidades que invaden respecto al ciclo del agua, o dinámica hídrica, permanece escasamente estudiado, a pesar de la potencialidad de afectar la calidad, provisión y la disponibilidad estacional del agua en un ecosistema (Newman et al. 2006; Vilà y Hume 2017).

La dinámica hídrica en un ecosistema (Fig. 1.1) está controlada por el clima (i.e. precipitación, temperatura, radiación), la topografía de las cuencas, tipo de suelo, como así también por el tipo de vegetación presente, su estructura y fenología (Rodríguez-Iturbe et al. 2000; Zhang et al. 1999; Brauman et al. 2007). Los bosques han sido reconocidos como los principales reguladores de la dinámica hídrica (Ellison et al. 2017), y su papel en los procesos hidrológicos puede ser abordado mediante el estudio de un balance hídrico

(Zhang et al. 1999; Putuhena y Cordery 2000). El balance hídrico permite analizar la circulación del agua en el continuo atmósfera-vegetación-suelo con sus componentes de entrada y salida del sistema. Una aproximación para estudiar un balance simplificado en sistemas leñosos es a través de la ecuación “ $P=I+ET+D+ES+\Delta S_m$ ”. En dicha ecuación la principal entrada de agua al sistema es la precipitación bruta incidente (P). El agua de las precipitaciones puede redistribuirse al tomar contacto con la vegetación llegando hasta el suelo por escurrimiento directo del dosel (precipitación directa) y/o por el o los fustes (precipitación fustal) (Putuhena y Cordery 2000; Frischbier y Wagner 2015). De esta manera, la partición de la lluvia incide sobre las salidas de agua del balance hídrico planteado, las cuales están representadas por la interceptación del dosel (I), la evapotranspiración (ET), el drenaje profundo (D), la escorrentía superficial (ES) y el cambio en el almacenamiento de agua líquida en el suelo ( $\Delta S$ ). En dichos procesos de redistribución de la precipitación y posteriores salidas de agua del sistema, no sólo influyen las características de la vegetación (estructura, densidad, arquitectura, etc.), sino que las características de los eventos de lluvia, como la magnitud e intensidad, tienen un papel importante en el balance hídrico. Tanto la magnitud como la intensidad de los eventos de lluvias pueden modificar la proporción de agua en cada componente del balance (Dunkerley 2000; Zhang et al. 2015; Magliano et al. 2015). Todos estos componentes del balance hídrico pueden ser analizados a lo largo del tiempo desde una escala espacial de parche o parcela ( $m^2$ ) hasta en una escala de cuenca en el orden de  $km^2$ . Debido a que la vegetación leñosa influye en la partición de la salida de agua del ecosistema luego de cada evento de lluvia, el reemplazo de especies leñosas nativas por especies leñosas exóticas invasoras podría modificar de manera directa o indirecta los distintos procesos que intervienen en la distribución y almacenaje de agua a lo largo del año hidrológico (Calder y Dye 2001; Dye y Jarman 2004; Little et al. 2009). Sin embargo, existen pocos estudios que evalúen la dinámica hídrica en sistemas boscosos naturales que han sido modificados por la invasión de especies exóticas leñosas (Takahashi et al. 2011; Sadeghi et al. 2017).



**Fig. 1.1.** Esquema de la dinámica hídrica.

Uno de los componentes más importantes del balance hídrico en los sistemas leñosos es la evapotranspiración, debido a que del total de agua de lluvia que llega a un ecosistema, un gran porcentaje se infiltra y vuelve a la atmósfera como agua evapotranspirada (Zhang et al. 1999; Calder y Dye 2001; Brauman et al. 2007, 2012). Cabe aclarar que el agua que se infiltra y sale del sistema por drenaje profundo suele representar una fracción muy pequeña del balance hídrico en los sistemas boscosos (Zhang et al. 1999). Por su parte, la evapotranspiración, incluye a la evaporación directa tanto del suelo como del agua interceptada por la vegetación, y además el agua transpirada por la vegetación, proceso hidrológico clave para la productividad primaria del sistema. Diferentes estudios muestran que el total de transpiración anual de los bosques está relacionado con el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) (Nosetto et al. 2005) y el Índice de Área Foliar (IAF) (Greenwood et al. 1982; Zhang et al. 1999). Estos índices junto a mediciones del contenido de agua en el suelo a lo largo del año hidrológico se utilizan como aproximaciones de la evapotranspiración anual de un sistema (Zhang et al. 1999; Putuhena y Cordery, 2000; Zamora Nasca et al. 2014). Otro componente importante en el balance hídrico es la escorrentía superficial, especialmente en sistemas con pendientes o suelos compactados (García-Martino et al. 1996; Chirino et al. 2006; Brauman et al. 2007).

La escorrentía superficial se produce debido a que en algunos sistemas no toda el agua de lluvia que llega al suelo se infiltra y por consiguiente un porcentaje de este agua puede escurrirse sobre la superficie hacia cauces de agua o zonas bajas en el terreno (Calvo-Cases et al. 2003). Generalmente, se genera cuando los suelos están saturados de agua o cuando la intensidad de la lluvia excede la capacidad de infiltración del suelo (Zhang et al. 1999). Todos estos componentes del balance hídrico pueden ser afectados por la vegetación leñosa exótica que reemplace a la nativa. En este sentido, se ha observado que las plantaciones forestales y los parches mono-dominantes de especies invasoras tienen una gran potencialidad de generar cambios en el ciclo hidrológico a distintas escalas (Zhang et al. 2001; Le Maitre et al. 2002; Kothiyari et al. 2004; van Wilgen et al. 2008). Por lo tanto, las plantas invasoras tienen la capacidad de modificar la redistribución de la precipitación a nivel de árbol (Sadeghi et al. 2017), pero también pueden alterar balances hídricos a nivel de parcela, e inclusive, cambiar el clima local o la hidrología de una región (Pejchar y Mooney 2009; Vilà y Hulme 2017). Estas alteraciones son el resultado de que las especies exóticas tienen la capacidad de cambiar las características estructurales (aéreas y subterráneas), morfológicas, fisiológicas y las tasas de transpiración respecto de la vegetación nativa dominante (Levine et al. 2003; Le Maitre et al. 2015). Los bosques invadidos o plantaciones que cubren grandes extensiones de tierra también pueden modificar la temperatura, rugosidad y albedo de la superficie vegetal (van Dijk y Keenan 2007). Sin embargo, estos efectos suelen ser ecosistema-dependiente, lo que complica la búsqueda de patrones generales (van Dijk y Keenan 2007).

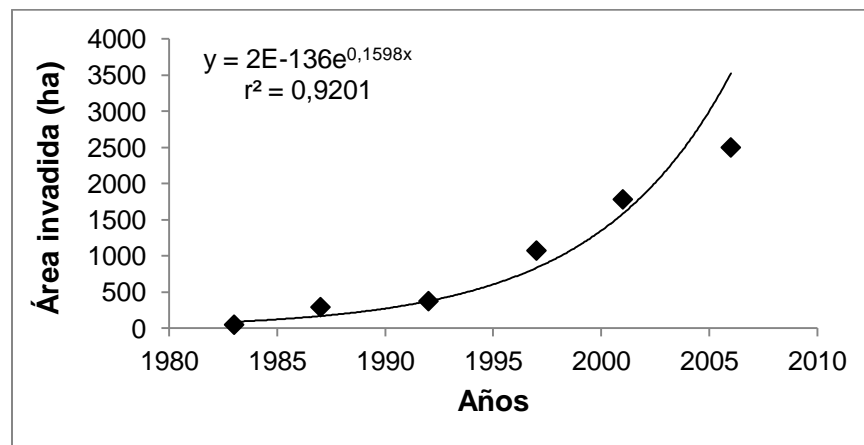
A nivel mundial el impacto más discutido de las invasiones biológicas sobre la eco-hidrología ha sido el incremento del consumo de agua por parte de este tipo de vegetación a escala de cuenca (Charles y Dukes 2008; van Wilgen et al. 2008; Pejchar y Mooney 2009). En este sentido, recientemente en un meta-análisis se indicó que las plantas exóticas invasoras exhibieron una mayor conductancia estomática respecto a las especies nativas en el sitio donde coexisten, lo que sugeriría un mayor consumo de agua (Cavaleri y Sack 2010). Entre las especies leñosas pertenecientes a los géneros *Pinus*, *Eucalyptus*, *Acacia*, *Prosopis* y *Tamarix* se encuentran muchas de las especies causantes de la reducción del rendimiento hídrico en diferentes biomas del mundo (Pejchar y Mooney 2009). Por ejemplo, en todo el territorio Sudafricano la invasión de plantas exóticas (e.g., *Acacia* spp., *Eucalyptus* spp., *Hakea* spp., *Pinus* spp., *Populus* spp.) reduce el escurrimiento superficial en un 7% (van Wilgen et al. 2008), y particularmente en los fynbos se ha documentado una reducción del 30% del rendimiento hídrico de cuencas (Le Maitre et al. 2002; Richardson y van Wilgen 2004; Pejchar y Mooney 2009). En Sudamérica, plantaciones forestales de *Pinus* spp. y *Eucalyptus* spp. mostraron un patrón similar sobre la hidrología del sistema (Jobbágy et al. 2011). Estas especies tienen el potencial de invadir



numerosos ambientes en la región (Zalba y Villamil 2002; Richardson et al. 2008; Giorgis y Tecco 2014; Urcelay et al. 2017), y sus impactos podrían ser aún mayores al invadir zonas con limitantes hídricas. En Argentina, en las sierras pampeanas de Córdoba, plantaciones de *Pinus* spp. generaron una reducción cercana al 50% del caudal base de arroyos (caudal en la estación seca) en comparación con pastizales naturales (Jobbágy et al. 2013). En resumen, los reemplazos de vegetación nativa, particularmente herbácea o arbustiva, por especies de árboles invasoras pueden modificar el balance hidrológico en forma significativa, disminuyendo principalmente la disponibilidad de agua en el suelo y arroyos, lo cual afecta la provisión de agua para la población (Jobbágy et al. 2004, 2008; Nosetto et al. 2005; Trabucco et al. 2008). Pocos estudios se han concentrado en evaluar los impactos eco-hidrológicos, generados por reemplazos de bosques nativos por bosques dominados por especies exóticas invasoras a escala de parche o parcela ( $m^2$ ) (Takahashi et al. 2011), y menos aún se ha explorado en sistemas con limitantes hídricas (Sadeghi et al. 2017). Asimismo, los estudios antes mencionados que estudiaron los efectos de invasiones a nivel de cuenca, no han tenido en cuenta los mecanismos internos (e.g. interacción precipitación-vegetación-suelo), responsables del patrón. En este sentido, resulta novedoso estudiar a escala de parche el impacto hídrico causado por una especie leñosa exótica que haya invadido un sistema boscoso con marcada estacionalidad hídrica.

Los sistemas montañosos cubren aproximadamente un 25% de la superficie terrestre, hospedan a un tercio de la diversidad de plantas terrestres y proveen agua a la mitad de la población mundial, por lo que el impacto de las invasiones biológicas en estos sistemas tiene gran relevancia para el bienestar humano actual y futuro (Le Maitre et al. 2002; Vilà et al. 2011; Richardson et al. 2014). En las últimas décadas, se han comenzado a estudiar los efectos de las plantas exóticas invasoras sobre la biodiversidad nativa, y sobre los flujos y contenidos de nutrientes en el suelo en sistemas montañosos de Argentina (Hoyos et al. 2010; Ayup et al. 2014; Aragón et al. 2014b). Sin embargo, son muy pocos los trabajos que han evaluado el impacto de las especies exóticas sobre la dinámica hídrica de estos sistemas, y los escasos estudios que existen se han enfocado a evaluar situaciones contrastantes de reemplazo de pastizales naturales por forestaciones con especies exóticas de uso maderero a escala de cuenca (Jobbágy et al. 2013), o han sido realizados a escala de parche en sistemas montañosos particulares como las Yungas tucumanas (Zamora Nasca et al. 2014). No obstante, aún no han sido abordados los mecanismos que subyacen a los impactos eco-hidrológicos generados por el reemplazo de bosques nativos por bosques invadidos por exóticas. Si bien se ha estudiado el rol de las precipitaciones (magnitud e intensidad de los eventos) en la partición de los flujos de agua en plantaciones (Putuhena y Cordery, 2000; Sun et al. 2015) y sistemas boscosos nativos (Magliano et al. 2016), poco se conoce lo que ocurre en sistemas invadidos. Al interactuar

las precipitaciones con la vegetación invasora, difiriendo ésta en su arquitectura y densidad de follaje respecto a la vegetación nativa, se podrían esperar cambios en la cantidad de agua que llega al suelo (de manera directa y por el fuste del árbol), y el agua que queda interceptada por el dosel y posteriormente se pierde por evaporación. En particular, los sistemas del Chaco Serrano de la provincia de Córdoba están sufriendo el avance de distintas especies exóticas, mayormente de origen Euroasiático, introducidas con fines ornamentales, hortícolas y de producción maderera (Giorgis 2011). En la actualidad, se han registrado 102 especies exóticas naturalizadas (11% del total de especies de plantas en los ambientes serranos), de las cuales 29 son leñosas (Giorgis et al. 2011). El Chaco Serrano, un sistema montañoso con una marcada estacionalidad climática, ocupa el 25% de la superficie provincial y adquiere gran importancia al proveer importantes bienes y servicios ecosistémicos. Particularmente, la relevancia de este sistema radica en la provisión de agua, ya que allí se asientan las cuencas de los principales ríos que abastecen al menos al 80% de la población de la provincia (Cingolani et al. 2010; Giorgis 2011). En este sistema se ha observado que la especie exótica invasora *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton (Oleaceae), considerada como una de las 100 especies invasoras más importantes del mundo (Cronk y Fuller 1995; Richardson y Resmánek 2011), posee una alta tasa de invasión (Fig. 1.2.; Hoyos et al. 2010; Gavier-Pizarro et al. 2012), lo cual pone en riesgo la provisión de bienes y servicios que brindan las comunidades vegetales nativas del Chaco Serrano.



**Fig. 1.2.** Aumento exponencial del área invadida por la especie exótica invasora *Ligustrum lucidum* durante el periodo 1983-2006 en el faldeo oriental de las Sierras Chicas de Córdoba, Argentina. Modificado de Hoyos et al. (2010).

*Ligustrum lucidum* (en adelante *Ligustrum*) es una especie leñosa originaria de China y fue introducida en la Argentina vía Europa durante los procesos migratorios de fines del siglo XIX (Madelón 2016; Montti et al. 2016, 2017), para uso ornamental. Esta especie se caracteriza por ser tolerante a la baja luminosidad, tener una alta densidad de hojas y caracteres funcionales indicadores de rápido crecimiento (Zeballos et al. 2014b). En consecuencia, tiene el potencial de establecerse tanto en lugares abiertos como cerrados, principalmente húmedos, en un amplio rango altitudinal de las sierras cordobesas, incluyendo bosques maduros, matorrales y zonas más degradadas (Tecco et al. 2007; Giorgis 2011; Hoyos et al. 2010; Cingolani et al. 2010; Zeballos et al. 2014a). Estas características intrínsecas de *Ligustrum* sugieren que podría estar ejerciendo fuertes efectos sobre la dinámica hídrica de los bosques del Chaco Serrano. A futuro, *Ligustrum* podría llegar a colonizar grandes sectores de las Sierras de Córdoba, transformándose en uno de los principales problemas ambientales de la región (Giorgis 2011). Dentro del Chaco Serrano, la presencia de grandes parches dominados por *Ligustrum* en el cordón este de las Sierras Chicas de Córdoba, cercanos a áreas de bosque nativo, representan una excelente oportunidad para estudiar los impactos de la invasión sobre el ecosistema nativo y su funcionamiento (Hoyos et al. 2010; Gavier-Pizarro et al. 2012). Dentro de este marco, esta tesis se enfoca en estudiar el rol de las precipitaciones, la vegetación, el suelo y algunos componentes de la dinámica hídrica a través de la comparación de bosques nativos dominados por la especie leñosa nativa *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (molle de beber) y bosques dominados por *Ligustrum* en el Chaco Serrano de las Sierras Chicas de Córdoba. De esta manera, se desea abordar los mecanismos involucrados en los posibles impactos que generan los bosques de *Ligustrum* sobre la biodiversidad vegetal nativa, las características físico-químicas del suelo y los procesos hidrológicos a escala de parche.

## **1.2. Objetivo General**

El objetivo general de esta tesis es analizar los cambios en la dinámica hídrica generados por la invasión de *Ligustrum lucidum*, evaluando el papel de los eventos de precipitación (magnitud e intensidad), la vegetación y el suelo en bosques del Chaco Serrano de Córdoba.

### 1.2.1. Objetivos Específicos

**Objetivo 1.** Comparar los sitios en términos de la variación del Índice de Vegetación Normalizado (como indicador de la productividad primaria neta aérea), Índice de Área Foliar (como indicador de la disponibilidad de luz), composición florística, estructura vegetal, biomasa de hojarasca y de raíces superficiales, propiedades físico-químicas del suelo superficial; y analizar las relaciones entre la riqueza de especies con el Índice de Área Foliar y propiedades del suelo entre parches de bosques nativos y parches invadidos por *Ligustrum lucidum*.

**Objetivo 2.** Cuantificar la partición de la precipitación, a escala de árbol y de parche, en relación a eventos de lluvia de diferentes magnitudes e intensidades. Por un lado, analizar la intercepción del dosel, la precipitación directa y la precipitación fustal en la especie nativa *Lithraea molleoides* y la especie exótica invasora *Ligustrum lucidum*. Por otro lado, analizar la redistribución de la precipitación directa en parches de bosques nativos y bosques dominados por *Ligustrum lucidum*.

**Objetivo 3.** Determinar la redistribución del agua en el suelo en parches de bosques nativos y bosques dominados por *Ligustrum lucidum*, evaluando los cambios en los procesos de infiltración/escorrentía superficial en distintos eventos de lluvias, y la variación del contenido de agua a lo largo del año a diferentes profundidades del suelo.

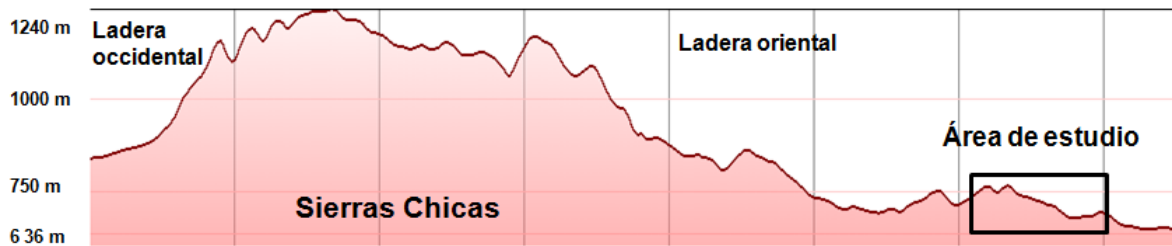
## 1.3. Metodología general

### 1.3.1. Área de estudio

#### 1.3.1.1. Descripción geológica

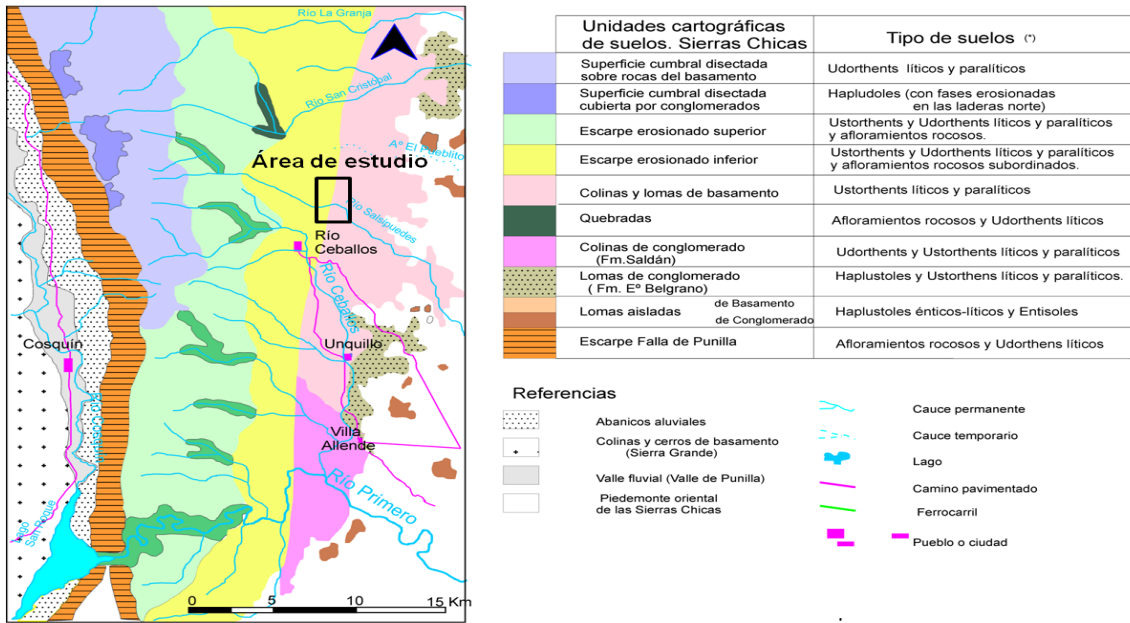
El presente trabajo se realizó en la ladera oriental de las Sierras Chicas de Córdoba ubicadas en el extremo oriental de la Provincia Geomorfológica de las Sierras Pampeanas (Cioccale 1999). El cordón se extiende en dirección N/NE-S/SO desde los -30.943 Norte y -31.334 Sur, y de Oeste a Este de los 64.412 a 64.129. Geológicamente, el sistema está integrado por diferentes unidades geomorfológicas escalonadas que responden a procesos erosivos. Predominan las rocas del basamento plutónico metamórfico, no obstante, en algunos sectores predominan remanentes de rocas sedimentarias cretácicas

y terciarias (Cioccale 1999). Estos bloques del basamento muestran un perfil marcadamente asimétrico (Fig. 1.3), con una ladera occidental escarpada presentando su mayor elevación en el cerro Uritorco (1950 m s.n.m), un cuerpo principal cuya altura promedio es de 1200 m s.n.m. y una vertiente oriental que presenta pendientes suaves que descienden progresivamente hasta el piedemonte oriental (500 m s.n.m) (Capitanelli 1979a; Carignano et al. 2014).



**Fig. 1.3.** Perfil de elevación de las Sierras Chicas de Córdoba y área de estudio de esta tesis. Modificado a partir Google Earth Pro.

El área de estudio se enmarca dentro de dos unidades geomorfológicas (*sensu* Cioccale 1999): el “Escarpe erosionado inferior” ubicado entre los 875-750 m s.n.m y caracterizado por tener pendientes entre 20-35% con ausencia de quebradas, y las “Lomas y colinas de esquisto y gneis esquistoso con calizas” que se extienden hacia el Este hasta los 500 m s.n.m. y se caracterizan por tener cerros con cimas agudas asimétricas, constituidas por afloramientos rocosos (Fig. 1.4). Los suelos son muy someros y alcanzan profundidades entre 10 a 40 cm, particularmente en las laderas con relieve más abrupto, debido a que se intensifican los procesos erosivos. En cambio, en zonas de menor pendiente los suelos son más profundos y se han formado por la acumulación de sucesivas capas aluviales o coluviales con texturas francas a arenosa franca, y con porcentajes de gravas y gravillas superiores al 20% (Sacchi y Beltramone 1999). En el área de estudio se reconocen taxonómicamente dos Ordenes de suelo: Entisoles y Molisoles (Cioccale 1999; Panigatti 2010). Los primeros abarcan la mayor parte de las pendientes medias y altas, mientras que los segundos, ocupan los sectores con menores pendientes, tales como fondo de valles y lomas bajas de conglomerados (Cioccale 1999).



**Fig 1.4.** Unidades cartográficas de suelo de las Sierras Chicas, el tipo de suelos y área de estudio de esta tesis. Modificado a partir de Cioccale (1999).

### 1.3.1.2. Descripción hidrológica

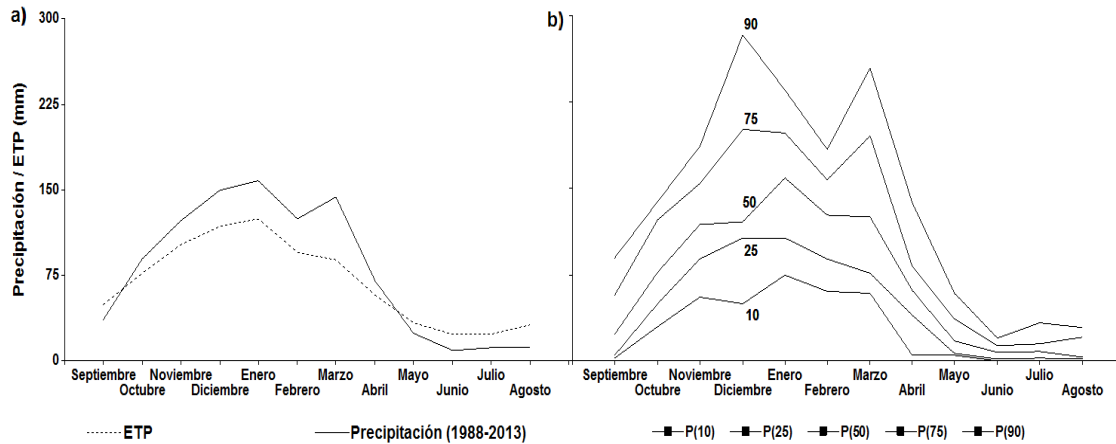
Hidrológicamente, el escurrimiento superficial y subterráneo de las cuencas de la ladera oriental de las Sierras Chicas forman parte de la vertiente oriental y pertenecen al gran sistema endorreico de la Laguna de Mar Chiquita (Cioccale 1999). Los ríos Pinto, Jesús María, Santa Catalina, Ascochinga, La Granja, Carnero (unión de los ríos La Granja y San Cristóbal), San Cristóbal y Salsipuedes nacen en este sector y se infiltran en el piedemonte, mientras que los ríos Ceballos, Cabana y Villa Allende pertenecen a la cuenca del Río Primero, el cual desemboca superficialmente en la Laguna Mar Chiquita. En el sector serrano el drenaje subterráneo está relacionado con las características del relieve, el espesor de la capa de roca meteorizada, la disposición de diaclasas y fisuras de las rocas, la cobertura vegetal y las condiciones climáticas. Las variaciones del relieve regulan la posición del nivel del agua subterránea, lo que permite que las quebradas más profundas mantengan cauces permanentes, mientras que los valles situados a mayor altitud y con pendientes menos pronunciadas tengan cauces temporarios (Cioccale 1999). Las fluctuaciones del nivel freático están reguladas por las variaciones estacionales de las precipitaciones. En la estación lluviosa se produce la saturación de los suelos y el aporte de agua precipitada permite el ascenso del nivel freático y la ocurrencia de vertientes. En consecuencia, se incrementan los caudales de los cauces permanentes y se activan los cauces temporarios. El agua que finalmente llega al piedemonte percola y se encuentra

con sedimentos permeables formados en su mayoría por arenas medias y finas, intercalados con capas de limo-arenoso y capas de gravas y rodados, y de esta manera, abastecen a los acuíferos en la llanura (Gerbaudo 1998; Cioccale 1999).

### **1.3.1.3. Descripción climática**

El clima de las Sierras chicas es templado y subhúmedo con una marcada estacionalidad (Capitanelli 1979b). El régimen de precipitaciones es de tipo monzónico, donde predominan las precipitaciones originadas por frentes de humedad provenientes del Atlántico, aunque también son frecuentes las precipitaciones de tipo convectivas (Vera et al. 2006; Dasso et al. 2014). El 80% de las precipitaciones se concentran en la estación cálida, entre octubre y abril, mientras que escasas precipitaciones caen en los meses más fríos (mayo-septiembre) (Luti et al. 1979; Capitanelli 1979b; De Fina 1992; Pasquini 2006). Cabe destacar que en la provincia de Córdoba, durante las últimas décadas, se han triplicado los eventos de precipitación que exceden los 100 mm (Dasso et al. 2014).

Particularmente, la porción del área de las Sierras chicas que abarca esta tesis presenta una temperatura media anual de 16,9°C, y una temperatura media del mes más frío y el mes más cálido de 10,2°C y 22,8°C, respectivamente (datos inéditos 2002-2011). La precipitación anual promedio, tomada durante los últimos 29 años, es de 968 mm pero con variaciones interanuales considerables entre 708 a 1516 mm (datos inéditos de la localidad de Salispuedes). Por su parte, la evapotranspiración potencial anual estimada utilizando valores de temperatura mensual y horas de luz según Thornthwaite (1948) es de 823 mm (Fig. 1.5a). Los meses más secos son junio, julio y agosto, pero el comienzo de la estación húmeda puede demorarse hasta noviembre o diciembre en años extremos (Fig. 1.5b).



**Fig. 1.5.** Características climáticas mensuales del área de estudio. (a) Lluvia promedio (línea sólida) y evapotranspiración potencial estimada (línea punteada). (b) Percentiles de lluvia mensual (indicados por un número sobre cada línea) del mismo conjunto de datos (1988-2016). Los datos de lluvia mensuales (1988-2016) y temperatura (2002-2011) fueron obtenidos de la estación meteorológica del Observatorio Salsipuedes y datos inéditos D. Gurvich.

#### 1.3.1.4. Descripción de la vegetación

La vegetación del Chaco Serrano (Cabrera 1976) se compone de un mosaico de fisonomías que incluye bosques abiertos y cerrados, matorrales, afloramientos rocosos y pastizales (Giorgis et al. 2011). El predominio de una u otra fisonomía tiene relación con las unidades geomorfológicas propuestas por Cioccale (1999), encontrándose los pastizales mayormente desarrollados en la zona cumbral, mientras que los bosques se encuentran principalmente restringidos a la zona de escarpe y piedemonte (Giorgis 2011). El Bosque Serrano tendría la potencialidad de desarrollarse a lo largo de todo el gradiente altitudinal sino fuese por incendios recurrentes que actúan como el principal agente estructurador de la vegetación en este sistema (Cingolani et al. 2008; Giorgis 2011). Además, existen otros factores estructuradores como el pastoreo de ganado doméstico, la explotación forestal y el aumento de las urbanizaciones (Gavier-Pizarro y Bucher 2004; Giorgis 2011). Sumado a estos cambios en el uso del suelo, dichas fisonomía presentan distintos grados de invasiones de plantas exóticas, siendo *Ligustrum lucidum* la especie más ampliamente distribuida y que representan una gran amenaza para la conservación de la vegetación serrana nativa (Tecco et al. 2006; Hoyos 2007; Giorgis et al. 2011; Hoyos et al. 2010; Zeballos et al. 2014a). Además de *Ligustrum*, están presentes otras especies arbóreas exóticas introducidas con fines ornamentales (*Pyracantha angustifolia* (Franch.) C.K.Schneid.), hortícola (*Prunus* spp., *Rosa* spp. y *Rubus ulmifolius* Schott) y para la producción de madera (*Pinus* spp.). Sin embargo, en las sierras también se encuentran



especies nativas de otras regiones fitogeográficas de Argentina que han empezado a expandir su área/rango de distribución. Entre dichas especies se encuentran los árboles *Phytolacca dioica* L., *Manihot grahamii* Hook. y *Jacaranda mimosifolia* D. Don, y dos especies de enredaderas *Vigna caracalla* (L.) Verdc. y *Dolichandra unguis-cati* (L.) L.G. Lohmann; sumado a la presencia del arbusto *Lantana camara* L. y del árbol *Schinus areira* L. que son especies consideradas como nativas, pero cuyo estatus en la región es dudoso (Giorgis 2011; Giorgis y Tecco 2014).

Las comunidades boscosas nativas más importantes en este sistema son las dominadas por *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Giorgis 2011), mientras que los bosques mono-dominantes de *Ligustrum* representan la comunidad de plantas exóticas más expandida en el paisaje. Esta tesis enfoca su análisis sobre la dinámica hídrica en estas dos comunidades boscosas mencionadas anteriormente (Fig. 1.6). En la comunidad nativa, la especie perennifolia *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. coexiste con otras especies leñosas subordinadas de hojas caducas o semi-caducas como *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm, *Condalia buxifolia* Reissek, y *Acacia praecox* Griseb. Por otro lado, la comunidad de “*Ligustrum-Lithraea*” (*sensu* Giorgis et al. 2017) incluye los bosques invadidos por *Ligustrum*, y se caracteriza por tener un escaso desarrollo del estrato arbustivo y herbáceo. Generalmente esta comunidad incluye especies nativas, aunque con menores abundancias relativas, destacándose las leñosas *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl., *Condalia buxifolia* Reissek, *Celtis ehrenbergiana* Klotzsch) Liebm., la gramínea *Oplismenus hirtellus* (L.) P. Beauv., y, entre las enredaderas, *Mandevilla pentlandiana* (A. DC.) Woodson y *Anredera cordifolia* (Ten.) Steenis.



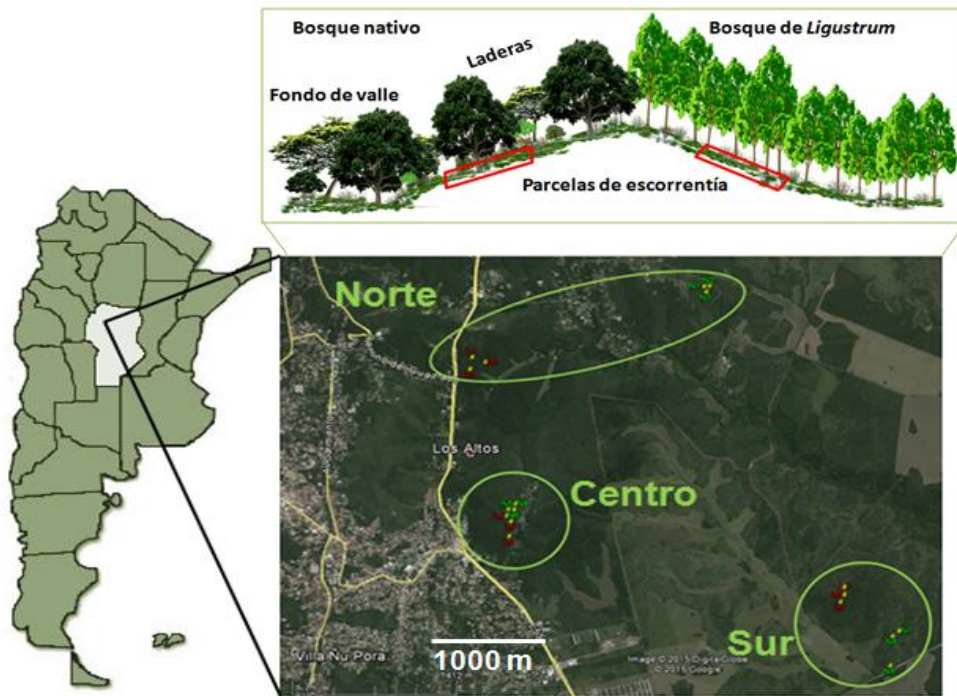
**Fig. 1.6.** Fotografías hemisféricas del dosel y del sotobosque de bosque nativo (izquierda) y de bosque dominado por *Ligustrum lucidum* (derecha). Se pueden observar las marcadas diferencias en estructura que presentan ambos bosques.

### 1.3.2. Diseño experimental y selección de los sitios

El diseño experimental requería tener sitios con las mismas características topográficas pero difiriendo principalmente en las características de la vegetación (i.e. bosques nativos y de *Ligustrum*). En una primera etapa, para seleccionar los sitios, se realizó una preselección de 58 sitios (37 bosques nativos y 21 exóticos) en zonas cercanas a las localidades de Salsipuedes y Río Ceballos, teniendo en cuenta las características topográficas (altitud, posición topográfica, orientación de ladera y pendiente), utilizando imágenes de Google Earth Pro. En cada uno de esos sitios se realizó un relevamiento a campo, en el cual se determinó la profundidad de suelo y resistencia a la penetración como indicador de compactación. A partir de esta preselección, se seleccionaron 18 sitios (nueve nativos y nueve invadidos por *Ligustrum*) con características topográficas similares. Cabe aclarar que el número de sitios estuvo limitado por ciertas capacidades operativas. Entre ellas, se destacó la logística para llevar los materiales con los que se realizaron las instalaciones necesarias, en particular las parcelas de escorrentía de 3 × 15 m para cumplir

con el objetivo 3. Además, como consecuencia de que algunas mediciones debían ser realizados durante el mismo día (humedad del suelo, mediciones de la partición de la lluvia etc.) para poder ser comparables entre sí, se consideró la cantidad máxima de sitios de ser muestreados en el transcurso de 12 horas (un día de campo), teniendo en cuenta la cercanía entre los sitios, su accesibilidad (inclusive en condiciones climáticas adversas), y el permiso permanente otorgado por los propietarios.

Con la finalidad de contemplar la variabilidad espacial, los sitios elegidos se ubicaron en tres áreas: Norte, Centro y Sur, las cuales están separadas a una distancia máxima de 5 km y abarcan alrededor de 20 km<sup>2</sup> (Fig. 1.7). Por un lado, en cada área se ubicaron distintas laderas, en las cuales se seleccionaron tres parches de bosques nativos y tres invadidos por *Ligustrum* (N= 18 parches). Dichos parches se presentan a una elevación de entre 640-753 m s.n.m., posición topográfica media y media-baja, orientación S-SE, alrededor de 17% de pendiente. Por otro lado, para cumplir con el objetivo específico 3, únicamente en el área Norte, se seleccionaron seis parches más en posiciones topográficas bajas, cada uno ubicado dentro de una micro-cuenca de aproximadamente 0,5 ha (tres de bosques nativos y tres invadidos por *Ligustrum*). En cada parche se midió la profundidad del perfil. Estos parches de bosque se encuentran a una elevación de entre 704-747 m s.n.m., y tienen una pendiente menor a 1%. Tanto los parches de laderas como los de fondo de valle presentan una cobertura con predominio arbóreo mayor al 70 % (Fig. 1.7). Si bien no se conoce con exactitud la historia de invasión de todos los sitios de *Ligustrum* seleccionados, se presume que esta especie invadió tanto en bosques cerrados favorecida por su característica de ser tolerante a la sombra, entre otras, como así también por su expansión en áreas abiertas (Hoyos et al. 2010). Dichas áreas fueron generadas por un conjunto de factores, destacándose el fuego, la extracción de madera, la ganadería y/o los desarrollos urbanísticos (también conocidos como “loteos”) abandonados (Gavier-Pizarro y Bucher 2004; Gavier-Pizarro et al. 2012). Utilizando el modelo de estimación de la edad de los árboles de *Ligustrum* propuesto por Gavier-Pizarro et al. (2012), el promedio de edad en todos los sitios ronda los 18 años, incluyendo ejemplares que superan los 38 años de edad. Respecto a los bosques nativos seleccionados, tampoco se conoce con precisión su edad, pero en un área de estudio cercana a la de la tesis, los bosques maduros dominados por *Lithraea molleoides* superarían los 60 años (Ferrero et al. 2017). Actualmente, el uso de suelos de los sitios (nativos y de *Ligustrum*) se corresponde con ganadería equina (sólo se registró la presencia de unos pocos caballos) en el área Norte y ganadería vacuna (baja carga y sólo en algunos meses del año) en el área Sur, mientras que en el área Centro únicamente se observó extracción de leña de manera esporádica.



**Fig. 1.7.** Localización de los 18 sitios en el área de estudio dentro de las 3 áreas de muestreo: Norte, Centro y Sur. Sitios representados con N (verde) y L (rojo) representan los bosques nativos y de *Ligustrum lucidum*, respectivamente. Las urbanizaciones que se observan en la parte izquierda y superior de la imagen corresponden a las localidades de Río Ceballos y Salsipuedes, respectivamente, ubicadas alrededor de 35km al noroeste de la ciudad de Córdoba. El esquema detalla los parches de bosques nativos y de *Ligustrum* del área Norte ubicados tanto en las laderas, con sus respectivas parcelas de escorrentías, como en posiciones topográficas bajas (fondos de valles).

En cada uno de los 18 parches ubicados sobre las laderas se demarcó un área de 20 × 20 m (parcela de estudio), en las cuales se midieron las distintas variables correspondientes para cumplir con los objetivos específicos 1 y 2. En el caso particular del objetivo 3, en el área Norte se construyó una parcela de material de 3 × 15 m dentro de cada parcela de estudio (N= 2 tipos de bosque × 3 réplicas = 6 parcelas; Fig. 1.7 y 1.8) para cuantificar la infiltración y escorrentía superficial de las laderas. A su vez el contenido de agua en el suelo, evaluado en el objetivo 3, se cuantificó tanto en los parches ubicados en laderas como en posiciones topográficas bajas (fondo de valles). El agua superficial se cuantificó en las parcelas de estudio ubicadas en las laderas en las tres áreas (Norte, Centro y Sur; N= 2 tipos de bosque × 9 réplicas= 18 parcelas). Sin embargo, para poder medir el contenido del agua en todo el perfil de suelo, particularmente en profundidad, no se pudieron utilizar las parcelas ubicadas en laderas, ya que presentaron suelos muy

someros. Por lo tanto, en el área Norte se buscaron parches en fondos de valles ubicados dentro de las micro-cuencas para medir el contenido del agua en todo el perfil, utilizando transectas de 15 m (N= 2 tipos de bosque × 3 réplicas= 6 transectas). En cada transecta se tomaron 3 sub-muestras (3 pozos × transecta) de contenido de agua en todo el perfil. Para facilitar la lectura, en adelante, los parches de bosque nativo dominados por *Lithraea molleoides* se denominarán “bosques nativos” y los parches dominados por *Ligustrum* se denominarán “bosques de *Ligustrum*”.



**Fig. 1.8.** Parcelas de infiltración/escorrentía

## Capítulo 2

### **2. Efectos de la invasión de *Ligustrum lucidum* sobre la vegetación nativa y las características físico-químicas del suelo en bosques del Chaco Serrano**

## 2.1. Introducción

Las especies invasoras son consideradas uno de los factores determinantes en la pérdida de biodiversidad y alteración de las funciones ecosistémicas en la mayoría de los biomas (Sala et al. 2000; Richardson y Rejmánek 2011; Richardson et al. 2014; Vilà y Hume 2017). A lo largo de los últimos siglos y particularmente bajo el contexto de un mundo globalizado, se han trasladado miles de plantas fuera de su rango de distribución natural con diversos propósitos (Richardson y Rejmánek 2011; Rejmánek y Richardson 2013). En el caso de plantas leñosas invasoras, la lista está liderada por aquellas que fueron introducidas principalmente con fines hortícolas (frutales), ornamentales y silvícolas (Richardson y Rejmánek 2011).

En la actualidad, las invasiones de plantas exóticas avanzan a tasas sin precedentes causando diferentes impactos a distintos niveles de organización (Vilà et al. 2011; Richardson et al. 2014). Por ejemplo, a nivel de especie se ha observado que pueden hibridizar con especies nativas, a nivel comunitario generalmente reducen la biodiversidad (alfa y/o beta), y a nivel ecosistémico pueden impactar cambiando la dinámica de los recursos (Mack et al. 2000; Brooks et al. 2004). En general, estos cambios son producidos por una única especie invasora que al tornarse dominante tiene la potencialidad de modificar rápidamente las características y funciones ecosistémicas claves de los ambientes que ha invadido (Hulme et al. 2013). Estos cambios tienen efectos tanto sobre las propiedades físicas del hábitat (i.e. disponibilidad de recursos y espacio físico) (Ayup et al. 2014) como la riqueza y abundancia relativa de las especies (Vilà et al. 2015), y en sus interacciones tróficas (Vilà y Hulme 2017). En conjunto, estos efectos tienen la capacidad de homogeneizar la biota, principalmente una homogenización taxonómica (Olden y Poff 2003; Olden y Rooney 2006), con implicancias en la pérdida de resiliencia del sistema invadido (Olden et al. 2004). Algunos autores han denominado a ese tipo de especies como “transformadoras” (*sensu* Richardson et al. 2000). Entre los diversos géneros de árboles y arbustos que incluyen especies consideradas “transformadoras”, se destacan *Acacia* spp., *Prosopis* spp., *Eucalyptus* spp., y *Pinus* spp., entre otras (ver Richardson y Rejmánek 2011). Dichas especies alcanzan grandes densidades, aumentando sustancialmente la biomasa aérea y subterránea, y logran abarcar grandes áreas del ecosistema donde invaden, generando importantes impactos sobre los procesos ecosistémicos (Richardson et al. 2000; Richardson y Rejmánek 2011). En este sentido, además de producir cambios drásticos en la estructura y dinámica de las comunidades de plantas nativas (Crooks 2002), la invasión de una especie exótica transformadora, puede alterar el ciclado de carbono y nutrientes del ecosistema (Vilá et al. 2011; Vilà y Hulme 2017). En general se ha observado que las plantas invasoras incrementan

significativamente tanto el contenido como el ciclado de carbono, nitrógeno y fósforo en el sistema planta-suelo (Liao et al. 2008, Ehrenfeld 2010). Sin embargo, hay trabajos que encuentran una disminución de nutrientes en dicho sistema invadido (Aragón et al. 2014b). Mientras que no se observa un patrón tan claro en otras variables como el contenido de cationes del suelo (Ehrenfeld 2010). En base a estos resultados, las especies invasoras tendrían el potencial de aumentar la productividad primaria y acelerar los ciclos biogeoquímicos del sistema invadido (Ehrenfeld 2010; Flombaum et al. 2017), aunque se ha observado que la magnitud de estos cambios es muy variable entre diferentes tipos de ecosistemas (Liao et al. 2008). Un punto escasamente estudiado aún, es si la invasión de una especie exótica, a través su efecto homogeneizador sobre la biota (Olden y Poff 2003; Olden y Rooney 2006), puede generar también una menor variabilidad en las propiedades físico-químicas del suelo.

Sudamérica presenta un número creciente de especies exóticas invasoras (Pauchard et al. 2004; Richardson y Rejmánek 2011). Sin embargo, en comparación con otras regiones del mundo, no existen muchos estudios que hayan analizado los impactos sobre las funciones ecosistémicas de las principales plantas invasoras (Vilà y Hulme 2017). Las especies leñosas invasoras de Sudamérica, muchas compartidas con Europa, Norte América, Australia y los Paleotrópicos, se distribuyen de forma continua desde zonas tropicales hacia lugares templados. No obstante, entre los árboles y arbustos invasores más representativos se distinguen dos nodos principales, el grupo de “especies tropicales” representado por *Spathodea campanulata*, *Clidemia hirta* y *Mimosa diplotricha*, y el grupo de “especies templadas” que está compuesto por *Pinus pinaster*, *Pinus radiata*, *Robinia pseudoacacia*, *Acacia melanoxylon* y ***Ligustrum lucidum*** (Richardson y Rejmánek 2011). *Ligustrum*, la especie invasora de interés en esta tesis, es originaria de zonas subhúmedas del este de Asia en dónde se encuentra en bajas densidades, no siendo una especie dominante en dichos ecosistemas (Montti et al. 2016). En Sudamérica, *Ligustrum* ha invadido un amplio rango climático incluyendo diferentes biomas, como bosques, matorrales y pastizales (Aragón y Morales 2003; Matthews 2005; Gavier-Pizarro et al. 2012; Guilhermetti et al. 2013). En Argentina, esta especie se encuentra invadiendo distintas eco-regiones como el bosque Chaqueño Serrano, las Yungas, el Espinal y los pastizales pampeanos (Dascanio et al. 1994; Ghera et al. 2002; Aragón y Morales 2003; Hoyos et al. 2010; Gavier-Pizarro et al. 2012; Torresín et al. 2013; Ayup et al. 2014). En los sistemas subtropicales de Argentina y Brasil se han documentado impactos negativos de *Ligustrum* sobre organismos nativos y recursos (e.g. luz y nutrientes) del sistema que invaden (Hoyos et al. 2010; Guilhermetti et al. 2013; Aragón et al. 2014b). Sin embargo, pocos estudios hacen referencia a los impactos de *Ligustrum* en sistemas semi-áridos o subhúmedos con una marcada estacionalidad climática (ver Hoyos et al. 2010; Furey et al.



2014), dónde podría sumarse el efecto de eventos climáticos puntuales como una sequía extrema, y de esta manera, los impactos de la invasión serían más graves en relación a los sistemas húmedos.

En las regiones invadidas, *Ligustrum* se presenta como una especie que tiene la capacidad de formar bosques mono-dominantes que alcanzan alturas de hasta 17 m (Aragón y Groom 2003). Esta especie tiene el potencial de generar grandes cambios en la biomasa aérea del sistema que invade. Por ejemplo, en bosques nativos de las Yungas tucumanas Flombaum et al. (2017) encontraron una relación positiva entre la biomasa aérea y la riqueza de especies de estas comunidades. Sin embargo, cuando estos bosques son invadidos por *Ligustrum* se observa que la biomasa aérea se triplica en forma independiente de la riqueza de especies (Flombaum et al. 2017). En este mismo sentido, Zamora Nasca et al. (2014) observaron mayores valores de Índice de Vegetación Normalizado (IVN) en bosques de las Yungas invadidos por *Ligustrum* respecto a bosques no invadidos, sugiriendo una mayor productividad primaria neta. Una característica de los bosques de *Ligustrum* es que tienen una estructura vertical y horizontal más homogénea que las comunidades boscosas donde invaden. Estos árboles generan un dosel denso, que una vez que alcanza el dosel de las especies arbóreas nativas, compite con esos árboles ya establecidos, y a su vez, crea condiciones de baja luminosidad que impide la regeneración de otras especies. De esta manera, se reduce la cobertura del sotobosque en sitios invadidos (Grau y Aragón 2000; Hoyos et al. 2010; Furey et al. 2014). En consecuencia, todos estos cambios en las propiedades físicas del hábitat pueden alterar la diversidad de distintas taxa, reduciendo la diversidad de árboles, arbustos y plantas trepadoras (Aragón y Morales 2003; Hoyos et al. 2010; Ferrero et al. 2017). Inclusive puede reducir el banco de semillas de especies nativas (Ferrerías et al. 2015). Sin embargo, poco se conoce sobre la manera en que las alteraciones en estructura, productividad y composición florísticas, registradas en bosques de *Ligustrum*, afectan los atributos físico-químicos del suelo, especialmente sus propiedades físicas (e.g. textura, densidad aparente, agua útil del suelo). Los pocos estudios que han evaluado los efectos sobre las propiedades químicas del suelo en Argentina (Zeballos et al. 2014a; Aragón et al. 2014b), han observado diferentes resultados asociados probablemente a las distintas regiones estudiadas. Así, en bosques del Chaco Serrano, Furey et al. (2014) no registraron cambios en el ciclado de nutrientes (i.e. patrones de descomposición), mientras que en bosques ribereños y en bosques de Yungas se registraron alteraciones en el ciclado de nutrientes (Dascanio et al. 1994; Aragón et al. 2014a). Particularmente, en los bosques de Yungas invadidos por *Ligustrum*, Aragón et al. (2014b) observó una disminución de los nutrientes del suelo, resultado contrapuestos al patrón general global (Liao et al. 2008).

En el Chaco Serrano de las Sierras Chicas, los bosques mono-dominantes de *Ligustrum* cubren grandes extensiones. Según Gavier-Pizarro et al. (2012) un 20% de los bosques de la ladera Este del cordón de Sierras Chicas están invadidos por *Ligustrum*, área que engloba a los sitios seleccionados en esta tesis. Se conoce que esta especie se propaga de manera sexual y vegetativa, y tiene un rápido crecimiento, lo que le proveería una ventaja competitiva sobre las especies nativas (Zeballos et al. 2014b). En consecuencia, se espera que siga aumentando su distribución con la potencialidad de invadir todo el cordón de las Sierras Chicas (Tecco et al. 2007; Hoyos et al. 2010; Gavier-Pizarro et al. 2012). Por lo tanto, resulta de suma importancia evaluar los impactos de la invasión de *Ligustrum* en estos sistemas marcadamente estacionales. Cabe aclarar que los resultados de este capítulo además servirán para caracterizar los sitios de estudio, y de esta manera, poder evaluar los impactos de *Ligustrum* sobre la redistribución de los flujos de agua en los próximos capítulos, permitiendo una interpretación global de los resultados.

## 2.2. Objetivos

En este capítulo se pretende comparar los sitios en términos de la variación del Índice de Vegetación Normalizado (como indicador de la productividad primaria neta aérea), Índice de Área Foliar (como indicador de la disponibilidad de luz), composición florística, estructura vegetal, biomasa de hojarasca y de raíces superficiales, propiedades físico-químicas del suelo superficial; y analizar las relaciones entre la riqueza de especies con el Índice de Área Foliar y propiedades del suelo entre parches de bosques nativos y parches invadidos por *Ligustrum lucidum*. Específicamente, en este capítulo se propuso responder las siguientes preguntas: 1) entre los bosques nativos y los bosques de *Ligustrum*, ¿Cómo varía temporal y espacialmente el Índice de Vegetación Normalizado (IVN), como indicador de productividad primaria; y el Índice de Área Foliar (IAF), como indicador de la disponibilidad lumínica que llega al sotobosque?; 2) ¿Cómo cambia la composición florística (tanto a nivel de especies como de formas de vida) y la estructura de la vegetación?; 3) ¿Se modifica la biomasa de hojarasca, la biomasa de raíces superficiales, y las propiedades físico-químicas del suelo y su variabilidad entre los tipos de bosque?, y, por último, 4) ¿Son la disponibilidad lumínica y el agua útil del suelo (i.e. agua disponible o potencialmente extractable por las plantas en la zona de crecimiento radical) condicionantes de la riqueza de plantas vasculares?

### 2.3. Hipótesis y predicciones

La invasión por parte de plantas leñosas genera alteraciones en las propiedades tanto físicas del hábitat como físico-químicas del suelo, que a su vez, repercuten alterando localmente la biodiversidad vegetal. En los bosques de *Ligustrum* se espera que la gran productividad primaria genere una menor disponibilidad lumínica (a través del cierre del dosel) y una reducción del contenido superficial de carbono y nutrientes (a través de una mayor utilización de recursos del suelo). Además, se espera una homogeneización de la estructura del bosque y menor riqueza de especies de distintas formas de vidas de plantas en los bosques de *Ligustrum*. A su vez, se predice que la riqueza de especies se relacione de manera negativa con el Índice de Área Foliar (disponibilidad de luz) y positiva con el agua útil de los suelos (propiedad hídrica del suelo).

### 2.4. Materiales y métodos

#### 2.4.1. Indicadores de productividad primaria neta y luminosidad

Se obtuvieron datos del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) para cada tipo de bosque en cada una de las áreas (Norte, Centro y Sur;  $N = 2 \times 3 = 6$ ) durante el período de agosto de 2014 a septiembre de 2016 con una resolución espacial de  $250 \times 250$  m y temporal de 16 días. Se utilizó la plataforma Modis Subset (<https://daac.ornl.gov/MODIS/modis.shtml>). El IVN es un índice espectral que resulta de la combinación de las reflectancias de las bandas del rojo y el infrarrojo cercano (645 y 858 nm respectivamente) y se relaciona con la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por los tejidos verdes (Potter et al. 1993; Di Bella et al. 2004). Es decir, este índice integra dos aspectos claves del comportamiento espectral de los tejidos fotosintéticos. Por un lado, la baja reflectancia en longitudes de onda correspondiente al rojo se relaciona con la absorción por parte de la clorofila. Por otro lado, la alta reflectancia en la porción del infrarrojo cercano se relaciona con la estructura del mesófilo de las hojas (Paruelo 2008). Por lo tanto, el IVN es un buen estimador de la ganancia de carbono o productividad primaria neta aérea (PPNA; Monteith 1972). Diversos trabajos han estudiado la relación IVN y PPNA en distintos ecosistemas del mundo, encontrando fuertes correlaciones entre ambas variables (Paruelo et al. 1997; Xiao y Moody 2004; Piñeiro et al. 2006). Por otro lado, se calcularon las diferencias relativas de IVN entre la cobertura nativa y exótica basado en Zamora Nasca et al. (2014), tomando como referencia el bosque nativo:

Diferencia relativa =  $(\text{IVN } \textit{Ligustrum} - \text{IVN nativo}) / \text{IVN nativo}$ .

El Índice de Área Foliar (IAF), relación entre la superficie de hojas y la superficie de terreno, se midió a lo largo del año en los 18 sitios de manera mensual, desde octubre de 2014 a septiembre de 2016, con un medidor de LAI 2000 Li-Cor. Este índice se lo utilizó como un indicador de la disponibilidad de luz que atraviesa el dosel del estrato arbóreo (te Beest et al. 2015). Sin embargo, también se lo suele asociar con la biomasa vegetal, indicador que será utilizado más adelante en el capítulo 3 de esta tesis. Por lo tanto, el IAF resulta una medición complementaria al IVN y, a su vez, permite una caracterización más detallada de las propiedades del hábitat de cada uno de los sitios ya que cada medición toma un área de 20 × 20 m. Cabe mencionar que se descartó la medición de febrero de 2015 debido a problemas con el instrumental.

#### **2.4.2. Composición y abundancia relativa de las especies y formas de vida**

En febrero de 2016 se realizaron censos completos de plantas vasculares en las parcelas de estudio de 20 × 20 m, registrándose la composición florística y abundancia relativa de las especies. Para esta última variable, se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de cada especie (desde 0, 1, 2, 3, 5, 8, 10, y desde aquí con rangos de incrementos cada 5%, hasta 100%). Para la nomenclatura de las especies se utilizó a Zuloaga et al. (2008) y su actualización on-line ([www.darwin.edu.ar](http://www.darwin.edu.ar)). A su vez, se agruparon las especies según su forma de vida basado en Giorgis et al. (2011) (Listado de especies en Apéndice 1.1). Las formas de vida consideradas fueron: árboles, arbustos, hierbas (agrupando hierbas anuales, hierbas perennes caducifolias, hierbas perennes siempre-verdes), gramíneas (agrupando gramínoideas y gramíneas en mata), enredaderas, helechos, epífitas y cactáceas.

#### **2.4.3. Estructura de la vegetación**

En febrero y marzo de 2016 se registró la altura máxima de cada tipo de bosque con una vara plástica telescópica graduada y se midió la estructura vertical del sotobosque con el método de puntos de intercepción detallado en Mostacedo y Fredericksen (2000). Este método utiliza una varilla graduada, la cual se coloca en forma vertical para registrar la vegetación que se intercepta en las diferentes alturas. Específicamente, se midió el número de toques por estrato a lo largo de una transecta de 20 m localizada diagonalmente en cada parcela de trabajo (10 mediciones por transecta). Se consideraron 4 estratos: herbáceo bajo (0-0,5 m), herbáceo alto (0,5-1 m), arbustos (1-3 m), árboles (3-5 m). Con estos datos se calculó el “porcentaje de cobertura por estrato del sotobosque = (número de toques por estrato / total de toques)\*100”.

#### **2.4.4. Biomasa de hojarasca y de raíces superficiales**

En febrero de 2016, se tomó en cada uno de los sitios una muestra de hojarasca en una micro-subparcela de 0,05 m<sup>2</sup>. Las muestras se secaron en una estufa a 60°C durante 48 h y luego se midió la biomasa seca expresada como g m<sup>-2</sup>. Para cuantificar la biomasa de raíces superficiales (0-10 cm), expresada como g m<sup>-2</sup>, se tomó una muestra de suelo con un cilindro (0,008 m<sup>2</sup> de área de base × 10 cm de altura) en cada uno de los sitios, que se tamizó en una malla de 2 mm para separar el suelo de las raíces, las cuales fueron secadas en estufa a 60°C durante 48 h. Posteriormente se separaron las raíces según su tamaño: raíces gruesas (> 1mm diámetro) y finas (< 1mm diámetro). Finalmente, se pesó cada fracción en una balanza de precisión (± 1 mg). La biomasa total resultó de la suma de la biomasa de raíces gruesas y finas.

#### **2.4.5. Variables físico-químicas del suelo**

Para medir la textura se tomó una muestra compuesta de suelo (10 submuestras a 0-10 cm) para cada tipo de bosque en cada una de las áreas (Norte, Centro y Sur; N= 2 × 3 = 6). Luego se enviaron las muestras al Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra (CICTERRA, CONIET-UNC) donde se determinó la textura mediante un analizador de partículas por difracción computarizado. Posteriormente, se identificó la clase textural del suelo en base al calculador virtual del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA) (<https://www.nrcs.usda.gov>). Para el resto de las variables detalladas a continuación, se tomaron nueve réplicas por tipo de bosque (N= 2 × 9 = 18). En cada uno de los 18 sitios se recolectaron tres muestras de suelo para medir densidad aparente (una muestra en el perfil del suelo entre 0-5 cm y dos submuestras entre 0-10 cm) mediante el método del cilindro (Grossman y Reinsch 2002). Además, se tomaron 10 mediciones de resistencia a la penetración en la superficie del suelo (en el primer centímetro de suelo) mediante un penetrómetro de cono modelo INTA Villegas (ver hand-push penetrometer en Lowery y Morrison 2002). A su vez, por sitio se tomaron 10 medidas (submuestras) de profundidad de suelo del horizonte A (sin fragmentos de rocas) y otras 10 mediciones (submuestras) contabilizando todo el perfil (i.e. suelo y fragmentos de roca) contemplando las variaciones microtopográficas de la parcela de trabajo. En ambos casos se utilizó una barra de hierro (Zeballos et al. 2014a). Posterior a la medición de profundidad del horizonte A del suelo, la cual arrojó resultados de suelos muy someros, se decidió extraer en cada sitio 10 submuestras de suelo de 0-5 cm de profundidad en puntos al azar, con las cuales se obtuvo una muestra compuesta representativa de cada sitio. Dichas muestras se trasladaron al laboratorio donde se secaron a 40°C durante 48 h y luego se tamizaron por malla de 2 mm para su posterior análisis físico-químico. En cada

muestra compuesta se determinó el contenido de carbono (C) y nitrógeno (N) total del suelo con un analizador elemental Perkin Elmer 2400 serie II, fósforo (P) disponible con bicarbonato de sodio (P-Olsen) mediante un autoanalizador Smartchem 200 Westcoscientific. También se cuantificó el pH y la conductividad eléctrica (CE) en extracto acuoso 1:2,5 y 1:5 respectivamente, según lo descrito por Sparks et al. (1996). Una fracción de cada muestra de suelo se envió al Laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Córdoba para la determinación de cationes intercambiables ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  y  $\text{K}^+$ ) por espectrometría atómica. Allí, también se determinaron las propiedades hídricas capacidad de campo y punto de marchitez permanente mediante el método de las placas de presión de Richards (Hanks 1992). El agua útil se calculó como la diferencia entre estas dos últimas variables. A campo, se midió la repelencia al agua de los suelos, una propiedad relacionada con la reducción de la afinidad de los suelos por el agua (Doerr et al. 2000), mediante un test de “tiempo de penetración de gota” descrito en Lewis et al. (2006). Para ello, se cuantificó el tiempo expresado en segundos (s), que demora una gota en infiltrar en el suelo utilizando un cronómetro. Se consideró el promedio de 20 puntos al azar en cada uno de los sitios.

#### **2.4.6. Análisis de datos**

Con el objetivo de analizar la variación temporal del IVN y IAF entre bosques nativos y bosques de *Ligustrum* se realizó, para la primera variable, un modelo lineal generalizado (GLM) tomando como efectos fijos al tipo de bosque (Nativo vs. *Ligustrum*) y al tiempo (todas las fechas), y para la segunda, se utilizó un modelo mixto (GLMM) tomando como efectos fijos al tipo de bosque (Nativo vs. *Ligustrum*) y al tiempo (todas las fechas), y como efecto aleatorio a los sitios anidados dentro de cada área (Sur, Centro y Norte). Además, se calcularon los coeficientes de variación (CV%) del IVN y al IAF de cada una de las dos temporadas medidas (octubre 2014-septiembre 2015 y octubre 2015-septiembre 2016) para poder comparar la variabilidad interanual.

Las diferencias en la composición florística entre los bosques nativos y los de *Ligustrum* se analizaron a través del análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés) basado en el índice de similitud/disimilitud de Bray-Curtis, considerando la presencia y abundancia relativa de las especies en cada uno de los 18 sitios. Se eliminaron las especies de aparición única en los censos florísticos. Para analizar si las diferencias fueron significativas en la composición de especies entre los tipos de bosques, se usó un análisis de similitud a una vía (ANOSIM; Clarke y Warwick 2001). ANOSIM es un procedimiento basado en matrices de similitud/disimilitud de Bray-Curtis

utilizado para testear la hipótesis nula de que no hay diferencias en la composición de especies entre dos o más grupos.

Las diferencias en la riqueza, abundancia relativa de las especies según su forma de vida, y altura entre bosques nativos y bosques de *Ligustrum*, fueron analizadas utilizando modelos mixtos (GLMM), para lo cual se seleccionó al tipo de bosque (Nativo vs. *Ligustrum*) como efecto fijo y como efecto aleatorio a los sitios anidados dentro de cada área (Sur, Centro y Norte). Para la riqueza se asumió una distribución de Poisson. En el caso particular de las cactáceas, no se pudo realizar ningún análisis, ya que en los bosques de *Ligustrum* se registró sólo una especie en un único sitio.

Las diferencias entre los tipos de bosque en cuanto a la biomasa de hojarasca, biomasa de raíces superficiales (total, gruesas y finas), y las propiedades físico-químicas del suelo superficial se analizaron a través de un modelo mixto (GLMM) tomando al tipo de bosque (Nativo vs. *Ligustrum*) como efecto fijo y como efecto aleatorio a los sitios anidados dentro de cada área (Sur, Centro y Norte). En el caso particular de la textura se realizó una prueba-*t* dado que sólo se tomaron 3 réplicas por tipo de bosque. Se corrigió la heterogeneidad de varianza en los casos que fueron necesarios, utilizando la función VarIdent (Zuur et al. 2009). Además, se calculó el coeficiente de variación (CV) del pH, la CE, el contenido de carbono y los nutrientes del suelo, en cada tipo de bosque, como indicador de la variabilidad intra-bosques. Finalmente, se calculó la diferencia entre el coeficiente de variación de cada variable en bosques nativo y de bosques de *Ligustrum* (Diferencia = % CV Nativo - % CV *Ligustrum*) como indicador de la magnitud de dicha diferencia.

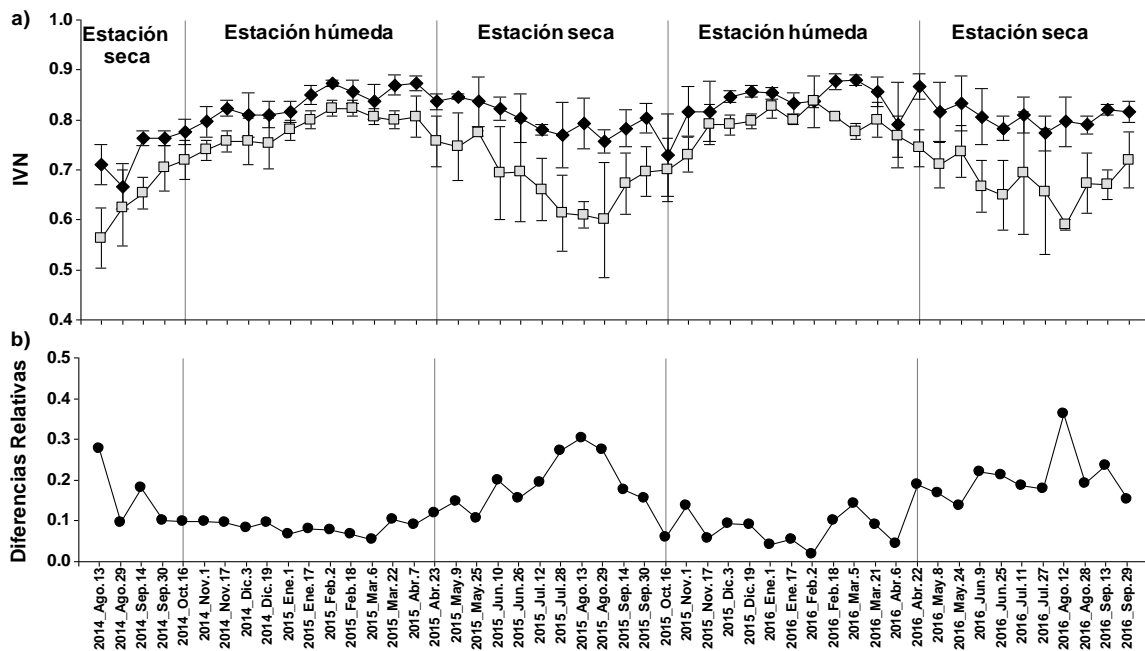
La relación entre la riqueza de especies con el Índice de Área Foliar (disponibilidad de luz) y el agua útil del suelo (propiedad hídrica del suelo) se analizó a través de correlaciones de Pearson, tanto para los bosques en conjunto como para cada uno de los tipos de bosques por separado, teniendo en cuenta los 18 sitios de estudios. Para el IAF se utilizó el valor promedio de todas las mediciones (desde octubre de 2014 a septiembre de 2016) por sitio. El agua útil en el suelo se seleccionó como un indicador de las propiedades hídricas del suelo, ya que integra la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente.

Todos los datos de este capítulo se analizaron utilizando la versión 3.2.2 de R (R Development Team 2012) y considerando un nivel de significancia  $p \leq 0,05$ .

## 2.5. Resultados

### 2.5.1. Variación del Índice de Vegetación Normalizado e Índice de Área Foliar

Los bosques de *Ligustrum* mostraron valores de IVN significativamente superiores que los bosques nativos en los dos periodos de crecimiento estudiados (octubre 2014-septiembre 2015 y octubre 2015-septiembre 2016) ( $t = 26,8$ ;  $gl = 99$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 2.1a). Las diferencias relativas fueron siempre positivas, con excepción de una fecha (02/02/2016) que no se observaron diferencias (Fig. 2.1b). Especialmente, los meses de la estación seca (mayo-septiembre) fueron los que mostraron mayores diferencias relativas, confirmando que los bosques de *Ligustrum* tuvieron valores de IVN más altos respecto a los bosques nativos. En las dos estaciones de crecimiento consideradas, el coeficiente de variación (CV) exhibió una variabilidad interanual del IVN mayor en los bosques nativos (CV de 9,35% en 2014-2015 y 9,07% en 2015-2016), valores que doblaron a los correspondientes a los bosques de *Ligustrum* (CV de 4,14% en 2014-2015 y 4,46% en 2015-2016).



**Fig. 2.1.** (a) Índice de Vegetación Normalizado (IVN; media y desvío estándar) de los bosques nativos (N= 3; cuadrado gris) y bosques de *Ligustrum* (N= 3; rombo negro) en cada área Norte, Centro y Sur durante el periodo de agosto de 2014 a septiembre de 2016 con una resolución espacial de 250 × 250 m y temporal de 16 días. (b) Diferencias relativas de IVN entre la cobertura nativa e invasora durante el período de agosto de 2014 a septiembre de 2016 (Diferencia relativa =  $(IVN_{Ligustrum} - IVN_{nativo}) / IVN_{nativo}$ ). Las líneas grises verticales separan la estación húmeda (octubre-abril) y la estación seca (mayo-septiembre).



El índice de área foliar (IAF) siguió un patrón similar al del IVN, es decir valores superiores en bosques de *Ligustrum* respecto a los nativos, alcanzando una diferencia promedio de 43 % a largo del periodo muestreado (octubre 2014-septiembre 2016) ( $t = 17,4$ ,  $gl = 373$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 2.2). El IAF varió entre 1,73 y 3,55 en bosques nativos y entre 3,4 y 5,7 en los de *Ligustrum*. El coeficiente de variación (CV) exhibió una variación interanual del IAF mayor en los bosques nativos (CV de 19,37% en 2014-2015 y 20,05% en 2015-2016) respecto a los bosques de *Ligustrum* (CV de 15,12% en 2014-2015 y 13,06% en 2015-2016).

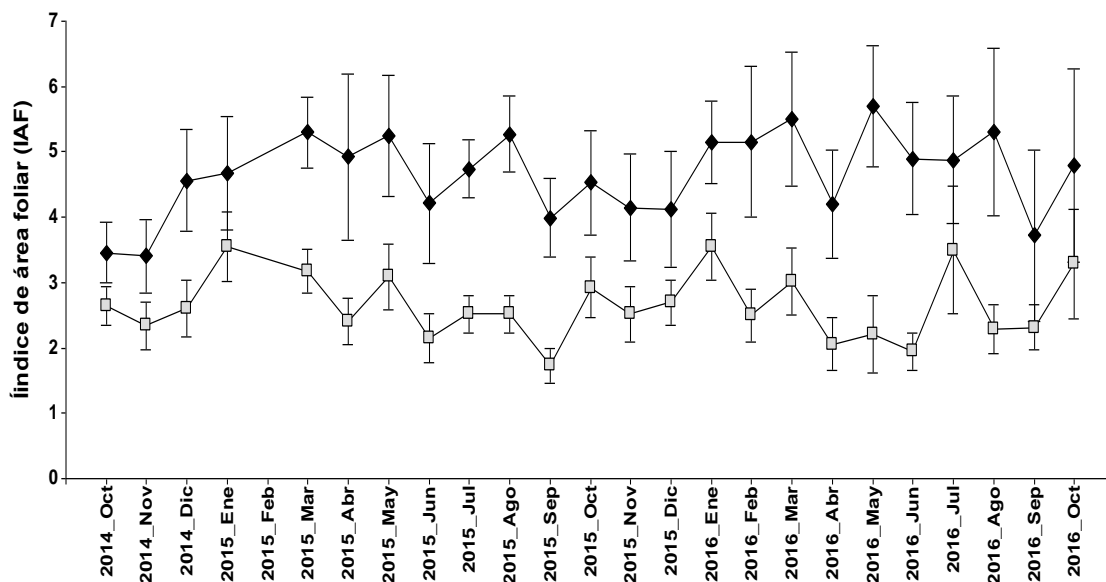
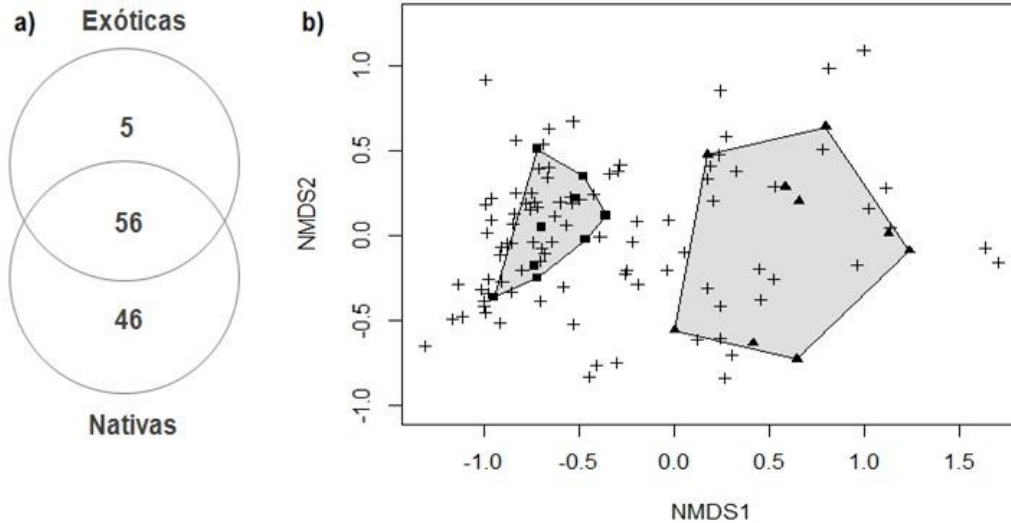


Fig. 2.2. Media y desvío estándar del Índice de Área Foliar (IAF) de los bosques nativos (N= 9; cuadrado gris) y bosques de *Ligustrum* (N= 9; rombo negro) desde octubre de 2014 a septiembre de 2016.

### 2.5.2. Composición florística (especie específica y formas de vida) y la estructura de la vegetación

Un total de 107 especies de plantas fueron registradas en las 18 parcelas (Anexo 1.1), de las cuales 96 fueron especies nativas y 11 (10,3%) exóticas. Del total, se encontraron 56 especies compartidas entre los bosques nativos y los de *Ligustrum*, mientras 46 especies se registraron solamente en los bosques nativos y 5 especies en los bosques de *Ligustrum* (Fig. 2.3a). La composición florística en el espacio multivariado (NMDS; Fig. 2.3b) exhibió

una separación entre los bosques nativos (en el extremo negativo del eje) y la composición de los de *Ligustrum* (en el extremo positivo del eje). Esta segregación fue confirmada por el análisis de similitud (ANOSIM) que registró diferencias significativas en la composición florística entre bosques ( $p < 0,05$ ).



**Fig. 2.3.** (a) Diagrama de Venn de la riqueza de especies nativas y exóticas registradas en bosques del Chaco Serrano. (b) Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la matriz de los 18 sitios  $\times$  107 especies en bosques nativos ( $N = 9$ ) y bosques de *Ligustrum* ( $N = 9$ ). El valor de stress fue de 0,1. Las cruces representan a las especies, los cuadrados a los bosques nativos y los triángulos a los bosques de *Ligustrum*.

La riqueza media registrada en los bosques de *Ligustrum* ( $22,44 \pm 7,76$  especies) fue significativamente menor ( $Z = 36,41$ ;  $gl = 14$ ;  $p < 0,001$ ) que la observada en los bosques nativos ( $47,44 \pm 6,42$ ). Las especies más abundantes en los bosques nativos fueron las leñosas *Lithraea molleoides* (54%, cobertura relativa), *Acacia praecox* (10%), *Condalia buxifolia* (9%), *Lantana camara* (8%), *Celtis ehrenbergiana* (5%), y entre las no leñosas se registró a la gramínea *Oplismenus hirtellus* (28%) y a la hierba *Sida rhombifolia* (5%). Las especies más abundantes en los bosques invadidos fueron los árboles exóticos *Ligustrum* (96%), *Melia azedarach* (6%) y *Morus alba* (5%), y entre las no leñosas, la gramínea *Oplismenus hirtellus*, fue la especie que mayor cobertura relativa presentó, alcanzando apenas un promedio de 2%. De las 10 especies exóticas registradas, los árboles *Ligustrum lucidum*, *Morus alba* y *Gleditsia triacanthos*, la enredadera *Asparagus setaceus* y la hierba *Talinum paniculatum*, se encontraron presentes en los dos tipos de bosques. En cambio, la especie exótica arbórea *Melia azedarach* se encontró únicamente

en bosques invadidos, mientras que las exóticas que sólo se registraron en bosques nativos fueron el árbol *Ulmus pumilia*, y las hierbas *Cynoglossum amabile*, *Duchesnea indica* y *Sonchus oleraceus*.

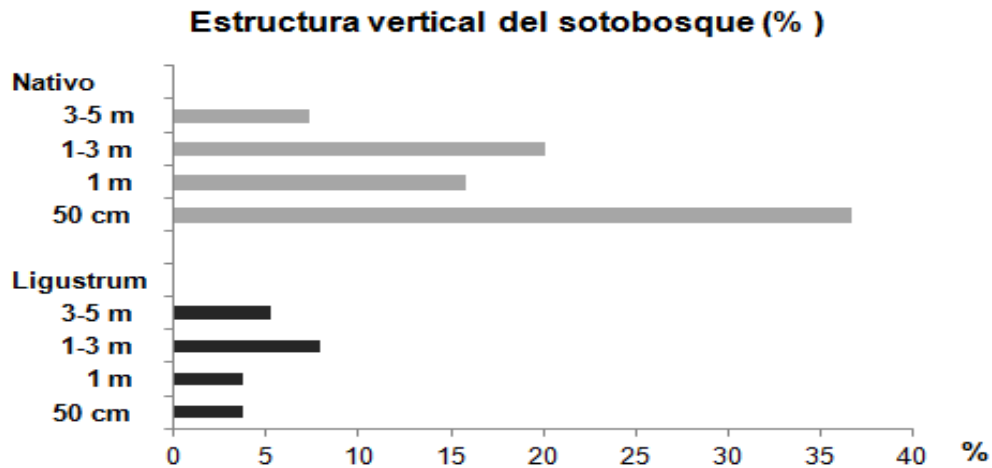
Las abundancias relativas de las formas de vida variaron entre los bosques nativos y los de *Ligustrum* (Tabla 2.1). Se observó una disminución significativa de los valores medios en la abundancia de arbustos, hierbas, gramíneas y enredaderas en los bosques de *Ligustrum*, mientras que la abundancia de árboles y helechos no varió significativamente entre los dos tipos de bosques (Tabla 2.1).

**Tabla 2.1.** Cobertura relativa (media y desvío estándar) de las formas de vidas de las plantas registradas en bosques nativos (N = 9) y bosques de *Ligustrum* (N = 9). A: árboles, AR: arbustos, H: hierbas (agrupando hierbas anuales, hierbas perennes caducifolias, hierbas perennes siempre-verdes), E: enredaderas, G: gramíneas (agrupando graminoides y gramíneas en mata), HE: helechos y EP: epífitas.

Formas de vida	Nativo		<i>Ligustrum</i>		p
	Media	DE	Media	DE	
Árboles	88,02	22,08	99,8	6,42	ns
Arbustos	37,3	18,55	0,61	0,76	***
Hierbas	13,37	4,37	1,09	1,6	***
Enredaderas	8,48	6,35	0,72	0,57	**
Gramíneas	65,04	14,36	2,28	2,06	***
Helechos	0,2	0,1	0,13	0,05	ns
Epífitas	0,12	0,04	0,1	0	ns

\*,  $p < 0,05$ ; \*\*,  $p < 0,01$ ; \*\*\*,  $p < 0,001$ ; ns =  $p > 0,05$ .

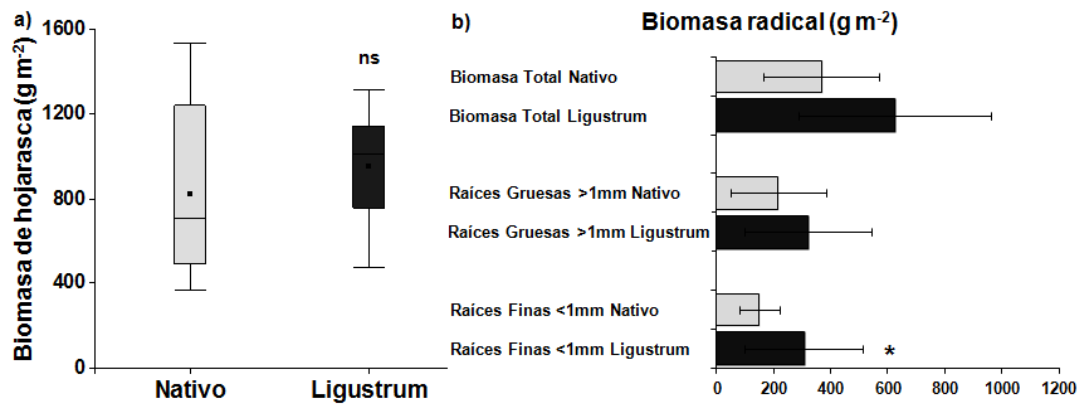
La altura máxima de los árboles resultó mayor en los bosques de *Ligustrum*, en dónde alcanzaron un valor promedio de 11,2 m, mientras que los bosques nativos alcanzaron en promedio 8,2 m ( $t = 27,16$ ;  $gl = 14$ ;  $p < 0,001$ ). Respecto a la estructura vertical del sotobosque, el método de puntos de intercepción exhibió una reducción de los estratos en los bosques de *Ligustrum*, especialmente hasta los tres metros de altura, correspondientes a la vegetación herbácea y arbustiva (Fig. 2.4).



**Fig. 2.4.** Estructura vertical del sotobosque (%) de los bosques nativos (N = 9; barra gris) y los bosques de *Ligustrum* (N = 9; barra negra).

### 2.5.3. Biomasa de hojarasca y raíces superficiales

La biomasa de hojarasca no varió significativamente entre los tipos de bosque ( $t = -0,82$ ;  $gl = 14$ ;  $p = 0,42$ ; Fig. 2.6). Por otro lado, el tipo de bosque no tuvo un efecto significativo sobre la biomasa total de raíces ( $t = -1,97$ ;  $gl = 14$ ;  $p = 0,07$ ; Fig. 2.7). Cuando se analizó la biomasa de raíces según su tamaño, la fracción fina aumentó significativa en los bosques de *Ligustrum* ( $t = -2,17$ ;  $gl = 14$ ;  $p = 0,047$ ), pero no se encontró un cambio significativo en la fracción gruesa ( $t = -1,12$ ;  $gl = 14$ ;  $p = 0,28$ ).



**Fig. 2.5.** (a) Biomasa de hojarasca ( $\text{g m}^{-2}$ ) y (b) biomasa radical ( $\text{g m}^{-2}$ ) separado por biomasa total de raíces, biomasa de raíces gruesas ( $> 1\text{mm}$ ), y biomasa de raíces finas ( $< 1\text{ mm}$ ) en los bosques nativos ( $N = 9$ ; barra gris) y los bosques de *Ligustrum* ( $N = 9$ ; barra negra). \*,  $p < 0,05$ ; ns =  $p > 0,05$ .

#### 2.5.4. Propiedades físico-químicas del suelo

Al analizar las propiedades físico-químicas del suelo se encontraron escasas diferencias significativas entre los bosques nativos y de *Ligustrum* (Tabla 2.2). En cuanto a las variables físicas, la densidad aparente y la textura no difirieron entre los tipos de bosques. Los valores medios de la granulometría del suelo (% de arena, limo y arcilla) arrojaron una textura franco-limosa en ambos tipos de bosques. No obstante, en el caso particular del porcentaje de arcilla, aumentó marginalmente en los bosques de *Ligustrum* ( $p = 0,06$ ; Tabla 2.2). La profundidad del perfil de suelo no cambió de manera significativa entre los tipos de bosques. Sin embargo, el espesor del horizonte A (sin considerar la matriz con fragmentos de roca) fue mayor en los bosques de *Ligustrum* ( $p < 0,05$ ; Tabla 2.2). La superficie de los suelos de los bosques invadidos presentaron menor resistencia a la penetración ( $p < 0,05$ ; Tabla 2.2), variable indicadora del nivel de compactación del suelo. Las variables hídricas capacidad de campo, punto de marchitez permanente y el agua útil no difirieron entre los tipos de bosques. No obstante, los bosques de *Ligustrum* mostraron una mayor repelencia al agua en sus suelos ( $p < 0,05$ ; Tabla 2.2).

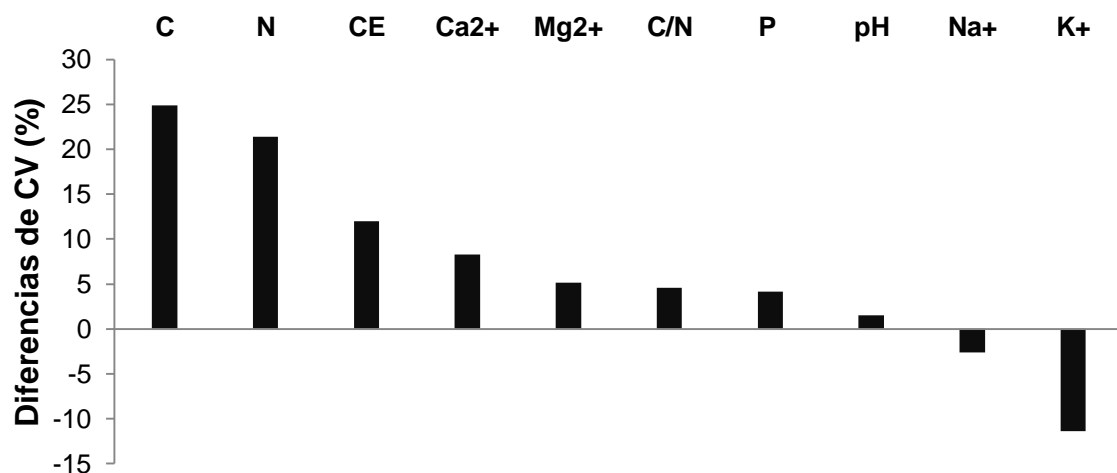
En cuanto a la química del suelo superficial, el pH aumentó en los bosques de *Ligustrum* ( $p < 0,05$ ; Tabla 2.2), mientras que la CE no varió significativamente. Por otro lado, el tipo de bosque no tuvo un efecto significativo sobre C total, N total y P disponible, y los cationes intercambiables  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$  y  $\text{K}^+$ , con la excepción del  $\text{Mg}^{2+}$  que mostró valores más bajos en los bosques de *Ligustrum* ( $p < 0,05$ ; Tabla 2.2). Si bien no se encontraron diferencias en los valores medios de la mayoría de las variables mencionadas, se registraron cambios en los coeficientes de variación de cada tipo de bosque (Fig. 2.5; los

valores absolutos de CV se muestran en el Anexo 1.2). Las diferencias de los coeficientes de variación entre los bosques nativos y bosques de *Ligustrum* (Diferencia = % CV Nativo - % CV *Ligustrum*) fueron mayores en C total (C), N total (N), relación C/N, P disponible (P), cationes intercambiables  $Mg^{2+}$  y  $Ca^{2+}$ , pH y CE, es decir que, la variabilidad de cada elemento fue mayor en los bosques nativos respecto a los bosques de *Ligustrum*. Se observaron excepciones en los cationes  $Na^+$  y  $K^+$ , los cuales presentaron patrones contrarios (Fig. 2.5).

**Tabla 2.2.** Variables físico-químicas del suelo (media y desvío estándar) de los bosques nativos (N= 9) y bosques de *Ligustrum* (N= 9).

Variables físico-químicas del suelo	Nativo		<i>Ligustrum</i>		p
	Media	DE	Media	DE	
<b>Variables físicas</b>					
Densidad aparente 0-5 cm (g cm <sup>-3</sup> )	0,69	0,15	0,64	0,2	ns
Densidad aparente 0-10 cm (g cm <sup>-3</sup> )	0,84	0,13	0,79	0,17	ns
Textura:					
Arena (%)	43,71	23,93	40,44	12,14	ns
Limo (%)	54,69	23,18	54	7,54	ns
Arcilla (%)	1,6	0,78	5,55	4,62	(*)
Profundidad de suelo y fragmentos de rocas (cm)	35,67	7,15	36	9,79	ns
Profundidad de suelo sin fragmentos de rocas (cm)	6,75	1,6	8,99	1,14	*
Resistencia penetración (Kg cm <sup>-2</sup> )	0,91	0,39	0,6	0,1	*
<b>Variables hídricas</b>					
Capacidad de campo (%)	46,87	11,35	41,74	4,27	ns
Punto de marchitez permanente (%)	25,31	5,52	22,36	2,28	ns
Agua útil (%)	21,56	5,9	19,39	2,13	ns
Repelencia al agua (s)	1,95	1,19	3,28	1,69	*
<b>Variables químicas</b>					
pH	6,58	0,3	7,14	0,22	*
EC (dS m <sup>-1</sup> )	2,42	0,8	2,39	0,5	ns
<b>Nutrientes</b>					
C total (g Kg <sup>-1</sup> )	103,38	37,16	95,38	10,59	ns
N total (g Kg <sup>-1</sup> )	8,76	2,79	8,67	0,91	ns
C/N	117,06	8,45	110,03	2,88	ns
P disponible (g Kg <sup>-1</sup> )	11,1	5,6	12,16	10,83	ns
<b>Cationes intercambiables (meq/100g)</b>					
Ca <sup>2+</sup>	36,28	7,8	39,11	5,16	ns
Mg <sup>2+</sup>	4,06	2,73	1,28	0,79	*
Na <sup>+</sup>	0,16	0,05	0,14	0,05	ns
K <sup>+</sup>	1,4	0,3	1,43	0,47	ns

\*, p < 0,05; \*\*, p < 0,01; \*\*\*, p < 0,001; ns= p > 0,05; (\*), marginalmente significativo p = 0,06.



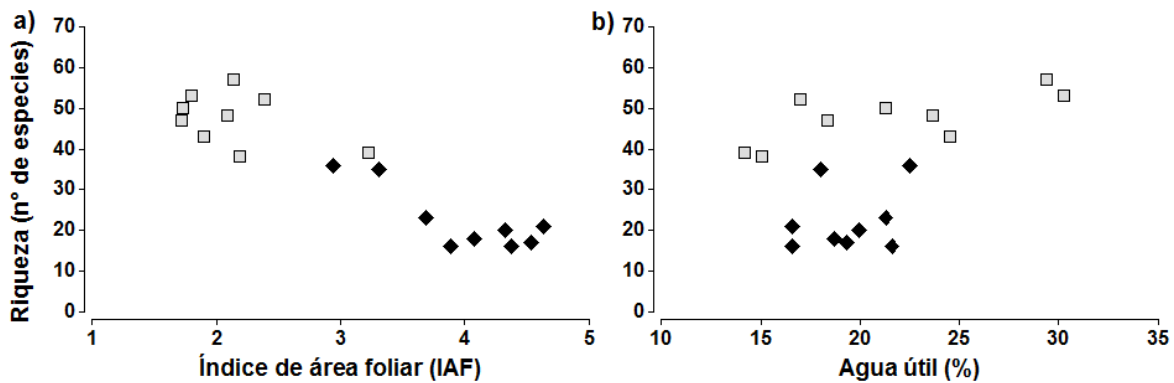
**Fig. 2.6.** Diferencias de coeficientes de variación de C total (C), N total (N), relación carbono/nitrógeno (C/N), P disponible (P), cationes intercambiables (Mg<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup>), pH y conductividad eléctrica (CE) entre los bosques nativos (N= 9) y bosques de *Ligustrum* (N= 9). Diferencia = (% CV Nativo - % CV *Ligustrum*).

### 2.5.5. Relación entre la riqueza de especies con el IAF y el agua útil del suelo

La riqueza de especies se relacionó negativa y significativamente con el IAF al considerar los 18 sitios en conjunto ( $r = -0,92$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 18$ ; Fig. 2.7a). Los sitios con menor riqueza de especies presentaron mayores valores de IAF y se correspondieron a los bosques de *Ligustrum*. En cambio, los sitios pertenecientes a los bosques nativos, tendieron a presentar mayor riqueza y menores valores de IAF. Cuando se analizó la relación entre la riqueza y el IAF en cada uno de los tipos de bosques por separado, el resultado fue diferente. Mientras que la riqueza de los bosques de *Ligustrum* tendió a disminuir significativamente a mayores valores de IAF ( $r = -0,88$ ;  $p = 0,002$ ;  $N = 9$ ), en los bosques nativos no se observó ninguna relación ( $r = 0,09$ ;  $p = 0,81$ ;  $N = 9$ ).

Al analizar la relación entre la riqueza y el porcentaje de agua útil de los suelos en los 18 sitios en conjunto, se encontró una relación positiva pero marginalmente significativa ( $r = 0,45$ ;  $p = 0,06$ ;  $N = 18$ ; Fig. 2.7b). La tendencia exhibió un aumento de la riqueza a medida que se incrementó el agua útil en el suelo. Al analizar por separado el tipo de bosque, se observó una relación positiva y significativa entre la riqueza y el agua útil en los bosques nativos ( $r = 0,71$ ;  $p = 0,03$ ;  $N = 9$ ), mientras que en los bosques de *Ligustrum* no se detectó una asociación significativa ( $r = 0,27$ ;  $p = 0,48$ ;  $N = 9$ ).





**Fig. 2.7.** Relación entre la riqueza (n° de especies) y (a) el Índice de área foliar (IAF) y (b) el agua útil (%) en los bosques nativos (cuadrado gris) y bosques de *Ligustrum* (rombo negro).

## 2.6. Discusión

En este capítulo se realizó una caracterización de los sitios de estudio teniendo en cuenta variables relacionadas al funcionamiento, composición y estructura de la vegetación, y a las propiedades físico-químicas del suelo en bosques nativos y bosques de *Ligustrum* en el Chaco Serrano. Si bien en este capítulo se propusieron hipótesis y predicciones con el fin de entender los efectos de la invasión de *Ligustrum* sobre la vegetación nativa y el suelo, los resultados de dicha descripción detallada del sistema vegetación-suelo servirá para evaluar la interacción precipitación-vegetación-suelo abordada en los próximos capítulos y testear los impactos de *Ligustrum* sobre la redistribución de los flujos de agua en bosques del Chaco Serrano.

### ¿Cómo varía temporal y espacialmente la productividad primaria neta (IVN) y la disponibilidad de luz (IAF) entre los bosques nativos y de *Ligustrum*?

Los bosques de *Ligustrum* presentaron una mayor productividad primaria neta (altos valores en el IVN), a lo largo del período estudiado, con respecto a los bosques nativos dominados por *Lithraea molleoides*, en concordancia con resultados previos disponibles para el área de estudio (Hoyos 2007). Si bien en los bosques de *Ligustrum* se observó una caída del IVN en los meses correspondientes a la estación seca (mayo-septiembre), esta disminución fue mucho menos marcada que la registrada en los bosques nativos, que presentaron bajos IVN en los meses más secos y fríos del año (con picos más bajos en agosto). Esta mayor fluctuación estacional en la actividad fotosintética de los bosques nativos indica una mayor sensibilidad a las variables climáticas respecto a los bosques de *Ligustrum*. Durante los meses más secos y fríos se incrementó la diferencia relativa de IVN

entre los bosques nativos y de *Ligustrum*, período que coincide con la pérdida de follaje de muchas especies nativas. En ese momento del año, mientras que los bosques monodominantes de *Ligustrum* permanecen perennes, varias especies leñosas nativas como *Celtis ehrenbergiana*, *Condalia buxifolia*, y *Acacia praecox*, pierden parcial o totalmente sus hojas (a excepción de la especie dominante *L. molleoides*) (Demaio et al. 2002). Este patrón coincide con los resultados encontrados en otros sistemas subtropicales invadidos por *Ligustrum* como las Yungas (Zamora Nasca et al. 2014; Flombaum et al. 2017), un sistema más húmedo y cálido que el Chaco Serrano (Brown y Kappelle 2001). Por lo tanto, los resultados indicarían fenologías claramente diferentes entre los dos bosques (nativos vs. exótico) con una productividad primaria neta aérea mayor en los bosques de *Ligustrum*, independientemente de la limitante hídrica que pudiese presentar el sistema invadido.

La intensidad lumínica fue menor en los bosques de *Ligustrum* (i.e. mayores valores en el IAF) respecto a los bosques nativos, incrementándose las diferencias durante los meses más secos, lo cual coincide con las variaciones observadas en la productividad primaria neta. La capacidad de *Ligustrum* de crecer en altura más que los bosques nativos (Aragón y Groom 2003; Hoyos et al. 2010), y a su vez, de generar mayor biomasa aérea y un dosel más denso en los bosques invadidos, en conjunto, provocan cambios en las propiedades físicas del hábitat, principalmente en la disponibilidad de luz y espacio físico (Ayup et al. 2014; te Beest et al. 2015). De este modo, los bosques de *Ligustrum* modificarían la cantidad y calidad luz que llega al sotobosque, afectando la actividad fotosintética de las especies nativas del sotobosque (Reinhart et al. 2006), con un gran impacto negativo sobre la vegetación de estos estratos bajos (Grau y Aragón 2000; Hoyos et al. 2010).

Si bien esta tesis no tiene por objetivo estudiar el proceso de invasión de *Ligustrum per se*, las diferencias encontradas en los indicadores de biomasa, productividad primaria neta aérea y fenología, entre bosques nativos y de *Ligustrum*, sugieren, al igual que se ha encontrado para muchas especies leñosas invasoras (Vilà y Hulme 2017), una ventaja competitiva de *Ligustrum* en comparación a las especies nativas (Hoyos et al. 2010). Esta ventaja competitiva se basa en que las plantas invasoras estarían aprovechando de una mejor manera los recursos disponibles (e.g. luz y agua). Sin embargo, surge el interrogante de cómo *Ligustrum*, una especie originaria de zonas sub-húmedas de China, es exitosa en los bosques secos con una marcada estacionalidad hídrica como lo es el Chaco Serrano (Capitanelli 1979b; Gavier-Pizarro et al. 2012) y logra prolongar el período de crecimiento respecto a sus pares nativos (van Wilgen et al. 2008).

### ¿Cómo cambia la composición florística y la estructura de la vegetación?

La riqueza y abundancia relativa de especies de plantas nativas disminuyeron de manera drástica en los bosques de *Ligustrum* en comparación con los nativos en el área de estudio. Particularmente, en los bosques invadidos el número de especies se redujo más del 50 %, y *Ligustrum*, presentó una cobertura promedio de 96 %. Resultados similares han sido registrados en el Chaco Serrano de Córdoba (Hoyos et al. 2010, Zeballos et al. 2014b) y en las Yungas de Tucumán (Aragón y Morales 2003; Ayup et al. 2014), ambientes donde *Ligustrum* también forma bosques mono-dominantes. El marcado recambio de identidades de especies, dado por el reemplazo de varias especies nativas por una especie mono-dominante, sugiere que los sistemas invadidos por *Ligustrum* están sufriendo un proceso de homogeneización taxonómica (Olden y Poff 2003; Olden y Rooney 2006; Naaf y Wulf 2012), que tiene como resultado el empobrecimiento de la flora nativa (McKinney 2004; Naaf y Wulf 2010). Este patrón se ha registrado en otras regiones subtropicales del mundo (Vilà et al. 2011; Vilà y Hume 2017), como por ejemplo en Sudáfrica, donde la invasión de especies del género *Prosopis* produjo el reemplazo de especies leñosas nativas por parches mono-dominantes de la especie invasora, al igual que *Ligustrum*, generando una gran disminución de la riqueza y la densidad de especies nativas (reducción de 2000 a cero árboles nativos por hectárea) (Shackleton et al. 2015). De este modo, las comunidades homogeneizadas podrían mostrar una menor resiliencia a las perturbaciones ambientales y, por lo tanto, tener consecuencias impredecibles sobre el aprovisionamiento de bienes y servicios ambientales (Olden et al. 2004).

Un resultado interesante fue el registro de una mayor abundancia relativa de otras especies exóticas leñosas como *Melia azedarach* y *Morus alba* en los bosques de *Ligustrum*, respecto a los bosques nativos. Este efecto sinérgico entre plantas invasoras (conocido en inglés como “invasional meltdown”; Catford et al. 2009), se ha documentado anteriormente en el Chaco Serrano, en donde plántulas de *Ligustrum* aumentaron su abundancia bajo el dosel del arbusto invasor *Pyracantha angustifolia* (Rosaceae) (Tecco et al. 2006). Godoy et al. (2011) documentaron que ciertas características ecofisiológicas de las plantas exóticas invasoras (e.g. bajo punto de saturación de la luz) le permiten tener una mayor eficiencia en la captación de luz que las especies nativas, y un mejor rendimiento fotosintético en ambientes de baja luminosidad, lo cual resulta clave en el proceso de invasión. No obstante, exceptuando esas escasas especies de árboles beneficiadas y los helechos, el resto de las formas de vida, incluyendo a especies nativas y exóticas (arbustos, enredaderas, hierbas y gramíneas), redujeron su cobertura en los bosques de *Ligustrum*, siendo las gramíneas las más afectadas (reducción del 70% de su cobertura promedio en los bosques de *Ligustrum*). Se ha observado que la invasión de una

especie leñosa puede generar una competencia por los recursos con las especies herbáceas (hierbas y gramíneas), reduciendo la oferta forrajera (van Wilgen et al. 2008) y en consecuencia la carga ganadera que el sistema puede soportar (Shackleton et al 2015). En este sentido, el cambio florístico registrado en los bosques de *Ligustrum* (tanto en especies como en formas de vida) no sólo va a tener un impacto negativo en la biodiversidad taxonómica sino que también representa un problema para la producción ganadera, una de las principales actividades del Chaco Serrano (Gavier-Pizarro y Bucher 2004).

Tal como se esperaba, debido a que se seleccionaron intencionalmente sitios con diferencias en vegetación pero similares en topografía, se encontró que los bosques de *Ligustrum* presentaron una estructura diferente a la de los bosques nativos. Este cambio en la estructura del bosque fue generado principalmente por el reemplazo florístico de las especies leñosas nativas dominantes (*Lithraea molleoides*, *Acacia praecox*, *Condalia buxifolia*, *Lantana cámara*, *Celtis ehrenbergiana*) por la especie exótica dominante (*Ligustrum*) (Hoyos et al. 2010; Ayup et al. 2014). Los bosques de *Ligustrum* presentaron características morfo-estructurales diferentes a los nativos, reflejadas en una estructura vertical y horizontal simplificada. Particularmente, presentaron escaso desarrollo vertical del estrato herbáceo y arbustivo en los primeros 3 m del sotobosque, en concordancia con lo registrado por Hoyos et al. (2010) en el área de estudio. A su vez, estos últimos autores observaron que el escaso desarrollo del sotobosque en parches de *Ligustrum* está dominado por renovales de la misma especie exótica, lo cual refleja el potencial de supervivencia de la especie en condiciones adversas de luminosidad (Aragón y Groom 2003; Godoy et al. 2011).

### **¿Se modifica la biomasa de hojarasca, la biomasa de raíces superficiales, y las propiedades físico-químicas del suelo y su variabilidad?**

Los cambios observados en estructura vertical, biomasa aérea y composición florística entre bosques nativos y bosques de *Ligustrum*, no se vieron reflejados en grandes alteraciones a nivel de suelo superficial. Se encontró, por un lado, que la biomasa de hojarasca y biomasa total de raíces superficiales (finas + gruesas) no cambiaron entre los bosques nativos y los de *Ligustrum*. No obstante, la biomasa de raíces finas fue mayor en los bosques de *Ligustrum*, característica que le permitiría consumir más eficientemente el agua del suelo superficial (Vilà y Hulme 2017), tema que será abordado con más detalles en el capítulo 4 de esta tesis. Por otro lado, no se encontró variación en las propiedades físicas del suelo superficial, densidad aparente y textura, así como tampoco se observaron cambios en la profundidad del perfil completo de suelo. Se registraron pequeños cambios

en la profundidad del horizonte A, el perfil con mayor desarrollo radical, que resultó levemente menor en los bosques nativos respecto a los bosques de *Ligustrum*. Esto coincide con suelos más compactados en los bosques nativos que probablemente estén relacionados con su historia de uso, principalmente la ganadería (Gavier-Pizarro y Bucher 2004). Las diferencias en compactación también podrían asociarse a que la cantidad de biomasa de raíces finas en el horizonte A del bosque nativo, fue menor a la de *Ligustrum*. Se ha observado que las raíces finas se asocian a la generación de macro-poros que disminuyen la compactación del suelo (Cerdà 1996; Chandler 2006).

Por su parte, al considerar las variables hídricas, se observó que los bosques de *Ligustrum* presentaron mayor repelencia al agua en la superficie del suelo, propiedad dependiente principalmente de la calidad, y en menor medida de la cantidad, de la materia orgánica (Doerr et al 2000; Martínez-Zavala y Jordán-López 2009) y/o de compuestos volátiles exudados por las raíces (Ens et al. 2009). La gran cantidad de raíces finas en *Ligustrum* podrían estar aportando exudados al suelo que incrementen la repelencia. Esta propiedad física (suelos más repelentes) en conjunto con la menor compactación de suelo en bosques de *Ligustrum*, aunque de manera antagónica, pueden tener relevancia en la partición entre el agua que se infiltra y la que escurre superficialmente (tema desarrollado en detalle en el capítulo 4 de esta tesis). El resto de las variables hídricas (capacidad de campo, punto de marchitez permanente y el agua útil) no registraron cambios significativos entre los bosques, en concordancia con la ausencia de cambios en textura y densidad aparente, mencionados anteriormente.

Las variables químicas indicaron que los suelos superficiales bajo bosques de *Ligustrum* fueron más básicos que los nativos (mayor pH), aunque los valores se encontraron cerca de la neutralidad (6,58 – 7,14). La diferencia registrada fue baja en términos de valores absolutos, sugiriendo una leve injerencia sobre los procesos biogeoquímicos (Brady y Weil 2002; Pietri y Brookes 2008). El único resultado de pH registrado anteriormente en el área de estudio (valores entre 5.86 – 5.53), no registró cambios en esta variable química en los suelos de bosques serranos nativos y bosques de *Ligustrum* en pisos superiores del cordón de Sierras Chicas de Córdoba (Zeballos et al. 2014a). Finalmente, diferente a lo que se esperaba, no se registraron cambios en el contenido de carbono, en los macro-nutrientes (nitrógeno y fósforo disponible), en la relación carbono/nitrógeno, y en la mayoría de los micronutrientes del suelo superficial. Sin embargo, los bosques de *Ligustrum* presentaron una disminución de la variabilidad de estos elementos, sugiriendo un proceso de homogeneización de los suelos en dichos bosques invadidos (Dassonville et al 2008). La homogeneización de los suelos es uno de

los impactos de las invasiones de plantas escasamente abordado en la literatura actual, lo cual abre una ventana para futuras investigaciones en el Chaco Serrano.

Una posible explicación respecto a la ausencia de cambios significativos en el contenido de carbono y nutrientes en suelos superficiales podría ser que el tiempo de la invasión de *Ligustrum* en los parches seleccionados (árboles de 18 años en promedio) no haya sido suficiente para generar los cambios esperados. Otra posible explicación sería porque la descomponibilidad (i.e. medida de la descomposición colocando el material en camas comunes, no "in situ"; Perez-Harguindeguy et al. 2013) no presenta diferencias entre los bosques nativos y bosques de *Ligustrum* (Furey et al. 2014) del Chaco Serrano de Córdoba, y a su vez, la biomasa de hojarasca es similar entre los tipos de bosques (Fig. 2.5b). Sin embargo, a pesar de no encontrarse diferencias en la descomponibilidad, la hojarasca de los bosques invadidos por *Ligustrum* presenta menor calidad respecto a los nativos (e.g. menor contenido de nitrógeno; Furey et al. 2014), lo cual genera la necesidad de seguir estudiando el ciclado de carbono y nutrientes "in situ". Dado que en la tesis se trabajó con sólo en los primeros 5 cm de suelo, habría que realizar un estudio en todo el perfil para obtener conclusiones más precisas sobre el contenido de carbono y nutrientes en bosques nativos y de *Ligustrum*, tema que excede el objetivo principal de ésta tesis.

En cambio, en el sistema de Yungas tucumanas se encontró una disminución de nitrógeno y carbono (diferencia marginal en esta última variable) en suelos de bosques invadidos por *Ligustrum* en relación a sus pares nativos (Aragón et al. 2014b). Estos resultados son atribuidos al rápido consumo de nutrientes, principalmente nitrógeno, que es ocasionado por la elevada tasa de crecimiento de *Ligustrum* (Aragón et al. 2014b). Sin embargo, al hacer una comparación entre las Yungas tucumanas y el Chaco Serrano de Córdoba para entender los distintos resultados en contenido de carbono y nutriente del suelo, encontramos que ciertos factores abióticos y bióticos son muy diferentes. En este sentido, el sistema de Yungas presenta mayor precipitación y temperatura, claves en el ciclado de nutrientes, en relación al Chaco Serrano de Córdoba. Además, mientras que en las Yungas la calidad de la hojarasca de los bosques de *Ligustrum* es mayor que la de los nativos (Romina Fernández, en preparación), en el Chaco Serrano, donde cambian las identidades de las especies nativas, el patrón es opuesto (Furey et al. 2014). A su vez, en las Yungas los bosques nativos presentan suelos más pobres en contenido de carbono total (32 % menos) y nitrógeno total (31 %) en relación a los bosques nativos del Chaco Serrano (comparación entre los valores obtenidos en esta tesis y en Aragón et al. 2014b). Por lo tanto, dadas estas diferencias entre los sistemas, es esperable que los procesos que determinan el contenido de carbono y nutrientes en el suelo sean distintos. Por otro lado, los resultados de esta tesis no sólo contrastan con los de las Yungas sino también con el

patrón global, el cual resalta aumentos en el contenido de estos elementos en el suelo producto de la invasión de plantas exóticas, detallados en Liao et al. (2008) y Ehrenfeld (2010). Por lo tanto, los resultados de la tesis indicarían que en sistemas de bosques secos estacionales, la invasión de *Ligustrum* no tendría fuertes efectos sobre los contenidos superficiales de carbono y nutrientes del suelo, pero si en la pérdida de variabilidad intra-bosque. A futuro, sería interesante profundizar respecto al efecto de la invasión de *Ligustrum* sobre el potencial de secuestro de carbono de estos sistemas (teniendo en cuenta todo el perfil del suelo), así como también sobre los mecanismos detrás de la homogeneización del contenido de nutrientes en el suelo.

### **¿Son la disponibilidad lumínica y el agua útil del suelo condicionantes de la riqueza de plantas vasculares?**

En esta tesis se relacionó por primera vez la riqueza de plantas vasculares (contemplando todas las formas de vidas: árboles, arbustos, hierbas, gramíneas, enredaderas, helechos, epífitas y cactáceas), con el IAF como indicador de la disponibilidad de luz, y con el agua útil del suelo, una propiedad hídrica que integra a la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente y es independiente del contenido de agua del suelo del momento.

Tal como se esperaba, la riqueza de especies en ambos bosques (nativos y *Ligustrum*) disminuyó de manera gradual al bajar la disponibilidad de luz (mayor IAF) y aumentó gradualmente, aunque marginalmente significativa, en suelos con mayor agua útil. En cambio, cuando se relacionaron las variables teniendo en cuenta los bosques nativos y de *Ligustrum* por separado, no se observó el mismo patrón. En este caso, en los bosques de *Ligustrum* la riqueza se asoció negativamente con el IAF (menos luz, menor riqueza) pero no con el agua útil, mientras que en los bosques nativos las asociaciones fueron a la inversa, es decir, la riqueza no se asoció con la disponibilidad de luz pero si con el agua útil en forma positiva. Estos resultados aportan evidencia de que uno de los mecanismos reguladores de la riqueza de especies en los bosques de *Ligustrum* sería la disponibilidad de luz (Hoyos et al. 2010; Godoy et al. 2011; Ayup et al. 2014), independientemente del agua útil de los suelos. En cambio, en los bosques nativos la escasa variación en la disponibilidad lumínica registrada en las parcelas de estudio no permite corroborar si realmente hay un efecto de luz sobre la riqueza, para lo cual sería necesario considerar un mayor gradiente lumínico, y de esa manera, cuantificar la variación de la riqueza de especies. Sin embargo, se podría plantear la hipótesis que en los bosques nativos del Chaco Serrano, al ser más abiertos, la luz no sería tan limitante, y por lo tanto, factores como el agua disponible para las plantas, entre otros, podrían influir en la riqueza de estos bosques.

### **Consideraciones finales**

Todos estos cambios en estructura aérea y sub-superficial entre los bosques nativos y los bosques de *Ligustrum* en el Chaco Serrano, demuestran que *Ligustrum* es claramente una especie transformadora (*sensu* Richardson et al. 2000), y que no sólo afecta la disponibilidad de luz, la riqueza y abundancia de especies, y la biomasa de raíces finas, como se explicó anteriormente, sino también da un indicio de posibles cambios en la interacción entre la precipitación-vegetación-suelo. Por un lado, estos resultados sobre la estructura de la vegetación podrían explicar posibles cambios en la partición de la lluvia que contacta con la vegetación arbórea, dependiendo de las características de cada evento de precipitación incidente (detallado en el capítulo 3). Por otro lado, los resultados encontrados en los suelos, bosques nativos y de *Ligustrum* con características físico-químicas similares, permite inferir que los posibles cambios en la redistribución del agua en el suelo sean producto del tipo de vegetación (nativa o exótica invasora), en particular debido a las diferencias en productividad primaria neta que pueden influir en la transpiración, y no por cambios en los atributos físicos de los suelos, tema que será abordado en los próximos capítulos (detallado en el capítulo 4).

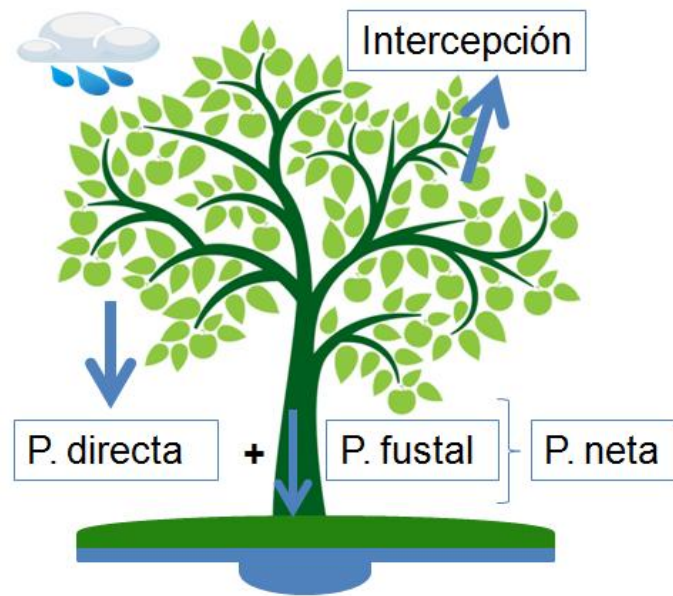


## Capítulo 3

### **3. Partición de la precipitación en la intercepción del dosel, precipitación directa y fustal en bosques nativos dominados por *Lithraea molleoides* y bosques de *Ligustrum lucidum***

### 3.1. Introducción

En los sistemas boscosos, la interacción entre la precipitación y la vegetación determina la manera en que los flujos de agua llegan al suelo, produciendo una redistribución espacial de la lluvia (Crockford y Richardson 2000). Dicha partición de la precipitación tiene gran relevancia en la dinámica hídrica de un sistema debido a que influye sobre el balance hídrico a distintas escalas, como por ejemplo de árbol, parche y cuenca (Llorens y Domingo 2007; Safeeq y Fares 2014). La precipitación incidente o bruta al tomar contacto con la vegetación leñosa puede particionarse en tres flujos principales (Crockford y Richardson 2000). Uno de ellos, es la intercepción del dosel, flujo que no logra llegar a la superficie del suelo, mientras que los otros dos, la precipitación directa y precipitación fustal, representan el principal ingreso de agua al sistema planta-suelo, regulando la productividad primaria neta del ecosistema (Fig. 3.1) (Aboal et al. 1999; Putuhena y Cordery 2000; Frischbier y Wagner 2015). La contribución relativa de cada flujo está relacionada tanto con las características de los eventos de precipitación, entre las cuales se destacan la magnitud e intensidad del evento, como con las características morfo-estructurales de la vegetación (e.g densidad del dosel, ramificaciones, morfología de hoja y corteza) (Crockford y Richardson 2000; Dietz et al. 2006; Takahashi et al. 2011). En los sistemas leñosos, la magnitud e intensidad del evento tienen un efecto diferencial sobre la partición de la precipitación según se trate de eventos pequeños o grandes, intensos o poco intensos (Levia et al. 2011; Carlyle-Moses y Gash 2011). En general, eventos pequeños y poco intensos contribuyen a un alto porcentaje de pérdidas por intercepción del dosel, en detrimento del agua que llega al suelo por precipitación directa y fustal. Por el contrario, eventos grandes e intensos presentan porcentajes bajos de intercepción, aumentando la precipitación directa y fustal (Crockford y Richardson 2000; Zhang et al. 2015). No obstante, dichos aumentos no son siempre lineales al incrementar la intensidad, ya que algunos estudios muestran que estos dos últimos flujos dejan de aumentar, y permanecen constantes, cuando la intensidad de los eventos se incrementa sobrepasando determinados umbrales (Zhang et al. 2013; Zhang et al. 2015).



**Fig. 3.1.** Esquema de la partición de la precipitación. Se detalla la intercepción del dosel y la precipitación neta (P. neta) con sus componentes: precipitación directa (P. directa) y precipitación fustal (P. fustal).

La intercepción del dosel (Fig. 3.1), uno de los procesos hidrológicos más importantes involucrados en la partición de la lluvia, representa el agua retenida en la vegetación que vuelve a la atmósfera al evaporarse (durante y después de cada evento de lluvia), por lo que es considerada una pérdida para el sistema, sin tener ninguna injerencia en la producción primaria neta (Dunkerley 2000; Zhang et al. 2015). Las pérdidas por intercepción en sistemas boscosos suelen ser importantes, alcanzando hasta el 49% de la precipitación bruta en un sólo evento (Crockford y Richardson 2000). Por lo tanto, en aquellos sistemas con un alto grado de invasión, las plantas exóticas que presenten mayor biomasa aérea e índice de área foliar que las especies nativas, pueden aumentar la intercepción, y en consecuencia, reducir la cantidad de agua que llega al suelo (Pejchar y Mooney 2009). En sistemas leñosos como estos, uno de los factores más relevantes en el control de la intercepción es la “capacidad de almacenaje del dosel” (Carlyle-Moses y Gash 2011; Zhang et al. 2015), entendida como la cantidad máxima de agua que puede ser retenida por el dosel y el fuste (Takahashi et al. 2011; Holder 2012). La capacidad de almacenaje varía según las características morfo-estructurales de la especie (Dunkerley 2000). Árboles con mayor capacidad de almacenaje, interceptan mayor cantidad de agua que se termina evaporando, mientras que árboles con poca capacidad de almacenaje permiten un mayor y más rápido aporte de precipitación directa y fustal (Herwitz 1986;

Carlyle-Moses 2004; Levia y Herwitz 2005; Liang et al. 2011; Carlyle-Moses y Schooling 2015). Por lo tanto, en sistemas boscosos donde está ocurriendo un reemplazo de las comunidades nativas por especies exóticas invasoras, el cambio de ciertos atributos tales como variaciones en la morfología de hoja y corteza, pueden generar cambios significativos en la capacidad de almacenaje de la vegetación, y en consecuencia influir sobre la intercepción (Takahashi et al. 2011).

A diferencia de la intercepción del dosel, la precipitación directa y fustal, que en conjunto se denomina precipitación neta (Fig. 3.1), representan los procesos hidrológicos responsables de la transferencia de agua y solutos (e.g. nutrientes) desde el dosel hacia el suelo (Aboal et al. 2015; Hervé-Fernández et al. 2016). Sin embargo, la generación de la precipitación tanto directa como fustal, no ocurre inmediatamente después del evento de lluvia sino que se deben superar umbrales, dependiendo de la capacidad de almacenaje que tenga cada árbol (Takahashi et al. 2011; Zhang et al. 2015). A medida que el dosel y el fuste del árbol aumentan su saturación de agua y alcanzan su capacidad de almacenaje, comienza a incrementarse la precipitación directa y fustal. De estos dos flujos que involucran la llegada del agua a la superficie del suelo, la precipitación directa, representa la mayor proporción de la lluvia incidente en sistemas boscosos, donde puede superar el 50-60% de la precipitación incidente (Mair y Fares 2010), e inclusive superar el 90% (Levia y Frost 2006). El proceso de precipitación directa incluye tanto al agua que llega al suelo directamente sin tener contacto con el dosel como la que llega por goteo a través de hojas y ramas (Levia y Frost 2006). Generalmente, este flujo depende del porcentaje de cobertura del dosel, es decir, mientras menos denso es el dosel mayor será el agua que llegue al suelo como precipitación directa (Owens et al. 2006; Magliano et al. 2016). No obstante, la precipitación directa es el proceso más variable involucrado en la partición de la precipitación (Crockford y Richardson 2000; Levia y Frost 2006). A escala de micro-sitio ( $m^2$ ), en bosques con diferentes especies arbóreas, existen grandes diferencias espaciales en el volumen de precipitación directa (Levia y Frost 2006), generando un mosaico en la humedad del suelo superficial, con un gran efecto potencial sobre la vegetación del sotobosque (Levia y Frost 2006). A pesar de su importancia, ha sido un tema controversial en la literatura (Crockford y Richardson 2000, Takahashi et al. 2011), tal vez por la dificultad en su estimación correcta. Hasta el momento no hemos observado ningún trabajo que haya estudiado la precipitación directa, tanto a escala de árbol como de parche, en sistemas boscosos nativos que han sido reemplazados por bosques dominados por especies exóticas invasoras, como es el caso de *Ligustrum* en el Chaco Serrano.

La importancia eco-hidrológica de la precipitación fustal, el agua direccionada por las ramas hacia la base del tronco o fuste, ha sido frecuentemente menospreciada debido

a que representa un menor volumen de agua respecto a la precipitación directa (Levia y Frost 2003; Llorens y Domingo 2007; Li et al. 2008). A pesar de ello, el flujo fustal adquiere una gran relevancia hidrológica y biogeoquímica debido al aporte localizado de agua y nutrientes que llegan de manera diferencial a las raíces, aumentando la probabilidad de ser aprovechados por el árbol (Huxman et al. 2004; Liang et al. 2011; Imada et al. 2013; Siegert y Levia 2014; Aboal et al. 2015). Aquellos atributos morfo-estructurales de los árboles (Levia y Herwitz 2005; Siegert y Levia 2014), tales como una gran cantidad de ramas con bifurcaciones que forman ángulos agudos (Wang et al 2013) y/o una corteza lisa, permiten un mejor escurrimiento de agua por los troncos, aumentando el flujo fustal (Van Stan y Levia 2010; Takahashi et al. 2011; Frischbier y Wagner 2015). En sistemas boscosos, incluyendo bosques deciduos (e.g. *Quercus* spp.), selvas tropicales, bosques de coníferas (e.g. *Pinus* spp.), bosque de *Eucalyptus* spp., entre otros, se ha documentado que la precipitación fustal puede representar entre el 0,3-9,5% de la precipitación incidente (Levia et al. 2011). Sin embargo, la precipitación fustal es muy variable entre las diferentes especies, no solo por el volumen total que generan, sino también por la eficiencia de cada especie para generar este flujo diferencial en cada evento de lluvia. Por lo tanto, el parámetro conocido en la literatura como “stemflow funneling ratio” (en adelante “eficiencia en la canalización”), propuesto por Herwitz (1986), es el que describe la capacidad de un árbol en capturar la precipitación incidente y dirigirla por el dosel y las ramas directamente hacia la base del fuste. Los árboles más eficientes en la canalización pueden lograr que mayores volúmenes de agua lleguen directamente a la zona radical, inclusive en eventos de baja magnitud y/o poco intensos (Wang et al 2013; Zhang et al. 2015), disminuyendo así las probabilidades de pérdidas por intercepción (Swaffer et al. 2013). Este flujo diferencial de agua resulta aún más ventajoso en ambientes con limitaciones hídricas, como el Chaco Serrano, dónde es conveniente que el agua infiltre en el perfil de suelo y escape de la evaporación directa (Nulsen et al. 1986; Li et al. 2008, Wang et al. 2011; Zhang et al. 2015), ayudando así a resistir las condiciones hídricas adversas (Martinez-Meza y Whitford 1996). En este sentido, son escasos los trabajos que han tenido en cuenta a la precipitación fustal en bosques invadidos por plantas exóticas (Sadeghi et al. 2017), desconociéndose como puede influir este proceso en la invasión de un sistema boscoso, ya que de encontrarse un aumento del flujo fustal podría relacionarse al posible éxito de invasión de la especie (Takahashi et al. 2011; Sadeghi et al. 2017).

A pesar de que en el Chaco Serrano el principal factor que limita el crecimiento de la vegetación es la disponibilidad de agua, se carece de información sobre el papel de la vegetación leñosa en la partición de la precipitación. Dado el contexto actual de reemplazo de bosques dominados por especies nativas por bosques dominados por especies exóticas invasoras, resulta importante indagar sobre los mecanismos

involucrados en la forma en que se redistribuye el agua de lluvia al interactuar con la vegetación luego de precipitaciones de diferente magnitud e intensidad. En las Sierras Chicas de Córdoba, tanto la especie exótica invasora *Ligustrum* como la nativa dominante *Lithraea molleoides* (*Lithraea* en adelante), son especies leñosas perennifolias que forman bosques densos pero que se diferencian en varias características morfológicas (Zeballos et al. 2014b). *Lithraea* presenta ramificaciones con grandes ángulos, inclusive con ramas que se desarrollan paralelas al suelo, corteza rugosa y hojas compuestas con foliolulos de forma ahusada con un área foliar media de 430,3 mm<sup>2</sup> (Zeballos et al. 2014b). En cambio, *Ligustrum* es un árbol con ramificaciones con ángulos agudos de corteza lisa y hojas simples de forma convexa hacia adaxial con una superficie promedio de 2768,7 mm<sup>2</sup> (Zeballos et al. 2014b). Estas diferencias entre las características de cada especie permiten suponer cambios en la partición de la precipitación, y además, permiten indagar sobre las ventajas y desventajas de dichos cambios tanto a escala de árbol como de parche. A su vez, aparecen otros interrogantes referidos a las implicancias ecológicas de dichos posibles cambios en la partición de la lluvia en el Chaco Serrano, que aunque excedan los alcances de esta tesis, ameritan ser planteados. *Ligustrum* es una especie de bosques subtropicales más húmedos que los bosques del Chaco Serrano y su éxito como invasor en biomas húmedos de la Argentina (Yungas o pastizal pampeano) es explicable por la similitud de las condiciones ambientales. Sin embargo, su éxito como invasora en el Chaco Serrano es más difícil de comprender. De este modo, la manera en que se particiona la precipitación, puntualmente en la precipitación fustal, podría estar ayudándolo a un mejor direccionamiento y posterior aprovechamiento de agua en los eventos de lluvia en un sistema estacional de bosques secos como lo es el Chaco Serrano.

### 3.2. Objetivos

En este capítulo se propone cuantificar la partición de la precipitación a escala de árbol y de parche en relación a eventos de lluvia de diferentes magnitudes e intensidades. Por un lado, analizar la intercepción del dosel, la precipitación directa y la precipitación fustal en la especie nativa *Lithraea* y la especie exótica invasora *Ligustrum*. Por otro lado, analizar la redistribución de la precipitación directa en parches de bosques nativos y dominados por *Ligustrum*. Específicamente, en este capítulo se propuso responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cómo se distribuyen, en cuanto a magnitud e intensidad, los eventos de lluvia en el área de estudio?, 2) ¿De qué manera se relaciona la partición de la precipitación con la magnitud e intensidad del evento de lluvia? 3) ¿Existen diferencias entre bosques dominados por *Ligustrum* y *Lithraea* en cuanto a la intercepción del dosel, la precipitación directa y la precipitación fustal? 4) ¿Qué rol juega la capacidad de

almacenaje y la eficiencia en la canalización en la partición de la precipitación en *Ligustrum* y *Lithraea*? 5) ¿Qué porcentaje llega por precipitación directa en parches de bosque nativo y parches de *Ligustrum*, y cómo se relaciona este flujo con el Índice de Área Foliar, como indicador de la densidad del dosel?

### 3.3. Hipótesis y predicciones

1a) A escala de árbol, las características de los eventos de precipitación (magnitud e intensidad) modifican la cantidad de agua que es interceptada por el dosel y la que llega al suelo por precipitación directa y fustal. Se espera que a medida que aumente la magnitud e intensidad de los eventos se incremente linealmente la precipitación directa y fustal, mientras que la intercepción decrezca hasta llegar a una asíntota.

1b) A escala de árbol, la arquitectura y las características morfo-estructurales de la especie regulan la redistribución de la precipitación directa, precipitación fustal e intercepción del dosel. En consecuencia, dada la densidad del dosel de *Ligustrum* se espera menor precipitación directa respecto a *Lithraea*. Sin embargo, por las características morfológicas de *Ligustrum* (ramificaciones con ángulos agudos, corteza lisa y hojas simples de gran tamaño) se espera menor capacidad de almacenaje y mayor eficiencia en la canalización, lo cual permitiría que gran cantidad del agua de lluvia se re-direccione de forma diferencial por el fuste, generando mayor precipitación fustal que su par nativo. De esta manera, se espera que en *Ligustrum* la mayor precipitación fustal compense el agua que no llega de forma directa, y en consecuencia, la intercepción no cambie respecto a *Lithraea*.

2) A escala de parche, la precipitación directa se relaciona con el grado de apertura del dosel. Se espera, por un lado, menor porcentaje de precipitación directa en parches de bosque de *Ligustrum* (dosel más cerrado) respecto a los parches nativos (dosel más abierto). Por otro lado, se espera que tanto en los parches nativos como en los de *Ligustrum*, la cantidad de agua que llega al suelo por precipitación directa responda negativamente al IAF, como indicador de la densidad y/o grado de apertura del dosel, permitiendo mayor ingreso de lluvia directa en sitios más abiertos.

### **3.4. Materiales y métodos**

#### **3.4.1. Medición de las precipitaciones**

Se utilizaron los 18 sitios distribuidos en el área Sur, Centro y Norte, con sus respectivas parcelas de 20 × 20 m, detallados en la introducción general. La precipitación incidente o bruta (mm) se midió utilizando tres estaciones meteorológicas (PCE-FWS 20) y cuatro pluviómetros situados en claros de los bosques, en conjunto con un pluviómetro ubicado en la localidad de Salsipuedes, para contemplar diferencias espaciales que pudieran ocurrir en cada uno de los eventos de lluvia. Para distinguir eventos consecutivos se consideró un período seco de al menos 24 h sin lluvias. Los pluviómetros se revisaron al otro día de cada evento de precipitación registrándose la lámina precipitada y vaciando su contenido hasta el próximo evento. La evaporación directa del agua de los pluviómetros se evitó al agregar aceite vegetal. La intensidad de la lluvia sólo se registró con las estaciones meteorológicas. Sin embargo, por problemas técnicos sólo se registraron las intensidades de 12 eventos de enero a abril de 2016. Desde enero de 2015 hasta octubre de 2016, después de cada evento de lluvia registrado se cuantificaron los distintos flujos de la partición de lluvia (precipitación directa y fustal, e intercepción). En total se registraron correctamente los flujos en 39 eventos discretos. Se descartaron aquellos eventos en los cuales surgieron inconvenientes en la toma de datos como, por ejemplo, problemas logísticos y/o por daños en las instalaciones. Cabe aclarar que también fueron descartadas aquellas mediciones que acumularon dos o más eventos de lluvias.

#### **3.4.2. Selección y caracterización de los árboles**

En cada uno de los bosques nativos se eligió un árbol de *Lithraea* (N= 9) y lo mismo se hizo en los bosques de *Ligustrum* (N= 9). Como criterio de selección se consideró que los árboles estén sanos, que en lo posible su copa no estuviese solapada con otras copas vecinas, y que abarquen distintos tamaños, para lo cual se considero el diámetro a la altura de la base y el área de la copa. La tabla 3.1 muestra las características morfo-estructurales de los árboles seleccionados: altura máxima, área basal, área de la copa, Índice de Área Foliar (IAF), número de ramificaciones principales, altura y ángulo de la primera bifurcación principal. Para las mediciones de estructura se siguió la metodología propuesta por Mostacedo y Fredericksen (2000), y Zhang et al. (2015), y en el caso del IAF, se midió en cada árbol con un medidor de LAI 2000 Li-Cor.



**Tabla 3.1** Características descriptivas de la arquitectura y morfología de los árboles de *Ligustrum* (N= 9) y *Lithraea* (N= 9) seleccionados. Media  $\pm$  desvío estándar.

Especies	Altura máxima (m)	Área basal (m <sup>2</sup> )	Área copa (m <sup>2</sup> )	IAF	Ramificaciones (N°)	Altura bifurcación (m)	Ángulo bifurcación (°)
<i>Ligustrum lucidum</i>	10,96 $\pm 1,6$	0,02 $\pm 0,01$	6,46 $\pm 3,21$	4,7 $\pm 0,83$	5,11 $\pm 2,37$	3,45 $\pm 1,05$	21,44 $\pm 9,88$
<i>Lithraea molleoides</i>	8,76 $\pm 1,64$	0,08 $\pm 0,06$	42,94 $\pm 21,87$	3,01 $\pm 0,61$	13,78 $\pm 10,11$	2,18 $\pm 0,42$	55,78 $\pm 16,42$

### 3.4.3. Medición y cálculo de la precipitación directa

La precipitación directa (mm) se cuantificó debajo de cada árbol seleccionado mediante un colector de metal tipo canal de 2,30  $\times$  0,14 m (0,322 m<sup>2</sup>) instalado a 0,5 m del suelo y conectado a un bidón recolector. También se utilizó uno o dos vasos plástico (área= 0,002 m<sup>2</sup>) colocados a nivel del suelo (Rincón et al. 2005) (Fig. 3.2). Se cuantificó el agua recolectada utilizando un bidón graduado de 20 L y una probeta de 1 L. La precipitación directa se cuantificó de la siguiente manera:

$$PD = V_{PD}/R$$

Donde PD es la precipitación directa (mm),  $V_{PD}$  es volumen de agua recolectada (L) y R es el área del recipiente recolector (m<sup>2</sup>). Por evento de lluvia se utilizó el promedio entre el valor obtenido con la canaleta y el obtenido con los vasos.

### 3.4.4. Medición y cálculo de la precipitación fustal

La precipitación fustal (mm) se midió con colectores anulares colocados en cada uno de los árboles de *Ligustrum* y *Lithraea* (Fig. 3.2). Todos los colectores estaban unidos mediante una manguera a reservorios de agua (bidones), en donde se registró el agua recolectada utilizando un bidón graduado de 20 L y una probeta de 1 L. La precipitación fustal se cuantificó de la siguiente manera:

$$PF = V_{PF}/AC$$

Donde PF es la precipitación fustal (mm),  $V_{PF}$  es volumen de agua recolectada (L) y AC es el área de la copa del árbol (m<sup>2</sup>).

### 3.4.5. Intercepción

Intercepción del dosel (mm) se calculó como la diferencia entre el agua ingresada por precipitación bruta menos la precipitación neta:

$$I = PB - (PD + PF)$$

Donde I es la intercepción (mm), PB es la precipitación bruta (mm), PF es la precipitación fustal (mm) y PD es la precipitación directa (mm).



**Fig. 3.2.** Colector de metal tipo canal de la precipitación directa con su reservorio de 20 L y colector anular de la precipitación fustal con su reservorio de 200 L.

### 3.4.6. Variables explicativas de la partición de lluvia

La capacidad de almacenaje de cada especie se estimó como el valor del intercepto del eje X de la regresión lineal ajustada a los datos de precipitación neta (precipitación fustal + directa) y precipitación bruta (magnitud del evento), teniendo en cuenta los 39 eventos registrados y basándose en Takahashi et al. (2011).

La “eficiencia en la canalización” (E) se calculó de la siguiente manera:

$$E = PF_i / (AB * PB)$$

Donde  $PF_i$  es el volumen de la precipitación fustal (I), AB es el área basal del árbol ( $m^2$ ) y PB es la precipitación bruta (Herwitz 1986; Swaffer et al. 2013). Valores  $> 1$  indican que existe un mayor aporte de agua a la base del fuste proveniente de porciones periféricas de la copa del árbol (Li et al. 2008).

### **3.4.7. Redistribución de la precipitación directa a escala de parche en bosques nativos y bosques de *Ligustrum lucidum***

La precipitación directa a escala de parche, se cuantificó utilizando 45 vasos plásticos (área= 0,002 m<sup>2</sup>) colocados sobre el suelo en cada tipo de bosque (N= 2 × 45 = 90). Los vasos fueron distribuidos de a cinco a lo largo de una transecta dentro de cada parcela de trabajo de 20 × 20 m (N= 18). La precipitación directa se registró sólo en 18 eventos de precipitación incidente, desde enero hasta mayo de 2016.

En febrero de 2016, se estimó el Índice de Área Foliar (IAF), como indicador de la densidad/grado de apertura del dosel, en micro-parches justo por encima de cada vaso de plástico, para luego relacionarlo con la precipitación directa medida en esos mismos vasos. Para ello, se tomaron una serie de fotografías digitales con una cámara fotográfica Nikon D50 con una lente adaptada tipo “ojo de pez” siguiendo la metodología propuesta por Rich (1989).

### **3.4.8. Análisis de datos**

Las características de los eventos de lluvia (i.e., magnitud y intensidad) y las características morfológicas de los árboles se analizaron utilizando estadística descriptiva. La relación entre la magnitud y la intensidad del evento se analizó a través de una regresión lineal.

Las relaciones entre la magnitud e intensidad del evento de lluvia con los flujos particionados (i.e., intercepción, precipitación directa y precipitación fustal) en *Ligustrum* y *Lithraea*, se realizaron ajustando regresiones lineales y no lineales entre las variables. Para el caso particular de las relaciones de la magnitud del evento con la precipitación directa y precipitación fustal, una vez ajustadas las curvas, se determinó el valor del intercepto X de cada curva en ambas especies estudiadas. Ese valor se utilizó como indicador del umbral de magnitud del evento necesario para la generación de la precipitación directa y fustal.

Las diferencias estadísticas en el porcentaje promedio de la intercepción, precipitación directa y precipitación fustal entre los árboles de *Ligustrum* y de *Lithraea*, se analizaron utilizando una prueba-t. Posteriormente, para determinar diferencias estadísticas en la precipitación fustal, directa e intercepción entre las dos especies estudiadas, considerando los 39 eventos agrupados en 4 rangos de precipitación: 0-5 mm (N= 4 eventos), 5-10 mm (N= 7), 10-20 mm (N= 10), 20-30 mm (N= 7), 30-40 mm (N= 7) y >40 mm (N= 4), se realizó un ANOVA a dos vías (factor fijo especie de árbol y rango). Además, se utilizó el test HSD Tukey como prueba a *posteriori*.

La capacidad de almacenaje en *Ligustrum* y *Lithraea* se calculó utilizando la ecuación ajustada de la regresión lineal entre la precipitación neta (directa + fustal) y la magnitud del evento (basado en Takahashi et al. 2011). Luego se determinó el valor del intercepto X de la curva, valor que es tomado como indicador de la capacidad de almacenaje de agua en el dosel, ramas y fuste de cada especie de árbol. Por otro lado, para analizar las diferencias estadísticas en la eficiencia en la canalización entre *Ligustrum* (N= 9) y *Lithraea* (N= 9) se utilizó una prueba-t. Además, por especie se relacionó el área basal de cada árbol (N= 9) y la eficiencia en la canalización promedio para cada árbol. A su vez, se realizaron regresiones no lineales entre la magnitud de cada evento (N= 39) y la eficiencia en la canalización promedio por especies en cada uno de esos eventos.

Las diferencias en el porcentaje promedio de la precipitación directa a escala de parche entre bosques nativos (dominados por *Lithraea*) y bosques de *Ligustrum* se analizaron mediante una prueba-t. Posteriormente, se realizaron regresiones entre la precipitación directa registrada en los vasos (N= 45 vasos en bosques nativos y 45 en *Ligustrum*) y el IAF, calculada a partir de fotos hemisféricas (N= 45 micro-parches en bosque nativo y 45 en *Ligustrum*). En este caso, para cada vaso se consideró el promedio de la precipitación directa en los 18 eventos registrados de enero a mayo de 2016.

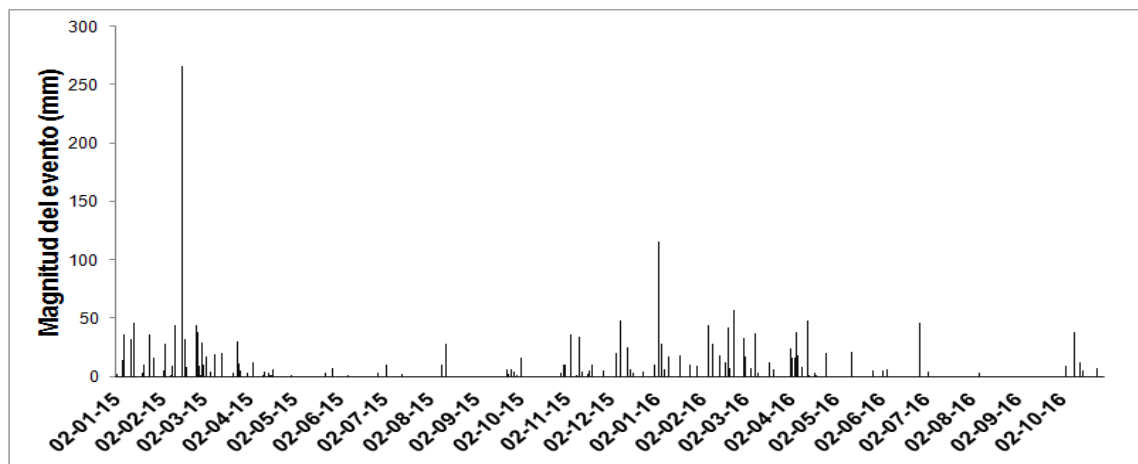
Previo a cada uno de los análisis se comprobó la normalidad, la homoscedasticidad de la varianza y la independencia de los errores. Todos los datos se analizaron utilizando R (R Development Team 2012), considerando un nivel de significancia de  $p \leq 0,05$ .

### **3.5. Resultados**

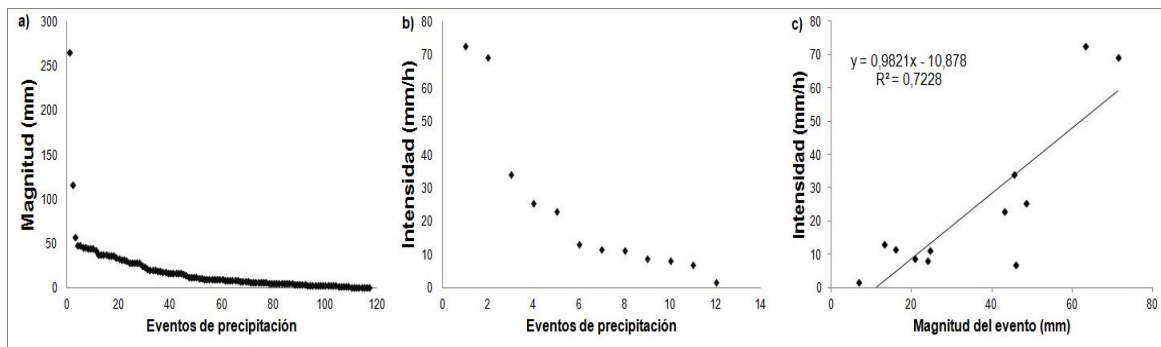
#### **3.5.1. Características de los eventos**

Las precipitaciones, registradas entre enero de 2015 y octubre de 2016, incluyeron 117 eventos (2085,2 mm acumulados), entre los cuales se observaron eventos extremos (por ejemplo un evento de 266 mm el 15 de febrero de 2015; Fig. 3.3). La magnitud y la intensidad de los eventos de precipitación se distribuyeron de una forma desigual, exhibiendo una asimetría en sus valores (Fig. 3.4a-b). En cuanto a la magnitud del evento, entre los 117 eventos ocurridos, la mayoría fueron eventos pequeños (75% no superaron los 20 mm y 56% no superaron los 10 mm) y pocos eventos fueron de gran magnitud (9% superaron los 40 mm y apenas el 2% superaron los 100 mm). La suma de eventos mayores a 20 mm representó el 66% del total de lluvia acumulada entre enero de 2015 y octubre de 2016, mientras la suma de los eventos que no superaron los 20 mm alcanzó el 44 % de lo acumulado. Por su parte, la distribución asimétrica de la intensidad en los distintos

eventos, la cual se pudo registrar sólo para 12 eventos, se caracterizó por presentar pocos eventos muy intensos y la mayoría correspondieron a eventos poco intensos. Se encontró una relación positiva y significativa entre la magnitud y la intensidad del evento (Fig. 3.4c;  $y = 0,9821x - 10,878$ ;  $r^2 = 0,72$ ;  $p < 0,001$ ). No obstante, se registraron algunos eventos grandes pero poco intensos. Los 39 eventos en los cuales se cuantificó la partición de la precipitación reflejaron la misma variabilidad en magnitud e intensidad que el total de eventos (datos no mostrados).



**Fig. 3.3.** Eventos de precipitación (N= 117) y su magnitud (mm) registrados durante en el período comprendido entre enero de 2015 a octubre de 2016.



**Fig. 3.4.** Distribución de (a) la magnitud (N= 117) e (b) intensidad (N= 12) de los eventos de precipitación registrados durante el período comprendido entre enero de 2015 a octubre de 2016, donde cada rombo representa un evento individual ordenado de mayor a menor magnitud e intensidad, respectivamente. (c) Relación entre la magnitud y la intensidad del evento (N= 12;  $y = 0,9821x - 10,878$ ;  $r^2 = 0,72$ ;  $p < 0,001$ ).

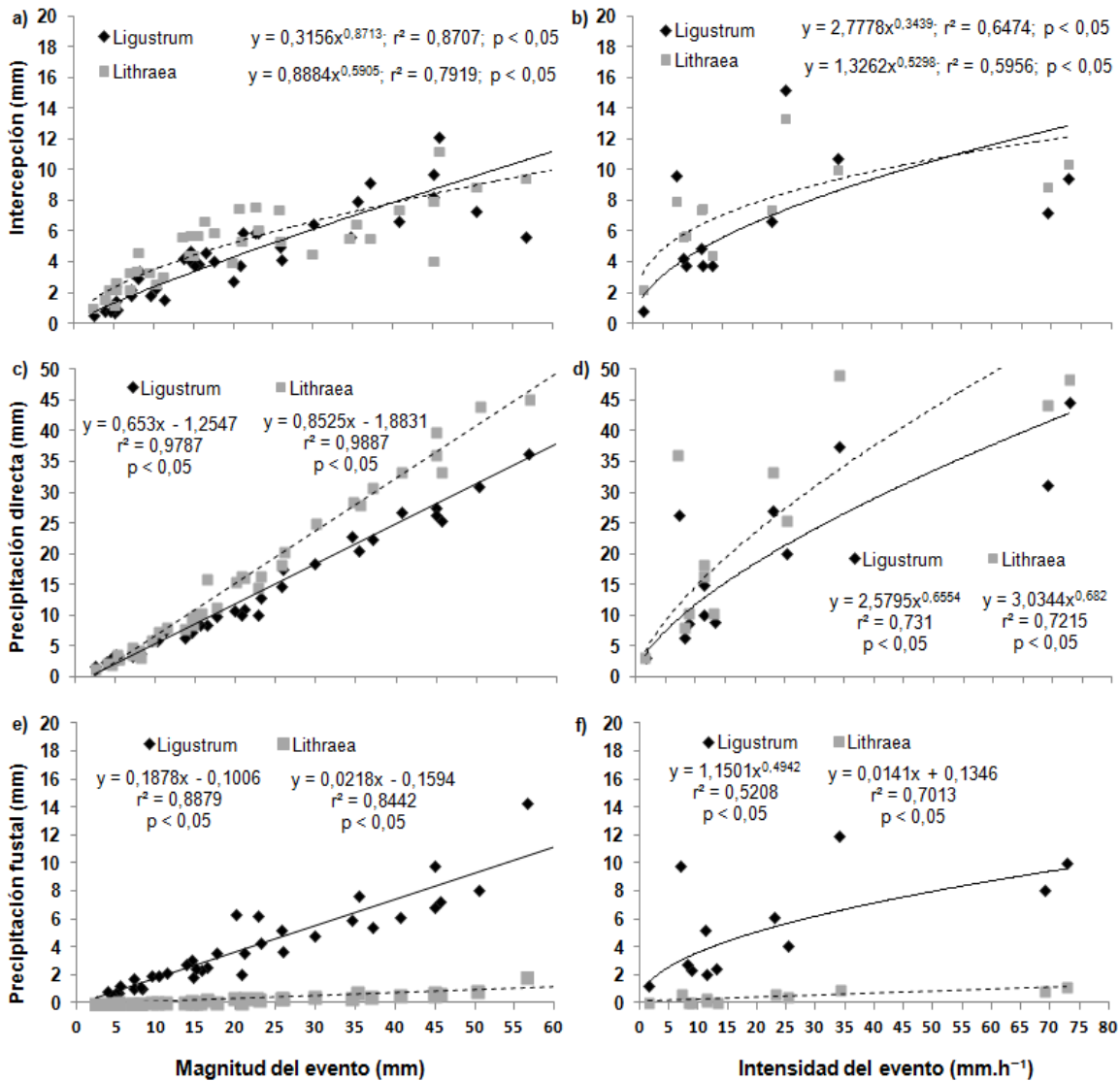
### 3.5.2. Partición de la precipitación en relación con la magnitud e intensidad de los eventos

Al analizar la relación entre la intercepción del dosel y la magnitud del evento tanto para *Ligustrum* como para *Lithraea*, se encontró que la regresión potencial fue la que mejor explicó la distribución de los datos para ambas especies (*Ligustrum*:  $y = 0,3156x^{0,8713}$ ; *Lithraea*:  $y = 0,8884x^{0,5905}$ ; Fig. 3.5a). Sin embargo, al analizar las curvas se observó que las especies exhibieron distintos comportamientos. En magnitudes menores a 40 mm aproximadamente la intercepción fue mayor en *Lithraea*, mientras que en eventos de mayor magnitud se invierte el patrón, mostrando mayor intercepción en *Ligustrum* (Fig. 3.5a). Al relacionar la intercepción del dosel con la intensidad, también se encontró que el mejor ajuste de los datos fue mediante una regresión potencial (*Ligustrum*:  $y = 2,7778x^{0,3439}$ ; *Lithraea*:  $y = 1,3262x^{0,5298}$ ; Fig. 3.5b). Dicha relación mostró que a partir de eventos superiores a 10 mm aproximadamente el incremento en la intercepción comienza a decrecer (Fig. 3.5b).

La precipitación directa se relacionó de manera lineal positiva y significativa con la magnitud del evento en ambas especies (*Ligustrum*:  $y = 0,653x - 1,2547$ ; *Lithraea*:  $y = 0,8525x - 1,8831$ ; Fig. 3.5c), aunque *Lithraea* presentó una mayor pendiente. Al considerar la ecuación ajustada en esta relación lineal, se determinaron los umbrales de magnitud del evento para la generación de precipitación directa. Éstos indicaron un valor de 1,9 mm para *Ligustrum* y 2,2 mm para *Lithraea*. El 91 % de los eventos registrados superaron 1,9 mm de lluvia y el 89 % superaron 2,2 mm de lluvia. En cuanto a la relación entre la precipitación directa y la intensidad del evento, en ambas especies se encontró que la regresión potencial fue la que mejor se ajustó a los datos (*Ligustrum*:  $y = 2,5795x^{0,6554}$ ; *Lithraea*:  $y = 3,0344x^{0,682}$ ; Fig. 3.5d)

La precipitación fustal se relacionó de manera lineal y significativa con la magnitud de cada evento tanto para *Ligustrum* ( $y = 0,1878x - 0,1006$ ; Fig. 3.5e) como para *Lithraea* ( $y = 0,0218x - 0,1594$ ; Fig. 3.5e). No obstante, *Ligustrum* mostró una mayor pendiente indicando que ante un mismo evento se genera mayor precipitación fustal en relación a su par nativo. Teniendo en cuenta la ecuación ajustada en esta relación lineal, se determinaron los umbrales de magnitud del evento para la generación de precipitación fustal en ambas especies. Estos umbrales indicaron un valor de 0,5 mm para *Ligustrum* y 7,3 mm para *Lithraea* (Fig. 3.5e). El 97 % de los eventos registrados superaron 0,5 mm de lluvia caída, mientras que el 57 % superaron 7,3 mm de lluvia. En cuanto a la relación entre la precipitación fustal y la intensidad del evento (Fig. 3.5f), en *Ligustrum* se encontró que este flujo aumentó significativamente de manera potencial a medida que los eventos

fueron más intensos ( $y = 1,1501x^{0,4942}$ ; Fig. 3.5f). En cambio, en *Lithraea* la relación encontrada entre dichas variables fue lineal ( $y = 0,0141x + 0,1346$ ; Fig. 3.5f).



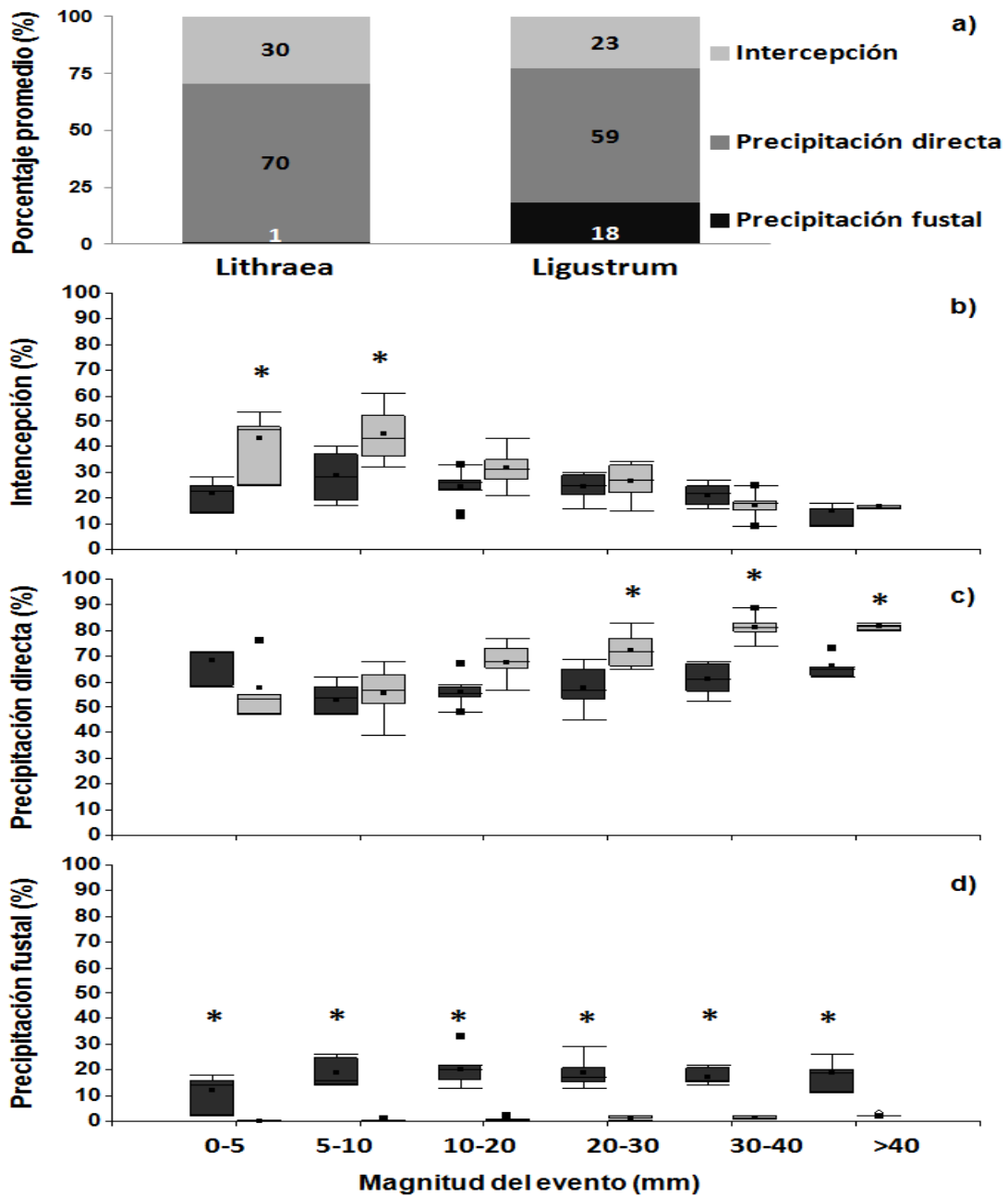
**Fig. 3.5.** Relaciones entre la partición de la precipitación y la magnitud (a,c,e; N= 39) e intensidad (b,d,f; N= 12) de cada evento en *Ligustrum* (rombo negro) y *Lithraea* (cuadrado gris). La línea continua y punteada corresponden a las curvas ajustadas en las regresiones lineales y no lineales en bosques de *Ligustrum* y bosques nativos, respectivamente.

### 3.5.3. El papel de magnitud del evento de lluvia en el porcentaje de la intercepción del dosel, la precipitación directa y la precipitación fustal

Se encontraron diferencias significativas en el porcentaje promedio de la intercepción del dosel ( $t = -2,97$ ;  $gl = 38$ ;  $p < 0,001$ ), precipitación directa ( $t = -4,48$ ;  $gl = 38$ ;  $p < 0,001$ ) y precipitación fustal ( $t = 19,29$ ;  $gl = 38$ ;  $p < 0,001$ ) entre la especie exótica invasora *Ligustrum* y la nativa *Lithraea* (Fig. 3.6a). Los 39 eventos registrados acumularon un total de 892 mm. La pérdida promedio de agua por intercepción del dosel alcanzó un porcentaje significativamente mayor en *Lithraea* respecto a *Ligustrum* (Fig. 3.6a). En promedio, el 30% (variación entre 9-62%) de la precipitación fue interceptada por la especie nativa, representando unos 268 mm del total registrado (Fig. 3.6a). En cambio, *Ligustrum* interceptó un 23% (variación entre 9-40%), equivalente a 205 mm (Fig. 3.6a). Por otro lado, el porcentaje promedio de precipitación directa fue mayor en *Lithraea* que en *Ligustrum*, alcanzando un 69% (variación entre 39-89%; 616 mm) de la precipitación registrada en la especie nativa y un 59% (variación entre 45-73%; 526 mm) en la exótica (Fig. 3.6a). Finalmente, *Ligustrum* presentó un porcentaje promedio mayor de precipitación fustal, un 18% (variación entre 2-33%) equivalente a 161 mm del total registrado, mientras que *Lithraea* generó apenas un 1% (variación entre 0-3%) de este flujo diferencial, equivalente a 9 mm (Fig. 3.6a).

Al considerar los rangos de precipitación incidente, los porcentajes de intercepción del dosel fueron significativamente mayores en *Lithraea* en comparación con *Ligustrum*, en los rangos menores (0-5 mm y 5-10mm), mientras que el resto de los rasgos no se diferenciaron ( $F = 11,04$ ;  $gl = 11$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 3.6b). En referencia al porcentaje de precipitación directa, sólo los rangos mayores de precipitación bruta (20-30 mm, 30-40 mm y >40 mm) fueron los que presentaron diferencias significativas entre las dos especies, arrojando porcentajes más altos en *Lithraea* ( $F = 13,03$ ;  $gl = 11$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 3.6c). Por último, se observó que los porcentajes de precipitación fustal registrados en *Ligustrum* fueron significativamente mayores que los observados en *Lithraea* en todos los rangos considerados, tanto en eventos chicos como grandes ( $F = 38,38$ ;  $gl = 11$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 3.6d).

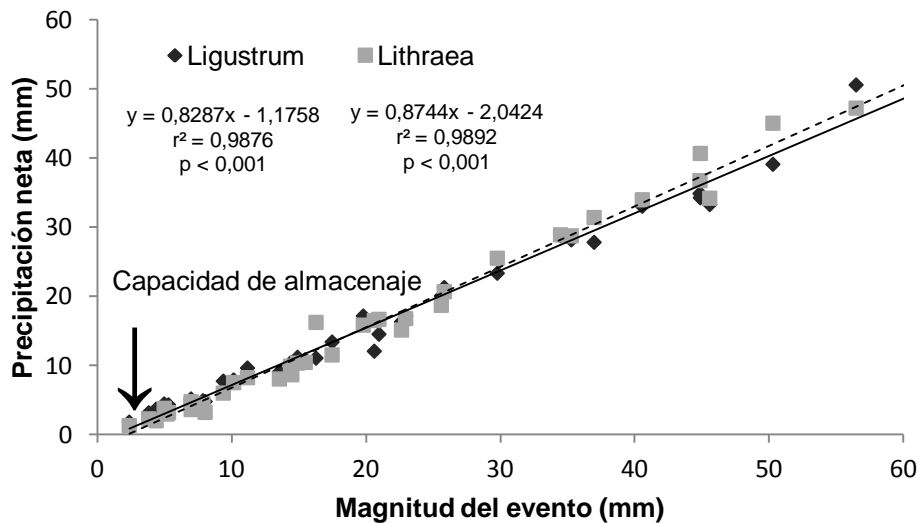




**Fig. 3.6.** (a) Porcentaje (valor medio) de la precipitación fustal, precipitación directa e intercepción en la especie invasora *Ligustrum* y la nativa *Lithraea* considerando 39 eventos de lluvia. Gráficos de cajas con los porcentajes de (b) intercepción, (c) precipitación directa e (d) precipitación fustal en los distintos rangos de magnitud del evento entre la especie invasora *Ligustrum* (caja gris oscuro) y la nativa *Lithraea* (caja gris claro). Asteriscos (\*) indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

### 3.5.4. Capacidad de almacenaje y eficiencia en la canalización

Al considerar el intercepto X de la relación lineal ajustada entre la precipitación neta y la magnitud de las precipitaciones de cada uno de los eventos, se observó que la especie *Lithraea* tiene una capacidad de almacenar una lámina de 2,3 mm ( $y = 0,8744x - 2,0424$ ;  $r^2 = 0,9892$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 3.7), un 40% más de agua de lluvia respecto a *Ligustrum*, la cual alcanza a almacenar 1,4 mm ( $y = 0,8287x - 1,1758$ ;  $r^2 = 0,9876$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 3.7).



**Fig. 3.7.** Capacidad de almacenaje de *Ligustrum* (rombo negro) y *Lithraea* (cuadrado gris) calculado como el intercepto x de la relación lineal ajustada entre la precipitación neta y la magnitud de las precipitaciones de cada uno de los eventos (N= 39). La línea continua y punteada corresponden a las curvas ajustadas en las regresiones lineales de *Ligustrum* y bosques nativos, respectivamente.

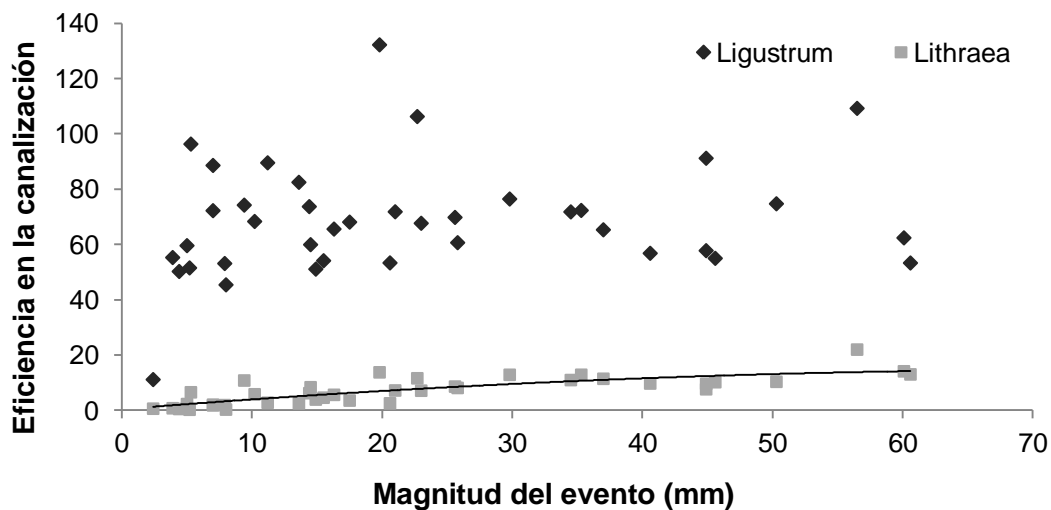
Ambas especies mostraron valores de eficiencia en la canalización mayores a 1, indicando que las hojas y ramas contribuyeron al volumen de precipitación fustal generado, pero fue significativamente mayor en *Ligustrum* ( $t = 8,32$ ;  $gl = 8$ ;  $p < 0,001$ ). El valor promedio de la eficiencia en la canalización fue de 68,8 (rangos entre 0,3 – 270,1; Tabla 3.1) en *Ligustrum* y 7,1 (rangos entre 0 – 80,6; Tabla 3.1) en *Lithraea*. Estos valores medios de eficiencia en la canalización se corresponden con el volumen de agua que llegó al fuste de cada especie en los 39 eventos registrados. En promedio, *Ligustrum* logró canalizar 30,3 l (rangos entre 0,02 – 200 l; Tabla 3.1) por evento, mientras que *Lithraea* canalizó 12,8 l (rangos entre 0 – 182,4 l; Tabla 3.1) por evento. Tomando como ejemplo un árbol de *Ligustrum* (N° 3 en la Tabla 3.1) y un árbol de *Lithraea* (N° 1 en la Tabla 3.1) con la misma área basal (0,011 m<sup>2</sup>), se observó una marcada diferencia en los valores promedios

de eficiencia en la canalización. Mientras el árbol de *Ligustrum* presentó una eficiencia de 55, el árbol de *Lithraea* apenas de 19,16 (Tabla 3.1). Por otro lado, se encontró una relación negativa, marginalmente significativa ( $N= 9$ ;  $r^2 = 0,42$ ;  $p = 0,06$ ), entre el área basal de cada árbol de *Ligustrum* y su eficiencia en la canalización promedio en los 39 eventos de precipitación registrados. En cambio, no se encontró relación entre las variables para *Lithraea* ( $N= 9$ ;  $r^2 = 0,29$ ;  $p = 0,14$ ).

**Tabla 3.1.** Número de réplicas (N° árbol); área basal (AB); eficiencia en la canalización promedio (E), mínima (E mín) y máxima (E máx); litros de precipitación fustal promedio (PF), mínima (PF mín) y máxima (PF máx) en los 39 eventos de precipitación registrados desde enero de 2015 hasta octubre de 2016.

	N° árbol	AB (m <sup>2</sup> )	E	E mín	E máx	PF (l)	PF mín (l)	PF máx (l)
<i>Ligustrum lucidum</i>	1	0,004	105,5	37,6	188,0	11,4	0,4	39,8
	2	0,006	67,7	9,0	125,6	11,8	0,2	43,6
	3	0,011	55,0	9,2	94,0	17,7	0,3	87,6
	4	0,017	94,4	13,1	270,1	39,6	0,7	139,3
	5	0,020	57,8	5,5	131,5	31,4	0,2	184,7
	6	0,025	75,0	0,4	147,5	37,4	0,0	134,8
	7	0,028	68,7	4,3	182,3	45,5	1,3	200,0
	8	0,034	56,8	0,7	115,7	39,2	0,1	200,0
	9	0,039	35,5	0,3	75,8	39,2	0,0	200,0
<i>Lithraea molleoides</i>	1	0,011	19,16	0,8	73,2	6,61	0,03	29,8
	2	0,035	18,48	0,1	80,6	25,79	0,01	160,7
	3	0,038	5,38	0,1	14,3	7,4	0,01	30,8
	4	0,057	5,01	0	34,8	12,21	0	115,1
	5	0,062	5,87	0	19,7	12,98	0,01	58,9
	6	0,063	1,81	0	8	4,77	0	24,5
	7	0,096	1,51	0	6	4,65	0	20,1
	8	0,145	0,98	0	7,7	5,45	0,01	27,6
	9	0,189	5,58	0	17,1	36,2	0,02	182,4

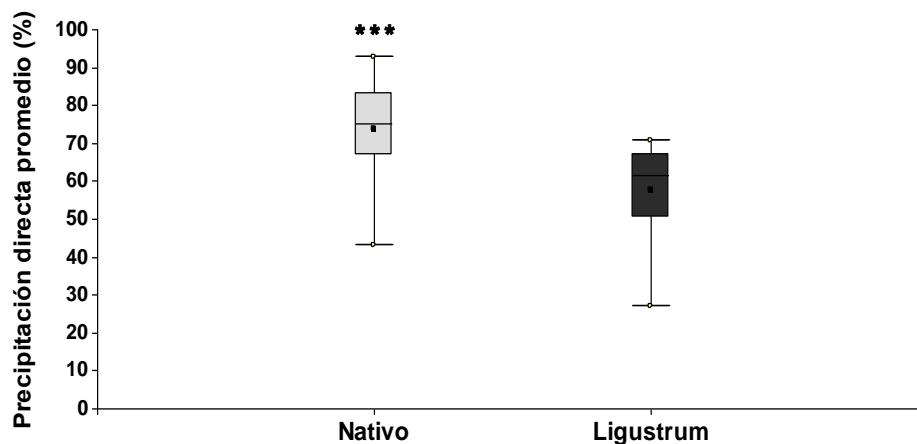
En *Lithraea* los valores de eficiencia en la canalización promedio en cada evento se relacionaron de manera cuadrática y significativa con la magnitud de la precipitación en cada evento individual ( $y = -0,0025x^2 + 0,3798x + 0,3774$ ;  $r^2 = 0,6415$ ;  $p < 0,05$ ; Fig. 3.8). El modelo de regresión cuadrática ajustado exhibió que la mayor eficiencia en la generación de precipitación fustal se lograría en eventos de 70-80 mm. Estos eventos representaron menos del 1% del los eventos del área de estudio. Sin embargo, habría que corroborar la eficiencia con datos de campo ya que dichas magnitudes (70-80 mm) no fueron registradas en los 39 eventos considerados. En el caso de *Ligustrum* no se ajustó significativamente ninguna función, sugiriendo que tanto en eventos chicos como grandes existe una alta eficiencia en la canalización de la lluvia a través del fuste (Fig.3.8).



**Fig. 3.8.** Eficiencia en la canalización promedio en función de la magnitud de cada uno de los eventos (N= 39) en *Ligustrum* (rombo negro) y *Lithraea* (cuadrado gris). La línea continua indica la curva ajustada para *Lithraea* ( $y = -0,0025x^2 + 0,3798x + 0,3774$ ;  $r^2 = 0,6415$ ;  $p < 0,05$ ). En el caso de *Ligustrum* no se ajustó significativamente ninguna función.

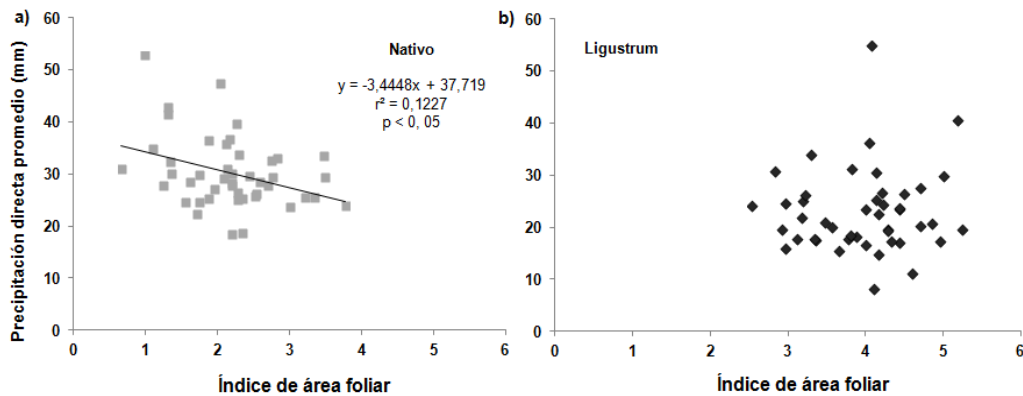
### 3.5.5. Redistribución de la precipitación directa promedio a escala de parche y su relación con el Índice de Área Foliar

Se encontraron diferencias significativas en el porcentaje promedio de precipitación directa entre bosques nativos y bosques de *Ligustrum* ( $t = -3,72$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 3.9), siendo mayor en los primeros (74%) respecto a los bosques de *Ligustrum* (58%).



**Fig. 3.9.** Porcentaje promedio de precipitación directa en bosques nativos (caja gris claro) y de *Ligustrum* (caja gris oscuro) considerando 18 eventos de lluvia registrados de enero a mayo de 2016. Asteriscos (\*\*\*) indican diferencias significativas ( $p < 0,001$ ).

En los sitios nativos se encontró una relación lineal negativa y significativa entre la precipitación directa promedio y el Índice de Área Foliar (IAF), utilizado como indicador del grado de apertura del dosel (Fig. 3.10). Los micro-parches con bajos valores de IAF (i.e. micro-parches más abiertos) favorecieron a la precipitación directa promedio, mientras que en los micro-parches con mayores valores de IAF (i.e. micro-parches más cerrados), la precipitación directa promedio fue más baja. En cambio, no se encontró relación entre la precipitación directa promedio y el IAF en los micro-parches de *Ligustrum*. La amplitud de variación de IAF fue similar en ambos bosques (i.e. 3,1 en el nativo y 2,7 en *Ligustrum*), aunque en los micro-parches nativos se registraron los valores en el IAF más bajos (rango de 0,66-3,77) en comparación con los micro-parches de *Ligustrum* (rango de 2,57-5,25).



**Fig. 3.10.** Precipitación directa promedio (mm) medida con vasos (N= 45) en 18 eventos de precipitación en función del índice de área foliar (IAF) en (a) bosques nativos (cuadrado gris) y (b) bosques de *Ligustrum* (rombo negro). La línea continua indica la curva ajustada para *Lithraea* ( $y = -3,4448x + 37,719$ ;  $r^2 = 0,1227$ ;  $p < 0,05$ ). En el caso de *Ligustrum* no se ajustó significativamente ninguna función.

### 3.6. Discusión

En este capítulo se analizó cómo el reemplazo de bosques nativos por bosques exóticos de *Ligustrum* generó alteraciones en la partición de la precipitación en eventos de diferentes magnitudes e intensidades a escala de árbol y de parche en el Chaco Serrano, en conjunto con el análisis de los posibles mecanismos reguladores de dichos cambios.

#### ¿Cómo se distribuyen, en cuanto a magnitud e intensidad, los eventos de lluvia en el área de estudio?

En el área de estudio la magnitud y la intensidad de los eventos de lluvia se asociaron positivamente, y ambas se distribuyeron de manera asimétrica en el período analizado entre enero de 2015 y octubre de 2016. Esta asimetría es producto de muchos eventos pequeños y poco intensos, y pocos eventos grandes e intensos. Este patrón de distribución de los eventos es similar a lo observado en otros sistemas estacionales de bosques secos, aunque de llanura, en el centro-oeste de Argentina (Magliano et al. 2016). No obstante, Magliano et al. (2016) observaron que muchos de los eventos más grandes no necesariamente fueron los más intensos. En términos de magnitud de los eventos, en esta tesis se encontró que sólo el 25% de los eventos superaron los 20 mm, lo que implicó que unos pocos eventos grandes, concentrados entre los meses de diciembre a marzo (Fig. 1.5), acumularon la mayor parte de la precipitación registrada en el período analizado (2085,2 mm). Sin embargo, la mayoría de los eventos no superaron los 10 mm de lluvia y

se distribuyeron a lo largo del año, especialmente en meses de escasas de precipitaciones (comienzo y final de la estación de crecimiento).

### **¿De qué manera se relaciona la partición de la precipitación con la magnitud e intensidad del evento de lluvia?**

Se esperaba que a medida que aumente la magnitud e intensidad de los eventos se incremente linealmente la precipitación directa y fustal, mientras que el aumento de la interceptación decrezca hasta llegar a una asíntota. Los resultados encontrados concordaron con las predicciones, excepto que se encontró que la regresión potencial fue la que mejor se ajustó a los datos en la relación entre la intensidad y la precipitación directa y precipitación fustal, en ambas especies. Estos resultados, indicarían que sólo las intensidades bajas ( $< 15 \text{ mm.h}^{-1}$ ) tendrían un rol relevante en la partición de dichos flujos, mientras que a intensidades altas ( $> 15 \text{ mm.h}^{-1}$ ) solo la magnitud del evento estaría regulando la partición de la precipitación. Sin embargo, trabajos recientes en sistemas similares al Chaco Serrano, encontraron que la intensidad cumple un papel clave sobre la redistribución del agua de lluvia (Magliano et al. 2015).

Las relaciones de la magnitud del evento con la precipitación directa y precipitación fustal permitieron calcular los umbrales necesarios para la generación de estos flujos. Para la generación de precipitación directa fueron necesarios a 1,9 mm en *Ligustrum* y 2,2 mm en *Lithraea*, lo cual indicó que en la mayoría (más del 85 %) de los eventos del área de estudio se generó este flujo directo en ambas especies. En cambio, para la generación de precipitación fustal el tamaño del evento tuvo que superar apenas los 0,5 mm para *Ligustrum* y 7,3 mm para *Lithraea*. El 97 % de los eventos registrados superaron el umbral de lluvia en la especie exótica, mientras que el 57 % superaron en la especie nativa, lo cual resaltaría las diferencias en la capacidad de generar flujo fustal entre las especies que será detallada más adelante.

### **¿Existen diferencias entre bosques dominados por *Ligustrum* y *Lithraea* en cuanto a la interceptación del dosel, la precipitación directa y la precipitación fustal? ¿Qué rol juega la capacidad de almacenaje y la eficiencia en la canalización en la partición de la precipitación en *Ligustrum* y *Lithraea*?**

Se encontraron importantes diferencias en la partición de la precipitación a escala de árbol entre *Ligustrum* y *Lithraea*, distinto a lo planteado en las predicciones. Se esperaba que en *Ligustrum* la mayor precipitación fustal compense el agua que no llega de forma directa, y en consecuencia, la interceptación no cambie respecto a *Lithraea*. No obstante, se

encontró que las pérdidas por intercepción del dosel fueron menores en *Ligustrum* (23 %) respecto a *Lithraea* (30 %), particularmente en eventos pequeños (< 10 mm). Si bien se encontró que la precipitación directa fue menor en *Ligustrum* (59 %) en comparación con *Lithraea* (69 %), tal como se esperaba, el resultado más sobresaliente fue el de la precipitación fustal. Este flujo fue ampliamente mayor en *Ligustrum*, recibiendo en promedio el 18 % de la lluvia vía fuste, mientras que *Lithraea* apenas alcanzó el 1 %. De esta manera, la gran cantidad de precipitación fustal sobrecompensó, en todos los eventos de lluvias, lo que no llegó de forma directa en *Ligustrum*, aumentando la precipitación neta en detrimento de la intercepción.

Las diferencias en intercepción encontradas pueden ser explicada en gran medida por la mayor capacidad de almacenaje que presenta *Lithraea* (2,3 mm) respecto a *Ligustrum* (1,4 mm). Estos valores reflejan claramente las diferencias morfo-estructurales entre las especies (Tabla 3.1). Las diferencias en el almacenaje estarían asociadas al tipo de corteza, a pesar de que *Ligustrum* presenta hojas más grandes que *Lithraea* (Zeballos et al 2014b) y mayor Índice de Área Foliar (IAF) (Tabla 3.1), ambos relacionados positivamente con la capacidad de almacenaje (Carlyle-Moses y Gash 2011, Wang et al. 2012). La morfología de corteza es considerada uno de los factores más importantes que afectan la capacidad de almacenaje (Levia y Herwitz 2005; Van Stan y Levia 2010; Siegert y Levia 2014). *Lithraea* tiene una corteza muy rugosa con fisuras formadas por láminas que se desprenden como si fuesen escamas (Demaió et al. 2002), capaces de almacenar gran cantidad de agua. Este tipo de corteza fisurada está presente tanto en el fuste principal como en sus ramas, muchas de las cuales crecen paralelas al suelo, ampliando de ese modo, la superficie con capacidad de retener agua. En contraposición, *Ligustrum* presenta una corteza lisa prácticamente sin fisuras, reduciendo la capacidad de retener agua. En esta línea, Takahashi et al. (2011) encontraron diferencias en la capacidad de almacenaje de agua entre una especie dominante nativa (*Metrosideros polymorpha*) con corteza rugosa y fisurada, y una especie exótica (*Psidium cattleianum*) de corteza lisa, en Hawái, evidenciando el efecto de las características morfológicas en la capacidad de almacenaje de agua de las especies leñosas.

Los resultados demostraron que *Ligustrum* recibe mayor cantidad de agua que *Lithraea* vía precipitación neta (directa + fustal), la principal entrada de agua al suelo en los sistemas boscosos (Crockford y Richardson 2000; Levia y Frost 2006), lo cual resulta una ventaja en ambientes con limitantes hídricas como el Chaco Serrano (Martinez-Meza y Whitford 1996; Li et al. 2008, Wang et al. 2011; Zhang et al. 2015; Sadeghi et al. 2017). La mayor precipitación neta podría reflejarse en un mayor contenido de humedad en el suelo bajo *Ligustrum*, salvo que la especie haga un uso exhaustivo del recurso hídrico



(aspecto que será abordado en el próximo capítulo). En este sentido, resulta interesante indagar sobre las diferencias en la contribución relativa de la precipitación directa y fustal entre las especies. La precipitación fustal aporta un menor volumen de agua al suelo respecto a la precipitación directa, pero tiene mayor relevancia eco-hidrológica, debido al aporte localizado de agua (Liang et al. 2011; Siegert y Levia 2014). No obstante, en el caso particular de *Ligustrum*, a pesar de recibir menos precipitación directa en comparación con *Lithraea*, la lluvia que llega al suelo de esa forma se reparte principalmente entre individuos (adultos y/o renovales) de esta misma especie invasora, gracias a que forma parches mono-dominantes y presenta un escaso desarrollo del sotobosque nativo (Hoyos et al. 2010 y capítulo 2 de esta tesis). Esto representaría una ventaja para la especie invasora en términos de competencia por el recurso hídrico. En cambio, bajo los individuos de *Lithraea*, el flujo directo puede ser aprovechado tanto por esta especie arbórea como por otras formas de vida distintas que cubren el sotobosque (arbustos, hierbas y gramíneas; ver capítulo 2).

La alta eficiencia en la canalización de precipitación fustal en *Ligustrum*, permite explicar los grandes volúmenes de agua encontrados en la base del fuste en todos los eventos de lluvia. Esta alta eficiencia se asocia principalmente a las características morfo-estructurales de *Ligustrum*, muy diferentes a las de *Lithraea*. Mientras la especie nativa presenta ramificaciones con grandes ángulos, en *Ligustrum*, las bifurcaciones de las ramas presentan ángulos agudos que forman una estructura similar a la de un embudo (Wang et al. 2013; Siegert y Levia 2014; Zhang et al. 2015). Esta estructura de embudo le permite a *Ligustrum* canalizar el agua hacia el fuste, ayudado por el tipo de hoja y su corteza lisa (Van Stan y Levia 2010). En consecuencia, este flujo llega de forma diferencial hacia la zona radical (Schwärzel et al. 2012), aumentando la disponibilidad de agua que potencialmente sería consumida por la especie (Liang et al. 2011; Imada et al. 2013; Siegert y Levia 2014). En el Chaco Serrano, esta capacidad de canalización de *Ligustrum*, tendría un papel relevante en el período donde empiezan a escasear las precipitaciones. Aquí, toman mayor relevancia los eventos que no superan los 10 mm, ya que son los más frecuentes en el área de estudio, y principalmente ocurren en momentos fenológicos claves como al comienzo (primavera) y al final de la estación de crecimiento (otoño-invierno) (Demaio et al. 2002; Sérsic et al. 2010), período en el cual *Ligustrum* se encuentra con frutos (Aragón y Groom 2003; Ferreras et al. 2008; Tecco et al. 2013).

En comparación con otros sistemas boscosos (por ejemplo, bosques de *Quercus* spp., bosques de *Pinus* spp., bosque de *Eucalyptus* spp, y bosques tropicales), en los cuales la precipitación fustal varía entre 0,3-9,5% de la precipitación incidente (Levia et al. 2011), *Ligustrum* supera ampliamente esos valores (18 % de precipitación incidente), lo cual

resalta los resultados encontrados. Los valores de precipitación fustal en *Ligustrum* se asemejan a los porcentajes registrados para especies de sistemas con limitantes hídricas, tanto en árboles nativos con muchas ramificaciones, como por ejemplo bosques abiertos de *Acacia* spp. de Australia (18 % de precipitación fustal), como en arbustos de matorrales mediterráneos de Europa (3,8 - 26,4 % de precipitación fustal) (Swaffer et al. 2013, Garcia-Estringana et al. 2010)

Finalmente, la precipitación fustal presentaría ventajas no sólo por el volumen de agua canalizada que aumenta las probabilidades de ser aprovechada por el árbol (Liang et al. 2011; Imada et al. 2013; Siegert y Levia 2014), sino también por el rol que cumple en la redistribución de los nutrientes (Aboal et al. 2015). En sistemas con limitantes hídricas, dichos nutrientes transportados por la precipitación fustal pueden contribuir a la generación de “islas fértiles” alrededor de cada individuo (Whitford et al. 1997), favoreciendo a las especies invasoras con características morfo-estructurales que promueven un aumento en la precipitación fustal (Sadeghi et al. 2017). Además, aunque no se conocen estudios sobre posibles alelopátías en los bosques de *Ligustrum*, la precipitación fustal podría presentar una ventaja adicional para aquellas especies invasoras que generan sustancias alelopáticas provenientes de exudados de hojas y/o ramas, ya que ayudaría a distribuir dichos compuestos en el suelo (Sadeghi et al. 2017), en detrimento de la vegetación nativa, facilitando el proceso de invasión.

### **¿Qué porcentaje llega por precipitación directa en parches de bosque nativo y parches de *Ligustrum*, y cómo se relaciona este flujo con el Índice de Área Foliar, como indicador de la densidad del dosel?**

Entre los parches de bosque nativo y los parches mono-dominantes de *Ligustrum* se encontraron cambios en la distribución de la precipitación directa no sólo a escala de árbol sino que también, como era de esperar, a escala de parche. Así, el porcentaje promedio de precipitación directa fue mayor en los bosques nativos respecto a los bosques de *Ligustrum*, registrando un 74 % y un 58 % de la precipitación incidente, respectivamente. Por otro lado, distinto a lo esperado, se encontró que la redistribución de la precipitación directa dentro de cada bosque fue diferente. Los resultados indicaron que los parches nativos más abiertos (menor IAF) lograron acumular más agua de lluvia que los parches con vegetación más densa. Por lo tanto, eso sugiere una gran variabilidad en la humedad del suelo y de los solutos (e.g. nutrientes) liberados por el dosel que llegan al suelo gracias a este flujo (Hervé-Fernandez et al 2016), lo cual podría tener un rol importante en el crecimiento de la vegetación del sotobosque (Levia y Frost 2006). En cambio, en los parches de *Ligustrum* no se encontró una relación entre este flujo directo y

la densidad o grado de apertura del dosel, lo cual sugiere una distribución homogénea de la precipitación directa. Esta homogeneización en la precipitación directa es típica de plantaciones forestales (Levia y Frost 2006; Fan et al. 2015), lo cual concuerda con el aspecto estructural que presentan los parches mono-dominantes de *Ligustrum* (Hoyos et al. 2010), tal como se describió en el capítulo anterior. Estos resultados encontrados en los bosques de *Ligustrum*, se podrían explicar por el hecho de que en los parches más abiertos (menor IAF), hay menor densidad de árboles, pero estos árboles tienen áreas basales y copas más grandes que estarían direccionando parte de la lluvia hacia el fuste. De esta manera, en los parches más abiertos, el agua que no llega de forma directa, está siendo compensada por un aumento de precipitación fustal, dejando los valores de precipitación directa dentro del rango de los parches de bosque cerrados (mayor IAF) (Fig. 3. 10).

### **Proyecciones de la partición de la precipitación desde una escala de árbol hacia una escala de parche**

Si bien estos resultados a escala de parche, sólo incluyeron a la precipitación directa, se podría hacer una extrapolación de la precipitación fustal registrada a escala de árbol (asumiendo toda la limitación pertinente al caso) para determinar la partición de la lluvia en los bosques nativos y de *Ligustrum* (Takahashi et al. 2011; Swaffer et al. 2013). Este ejercicio, permite calcular la precipitación neta de cada bosque, para lo cual es necesario sumar la precipitación directa a escala de parche y la precipitación fustal calculada a escala de árbol, asumiendo similitud entre las escalas. Se observó que los parches nativos presentaron una cobertura arbórea promedio de 88 % (Tabla 2.1), de los cuales *Lithraea* cubre el 54 % y el resto se reparte entre, *Condalia buxifolia*, *Acacia praecox* y *Celtis ehrenbergiana*, especies subordinadas que presentan características morfo-estructurales similares a la dominante nativa (Demaio et al. 2002), lo cual sugiere que su aporte por precipitación fustal sería igual que el de *Lithraea* (1 % de la precipitación incidente). Por otro lado, se registró que los parches de bosques exóticos presentan un 98,8 % de cobertura arbórea (Tabla 2.1), de la cual *Ligustrum* cubre un 96 %. Por lo tanto, los resultados de precipitación fustal promedio (18 % de la precipitación incidente), obtenidos a partir de árboles de distintos tamaños, reflejarían adecuadamente este flujo fustal a escala de parche. De este modo, teniendo en cuenta todos los supuestos anteriores, los bosques nativos presentarían una precipitación neta de 75 % (74 % de precipitación directa + 1 % de precipitación fustal), mientras que los bosques de *Ligustrum* alcanzarían una precipitación neta de 76 % (58 % de precipitación directa + 18 % de precipitación fustal). Sin embargo, a estos valores habría que sumarle un grado de incertidumbre, ya

que se consideran supuestos que sólo serían verificables realizando mediciones de partición de la lluvia a escala de parche (ver Takahashi et al. 2011), particularmente en el bosque nativo por ser más diverso en especies arbóreas respecto al bosque monodominantes de *Ligustrum*. En resumen, asumiendo un escalamiento correcto, estos resultados hipotéticos nos indicarían que el aporte de agua de lluvia al suelo sería similar en ambos bosques, pero con diferencias marcadas en la forma de distribución de los flujos directos y fustales. Entonces, surge el interrogante de qué manera es aprovechada el agua que llega al suelo en los bosques nativos y los de *Ligustrum*, tema abordado en el próximo capítulo.

### **Consideraciones finales**

La invasión de *Ligustrum* genera importantes alteraciones en la redistribución del agua de lluvia, siendo la precipitación fustal el factor clave de dichos cambios. Desde el punto de vista de los impactos eco-hidrológicos generados por una especie exótica, en el Chaco Serrano, a la especie invasora *Ligustrum* se le presenta el mejor escenario posible en cuanto a la partición de la lluvia a escala de árbol. En primer lugar, minimiza la pérdida por intercepción del dosel, aumentando la precipitación neta (precipitación directa + fustal), y en segundo lugar, maximiza la precipitación fustal sobre la precipitación directa. En consecuencia, en el Chaco Serrano la manera en que se redistribuye el agua de lluvia a escala de árbol, le proporcionaría a *Ligustrum* una ventaja competitiva sobre *Lithraea*, la especie nativa dominante de este sistema con limitantes hídricas. Esta ventaja sobre el recurso hídrico se suma a las ventajas de *Ligustrum* en el aprovechamiento del recurso lumínico, detallado en el capítulo anterior. Sin embargo, a escala de parche, el agua que llegaría al suelo en los bosques nativos sería similar a la de los bosques de *Ligustrum*, descontando el aporte diferencial de precipitación fustal registrado en la especie exótica. Por lo tanto, toma gran relevancia la manera en que cada bosque aprovecha ese recurso, sabiendo que en el primer caso, el agua será repartida entre muchas especies, mientras que en el segundo será entre unas pocas, especialmente entre individuos de *Ligustrum*.

## Capítulo 4

### **4. El reemplazo de bosques del Chaco Serrano por bosques mono-dominantes de *Ligustrum lucidum* y sus consecuencias en la redistribución del agua que llega al suelo**

#### 4.1. Introducción

La redistribución de los flujos de agua en un ecosistema terrestre está determinada principalmente por la interacción entre la precipitación, la vegetación y el suelo (Chapin et al. 2002). La fracción de lluvia que llega al suelo y se infiltra en el perfil representa el principal control de la productividad primaria neta en ecosistemas con limitantes hídricas (Newman et al. 2010). Parte del agua infiltrada que no es evaporada directamente de la superficie del suelo ni es transpirada por la vegetación, puede escapar de la zona de alcance radical (flujo no productivo) y contribuir al drenaje profundo (Zhang et al. 1999), aunque este flujo suele representar una fracción pequeña del balance hídrico en estos sistemas. Por otro lado, no toda el agua de lluvia que llega al suelo se infiltra, y un porcentaje de esta agua puede escurrirse sobre la superficie, generando escorrentía superficial (García-Martino et al. 1996; Chirino et al. 2006; Brauman et al. 2007). Si bien la escorrentía superficial se considera una pérdida del sistema, a escala de parche este flujo redistribuye el agua horizontalmente, principalmente hacia zonas topográficas más bajas (e.g. fondos de valle), pudiendo incidir en la disponibilidad de agua para la vegetación (Ceballos Barbancho 1996; Calvo-Cases et al. 2003; Neary et al. 2009).

La escorrentía superficial está controlada por factores climáticos, principalmente la magnitud e intensidad del evento, por el relieve, las características edáficas y por el tipo de vegetación (Calvo-Cases et al. 2003; Boix-Fayos et al. 2006; Ran et al. 2012). La magnitud del evento influye directamente sobre el contenido de agua en el suelo, con la posibilidad de saturarlo de agua en eventos grandes y aumentar las probabilidades de producir escorrentía superficial (Horton 1933, 1941). Este flujo horizontal también se puede generar cuando la intensidad de la lluvia supera a la tasa de infiltración del suelo (Dunne et al. 1991). La magnitud y la intensidad del evento se asocian positivamente con la escorrentía superficial, es decir que los eventos de precipitación grandes e intensos pueden generar mayor escurrimiento superficial que los pequeños y poco intensos (Nicolau et al. 1996; Huang et al. 2013). Otros factores abióticos como la topografía y la pendiente regulan la escorrentía superficial, principalmente a escala de cuenca (Descroix et al. 2001). Mientras que a escala de parche, ciertas características intrínsecas del suelo tienen mayor importancia en la partición infiltración/escorrentía. Entre ellas, la textura, la cobertura de pequeños fragmentos de rocas y la estructura del suelo cumplen un papel clave (Cerdà 2001; Puigdefábregas 2005), debido a que suelos con mayor contenido de arena, fragmentos de roca y macroporos, aumentan la conductividad hidráulica saturada del suelo, disminuyendo la escorrentía superficial (Cerdà 1997; Huang et al. 2013). Estas características edáficas pueden ser modificadas por el uso, principalmente la ganadería, lo cual aumenta el grado de compactación del suelo, generando mayor escurrimiento

superficial (Kato et al. 2009). A su vez, propiedades físico-químicas del suelo, como la repelencia al agua del suelo y el contenido de materia orgánica también pueden influir en la partición de estos flujos (Vogelmann et al. 2013). Mientras que la repelencia puede generar más escurrimiento superficial (Martínez-Zavala y Jordán-López 2009), la materia orgánica participa de la formación de agregados que favorecen la infiltración del agua en el suelo evitando el escurrimiento superficial (Franzluebbers 2002).

Las características de la precipitación y las propiedades edáficas interactúan con la vegetación, ejerciendo en conjunto un papel importante en el control de los procesos de infiltración y escorrentía superficial (Zhang et al. 1999). La vegetación boscosa, junto a la hojarasca que acumula, generan rugosidad en la superficie del suelo, afectando negativamente al escurrimiento superficial (Puigdefábregas 2005), y favoreciendo la infiltración de agua. Particularmente, los sistemas más estructurados son los que permiten mayor infiltración (Bruijnzeel 1989, 2004), ya que las raíces de las plantas generan espacios insaturados que aumentan la conductividad hidráulica saturada, mejorando el flujo del agua dentro del perfil de suelo (Cerdà 1996; Ataroff y Rada 2000; Ilstedt et al. 2007; Chandler 2006; Bartens et al. 2008). Dichos flujos suelen alterarse cuando se producen reemplazos contrastantes de la cobertura vegetal, como por ejemplo de bosque a pastizal (Brown et al. 2005), debido a que se modifica la interacción precipitación-vegetación-suelo (Bruijnzeel 2004; Trabucco et al. 2008). Sin embargo, poco se conoce sobre las alteraciones en la infiltración/escorrentía superficial en ecosistemas boscosos nativos invadidos con plantas leñosas que forman bosques mono-dominantes, como en el caso de la invasión de *Ligustrum* en distintas regiones de Argentina (Aragón y Groom 2003; Hoyos et al. 2010). Además, estos cambios pueden ser afectados por las características de los eventos de lluvia (magnitud e intensidad), resaltando un rol clave, pero también poco estudiado, en la eco-hidrología de sistemas invadidos. En general, los estudios en el tema se han enfocado en el rol eco-hidrológico de las plantaciones forestales sobre los procesos de infiltración/escorrentía superficial (Chirino et al. 2005). En este sentido, Kothiyari et al. (2004), encontraron que en plantaciones de pinos (sistemas comparables con bosques mono-dominantes invadidos) la escorrentía superficial se incrementa con la magnitud de la lluvia, atribuyéndole estos resultados a la estructura simplificada del pinar. Estudios como este, evidencian que los procesos de infiltración/escorrentía pueden ser afectados por la vegetación invasora al alterar la estructura del bosque, disminuyendo la cobertura de estratos bajos, los cuales tienen una función clave al amortiguar la precipitación incidente y reducir la velocidad del agua potencialmente escurrida (Nicolau et al. 1996; Wilcox et al. 2003; Girmay et al. 2009; Nagase y Dunnett 2012).

El agua que no escurre y logra infiltrarse en el perfil queda disponible para ser tomada por la vegetación, descontando el agua que drena hacia la napa freática o zonas más profundas del suelo. En regiones semi-áridas y sub-húmedas es la disponibilidad de agua en el suelo la que controla, en mayor medida, el flujo de evapotranspiración a lo largo del año hidrológico. En estos sistemas la evapotranspiración suele ser similar al flujo de entrada por precipitación (Zhang et al. 1999; Putuhena y Cordery, 2000; Calder y Dye 2001; Dasso et al. 2014). De esta manera, el suelo cumple un rol importante almacenando y regulando el flujo del agua que es utilizada por la vegetación a lo largo de la estación de crecimiento (Poca et al. 2017). En los sistemas con limitantes hídricas, el contenido de agua en el suelo responde principalmente a las precipitaciones y exhibe una gran heterogeneidad espacio-temporal, inclusive a escala de sitio (Poca 2016) o micro-cuencas (Gómez-Plaza et al. 2000). La topografía y las características edáficas (i.e. textura) ejercen un fuerte control sobre la humedad del suelo (Qiu et al. 2001), encontrándose mayor contenido de agua en posiciones bajas (e.g. fondos de valles). En estos sistemas, la humedad superficial es más variable respecto a la profunda debido principalmente al consumo de agua por la vegetación (Gómez-Plaza et al. 2000) y por evaporación directa del suelo (Marchesini 2011; Magliano 2016). Vilà y Hulme (2017) remarcaron que ciertas especies leñosas invasoras pueden lograr un mejor aprovechamiento del agua en suelo a través de diferentes mecanismos. Mientras algunas especies presentan un sistema radical más superficial que las especies de la comunidad nativa invadida, aprovechando mejor el agua en superficie (e.g. *Lonicera maackii*; Pfeiffer y Gorchov 2015); otras invasoras presentan raíces profundas que alcanzan la napa freática del sistema invadido (e.g. *Eucalyptus* spp., *Acacia* spp., *Prosopis* spp., *Tamarix* spp.; Pejchar y Mooney 2009), zona inexplorada por la vegetación nativa. En los sistemas estacionales sudafricanos se ha estimado una reducción marcada de la recarga de agua a la napa freática por leñosas invasoras de raíces profundas (van Wilgen et al. 2008), especialmente especies del género *Prosopis* (Le Maitre et al. 2000). La disponibilidad hídrica en el perfil de suelo puede ser alterada a causa de cambios temporales en el consumo de agua de la vegetación, dados por las diferencias fenológicas entre plantas exóticas y nativas (Zavaleta 2000; Levine et al. 2003; Ehrenfeld 2010), particularmente en sistemas estacionales (van Wilgen et al. 2008). Éste es el caso de invasiones o plantaciones de plantas perennifolias que se establecen en sistemas dominados con vegetación decidua o con estacionalidad en su actividad fotosintética (Vilà y Hulme 2017). En consecuencia, el reemplazo de especies termina reduciendo el contenido de agua en el perfil de suelo, ya que las nuevas especies tienen la capacidad de transpirar una mayor cantidad de agua a lo largo del año hidrológico respecto al sistema original (Calder y Dye 2001; van Wilgen et al. 2008; Huber et al 2010). Los resultados de las investigaciones a nivel de cuenca (Charles y Dukes 2008; van Wilgen



et al. 2008; Pejchar y Mooney 2009; Jobágyy et al. 2013), donde en general se observa una disminución en los caudales en plantaciones con especies exóticas o sistemas invadidos con exóticas, serían el resultado del aumento en transpiración de dichas especies (Cavaleri y Sack 2010).

En el Chaco Serrano, un sistema caracterizado por una estacionalidad marcada en las precipitaciones y donde coexisten especies nativas caducifolias y perennifolias, no hay antecedentes que aborden los procesos de infiltración/escorrentía, y tampoco, la variación del contenido de agua en el suelo en bosques nativos y bosques mono-dominantes de *Ligustrum* a escala de parche. En este sistema, conocer la influencia de los diferentes tipos de vegetación sobre la redistribución del agua en el suelo resulta un proceso clave para entender los cambios en los flujos superficiales, sub-superficiales, e inclusive los profundos (Wittenberg y Sivapalan 1999; Cingolani et al. 2015). El drenaje profundo en algunas regiones del Chaco Serrano, como las Sierras Chicas de Córdoba, es escaso debido a que sus suelos son someros y la roca madre limita la percolación del agua a mayores profundidades (Cioccale 1999). En la ladera este de las Sierras Chicas de Córdoba, dónde se enmarca el área de estudio, el drenaje profundo se localiza generalmente en zonas de valles en el piedemonte (Gerbaudo 1998), resultando un servicio ecosistémico clave que provee de agua a gran parte de los pueblos allí ubicados. Coincidentemente, gran parte de la zona del piedemonte se corresponde con el área invadida por bosques mono-dominantes de *Ligustrum* (Hoyos et al. 2010; Gavier-Pizarro et al. 2012), resaltando la importancia de abordar la dinámica del agua en el perfil de suelo en estos sistemas invadidos.

En capítulos anteriores observamos que la especie invasora *Ligustrum* presenta varios antecedentes que sugieren cambios en la redistribución del agua en el suelo en comparación con sistemas boscosos nativos. *Ligustrum* forma bosques densos perennifolios con mayor biomasa aérea, mayor Índice de Área Foliar e Índice de Vegetación Normalizado respecto a los bosques nativos, como se detalló en el capítulo 2. Además, en el capítulo 3, se observó cómo los cambios morfo-estructurales de los bosques de *Ligustrum* (Hoyos et al. 2010), alteraron la partición de la lluvia a escala de árbol y de parche. Por otro lado, otros autores observaron que *Ligustrum* tiene un rápido crecimiento y posee atributos funcionales que se asocian a una alta capacidad potencial de uso y transporte de agua (i.e. alto valor de área foliar específica, alto potencial hídrico de hoja, baja densidad de leño; Zeballos et al. 2014b). Zamora Nasca et al. (2014), comparando sitios invadidos y bosques nativos en los sistemas húmedos de las Yungas tucumanas, encontraron menor humedad superficial de suelo y mayor Índice de Vegetación Normalizado (IVN) en bosques de *Ligustrum*. Sin embargo, se desconoce el

efecto de *Ligustrum* sobre el contenido de agua en suelos profundos. Por lo tanto, todas estas características posicionan a *Ligustrum* como una especie con la potencialidad de alterar la partición infiltración/escorrentía, y a la vez, de tener tasas de transpiración más elevadas que la vegetación nativa de los bosques del Chaco Serrano.

#### **4.2. Objetivos**

En este capítulo se pretende determinar la redistribución del agua en el suelo en parches de bosques nativos y bosques dominados por *Ligustrum lucidum*, evaluando los cambios en los procesos de infiltración/escorrentía superficial en distintos eventos de lluvias, y la variación del contenido de agua a lo largo del año a diferentes profundidades del suelo. Específicamente, en este capítulo se propuso responder las siguientes preguntas: entre los bosques nativos y los bosques de *Ligustrum* 1) ¿Cuál es el papel de la precipitación, la vegetación y las propiedades del suelo en la generación de escorrentía superficial en eventos de diferentes magnitudes e intensidades?, 2) ¿Cómo es la variación diaria y mensual del contenido volumétrico de agua en suelo superficial en las laderas?, 3) ¿Cómo cambia la tasa de pérdida de humedad de suelo superficial a lo largo del año entre los tipos de bosques y cómo se relaciona con el Índice de Vegetación Normalizado (IVN)?, 4) ¿Cómo varía el contenido volumétrico de agua en todo el perfil de suelo y en suelos profundos en fondos de valle?, 5) teniendo en cuenta el agua en el perfil de suelo en los fondos de valle, desde meses húmedos a secos ¿Cuánta es la evapotranspiración diaria aproximada utilizando un balance hídrico simplificado?

#### **4.3. Hipótesis y predicciones**

1) Los cambios generados por *Ligustrum* en la estructura vertical de la vegetación, los cuales producen una reducción, o inclusive la ausencia, de estratos arbustivos y herbáceos en el sotobosque, pueden alterar la partición entre el agua infiltrada y escurrida superficialmente, dependiendo de las características de cada evento de lluvia. En este sentido, se espera que el menor desarrollo de estratos en los bosques de *Ligustrum* no logre minimizar el impacto de la precipitación incidente y consecuentemente se genere mayor cantidad de escorrentía superficial respecto a los bosques nativos, particularmente en eventos grandes e intensos.

2) La mayor biomasa en relación a las especies nativas y los atributos funcionales que indican un alto uso y transporte de agua, permitiría hipotetizar que *Ligustrum* tiene la capacidad de modificar el contenido de agua en el perfil del suelo en los bosques del Chaco Serrano. Se espera, por un lado, una disminución del contenido volumétrico de

agua en suelo superficial en los bosques de *Ligustrum*, donde la especie invasora concentra la mayor parte de la biomasa de raíces finas. Por otro lado, también se espera un menor contenido de agua en todo el perfil de suelo en los fondos de valles. Además, se espera que la máxima diferencia en el contenido de agua en el perfil de suelo ocurra en la estación seca, período en el cual *Ligustrum*, especie perennifolia, permanece con hojas, y muchas de las especies nativas pierden total o parcialmente su follaje.

#### **4.4. Materiales y métodos**

##### **4.4.1. Parcelas de infiltración/escorrentía superficial**

La partición infiltración/escorrentía superficial generada por eventos de precipitación con diferentes magnitudes e intensidades, se cuantificó utilizando parcelas de escorrentía en cada uno de los seis parches de bosques del área Norte (N= 3 bosques nativos y 3 bosques de *Ligustrum*). Las parcelas fueron fabricadas de material plástico, madera y chapa galvanizada, y se dispusieron en el sentido de la pendiente, la cual varió mínimamente entre 17-18% (los parches fueron seleccionados por su similitud topográfica; ver sección 3.2 Diseño experimental y selección de los sitios, capítulo 1). En la Figura 4.1 se observa un esquema y fotos de parcelas de 49,5 m<sup>2</sup> de superficie, constituida por un rectángulo de 3 × 15 m (45 m<sup>2</sup>) más un triángulo de 4,5 m<sup>2</sup> que se une al recolector de agua. El volumen de agua escurrida en cada parcela fue recogido en la parte inferior (pendiente abajo) por un embudo comunicado, vía un caño de PVC, a un tanque de 200 L (Fig. 4.1b). Los recipientes se revisaron al día siguiente de cada evento de precipitación. Se registró la infiltración/escorrentía correctamente en 42 eventos de lluvia discretos en un período que abarcó desde enero de 2015 hasta octubre de 2016. Se descartaron aquellos eventos en los cuales surgieron inconvenientes en la toma de datos.

Por otro lado, a modo complementario a las mediciones en las parcelas de escorrentía y con el fin de ayudar a la interpretación de los resultados, se midió la conductividad hidráulica saturada del suelo ( $K_{sat}$ ), una propiedad física que indica la tasa de infiltración del suelo una vez que está saturado de agua (Wilcox et al 2003). Para ello, se utilizó el método del doble anillo (Lai y Ren 2007) (Fig. 4.1c), realizando mediciones al lado de cada parcela de escorrentía en los bosques nativos y de *Ligustrum* (N= 3 réplicas por tipo de bosque), para no generar daños en su interior.

La precipitación bruta (mm) y su intensidad (mm.h<sup>-1</sup>) se registraron con una estación meteorológica. La intensidad sólo se registró en 13 eventos de lluvia. Además, se consideraron las mediciones de magnitud de la precipitación en dos pluviómetros situados

en claros de los bosques (uno en cada tipo de bosque). Para el valor de magnitud se utilizó el promedio entre los datos registrados por la estación meteorológica y los pluviómetros (detallado en la sección 3.4.1 Medición de las precipitaciones, capítulo 3).



**Fig. 4.1.** (a) Modelo de parcela de escorrentía, (b) tanque recolector de agua escurrida, e (c) infiltrómetro de doble anillo para la determinación de la conductividad hidráulica saturada en un parche de bosque de *Ligustrum*.

#### 4.4.2. Contenido volumétrico de agua en el suelo superficial en laderas

Las variaciones espaciales y temporales del agua almacenada en el suelo superficial en los bosques nativos y de *Ligustrum*, se registraron a través de mediciones de humedad volumétrica del suelo utilizando diferentes aproximaciones: mediciones puntuales y continuas registradas con sensores.

Dentro de cada parcela de trabajo (20 × 20 m) en cada parche de bosque (N= 9 nativos y 9 de *Ligustrum*), se realizaron mediciones puntuales (10 sub-réplicas por parcela) del contenido de humedad volumétrica de suelo en los primeros 7,5 cm de profundidad con una periodicidad mensual, abarcando desde octubre de 2014 a mayo de 2017. Para esto se utilizó un sensor TDR- MPM160 (Moisture Probe Meter). En función de contemplar correctamente la variabilidad espacial dentro cada parcela de trabajo, las sub-réplicas incluyeron mediciones tanto en zonas cercanas al fuste de los árboles (para registrar la humedad proveniente principalmente de precipitación fustal, especialmente en *Ligustrum*) como en zonas entre los árboles (para registrar la humedad proveniente principalmente de la precipitación directa).

Se obtuvo información detallada de la dinámica diaria del contenido volumétrico de agua en el suelo superficial (0-10 cm) en las parcelas de trabajo. Para ello, se registró la humedad de manera continua (6 mediciones diarias) mediante la utilización de sensores TDR dieléctricos tipo lengüeta ECH<sub>2</sub>O modelo 10HS (Decagon) conectados a registradores

de datos modelo Em5b (Decagon). Los datos de humedad se registraron dentro de cada parcela de trabajo correspondientes a los seis parches del área Norte (N= 3 en bosques nativos y 3 en bosques de *Ligustrum*), entre el 1 de agosto de 2015 y el 31 de julio de 2016. Se trabajó con un valor promedio de cada día registrado.

Cabe aclarar que la diferencia del espesor de suelo superficial en el cual se le midió el contenido de agua (7,5 cm para humedad puntuales y 10 cm para humedad diaria) respondió a los diferentes sensores utilizados en esta tesis.

#### **4.4.3. Tasas de pérdida diaria de humedad de suelo superficial a lo largo del año**

En base a los datos continuos de humedad volumétrica del suelo superficial (0-10 cm), se calcularon las tasas de pérdida diaria de humedad ( $\text{mm.día}^{-1}$ ) después de un evento de lluvia hasta el evento siguiente, a lo largo del año (1 de agosto de 2015 y el 31 de julio de 2016). Para ello, primero se ajustaron regresiones lineales entre la pérdida diaria de humedad de suelo en función del tiempo (días) entre eventos consecutivos de precipitación, considerando como mínimo un periodo de 4 días sin lluvias. Para dicho cálculo se utilizó el promedio diario de la humedad continua de las tres parcelas por tipo de bosque. Posteriormente, en base a las ecuaciones ajustadas en cada regresión lineal se obtuvieron las pendientes, las cuales fueron utilizadas como las tasas de pérdida de humedad de suelo posterior a la lluvia. En el año contemplado se determinaron las tasas de pérdida de humedad de suelo superficial después de 24 eventos de lluvia.

#### **4.4.4. Contenido de agua en todo el perfil de suelo y en suelos profundos en fondos de valles**

El contenido volumétrico de agua a distintas profundidades en el perfil de suelo (0-70 cm) se registró en parches de bosques sólo en el área Norte (N= 6; 2 tipos de bosque  $\times$  3 réplicas) enmarcados dentro de micro-cuencas. Estos parches de bosque fueron seleccionados dado el escaso desarrollo de suelo en las laderas, como se detalló en capítulo 1 (ver sección 1.3.2 Diseño experimental y selección de los sitios). Las micro-cuencas tienen similar área de captación de agua (0,4-0,5 ha) y profundidad máxima de suelo de 70 cm). Cabe aclarar que el área de captación determina la cantidad de agua que llega a un punto desde otros lugares dentro de la micro-cuenca (Gómez-Plaza et al. 2000). La toma de datos se realizó en posiciones topográficas bajas, fondos de valles con una pendiente menor a 1%. Se utilizaron mediciones puntuales registradas de manera gravimétrica, posteriormente transformados a datos volumétricos (Fernández y Gyenge

2010), a lo largo de transectas de 15 m (N= 6; una por cada parche de bosque) y mediciones continuas de humedad volumétrica registradas con sensores en puntos fijos.

Se determinó el contenido gravimétrico de agua (posteriormente transformado a lámina de agua y a contenido volumétrico para el análisis de datos, ver detalle más abajo) a diferentes profundidades de suelo, extrayendo muestras con un barrero de mano, las cuales fueron colocadas dentro de dos bolsas de nylon y almacenadas en una conservadora hasta su procesamiento en el laboratorio al volver del campo, siguiendo la metodología descrita en Fernández y Gyenge (2010). Por un lado, para registrar el contenido gravimétrico de agua en todo el perfil de suelo, se tomaron muestras a profundidades comprendidas entre 0-10, 10-30, 30-50 y 50-70 cm (N= 3 sub-réplicas en cada transecta × 4 profundidades × 3 transectas × 2 tipos de bosques). Las mediciones se realizaron en cuatro fechas diferentes con intervalos de 35 días, desde la estación lluviosa hasta la estación seca (23 de febrero, 30 de marzo, 4 mayo y 8 de junio de 2017). Se obtuvo un valor promedio del contenido de agua por profundidad de suelo en cada transecta y fecha. Además, se registró la densidad aparente, utilizando el método del cilindro de volumen conocido, de las profundidades de suelo comprendidas entre 0-10, 10-30, 30-50 y 50-70 cm, para poder estimar la humedad volumétrica, y de esta manera, calcular la lámina de agua (mm) en el perfil de suelo (Fernández y Gyenge 2010). Posteriormente, en cada tipo de bosque se sumó el contenido de agua de cada profundidad para tener un valor por perfil, expresado en milímetros. Por otro lado, para tener mayor detalle de la variación de la humedad en profundidad, se cuantificó el contenido gravimétrico de agua en el suelo (transformado luego a volumétrico Fernández y Gyenge 2010) entre 60-70 cm de profundidad (N= 3 sub-réplicas por cada transecta × 3 transectas × 2 tipos de bosques), en ocho fechas diferentes desde noviembre de 2016 a junio de 2017

A modo complementario, se instalaron los sensores TDR dieléctricos tipo lengüeta ECH<sub>2</sub>O modelo 10HS a dos profundidades 0-10 y 60-70 cm para cuantificar el contenido volumétrico de humedad de suelo de manera continua, incluyendo 6 mediciones diarias desde agosto de 2016 a junio de 2017. En este caso también se trabajó con un promedio diario de humedad. Dada la disponibilidad de sensores en ese momento sólo se instalaron en dos micro-cuencas con *Ligustrum* y una con bosque nativo.

#### **4.4.5. Evapotranspiración diaria en base a un balance hídrico simplificado**

El cálculo aproximado de la evapotranspiración diaria desde meses húmedos a secos se obtuvo considerando los 35 días de intervalos entre las cuatro mediciones de contenido

volumétrico de agua en el perfil de suelo (0-70 cm), anteriormente mencionadas (23 de febrero, 30 de marzo, 4 mayo y 8 de junio de 2017) (N= 3 intervalos de 35 días cada uno x 3 micro-cuencas por tipo de bosque). En cada tipo de bosque se determinó la evapotranspiración diaria en dichos intervalos, calculada como la pérdida de humedad en el perfil de suelo. Para ello, se utilizó un balance hídrico modificado del propuesto por Rodríguez-Iturbe et al. (1999), quienes modelaron la dinámica de agua en el suelo. Dicho modelo, contempla los siguientes supuestos: 1) el ingreso de agua corresponde únicamente a eventos de precipitaciones que se infiltran, contribuyendo al contenido de agua en el perfil de suelo; 2) las salidas de agua corresponden únicamente a la evapotranspiración y drenaje profundo. En esta tesis no se consideró el drenaje profundo, dado que las mediciones se realizaron en fondos de valles con una profundidad máxima de 70 cm, y con escasa pendiente (menores a 1%). En resumen, se consideró como único ingreso de agua de las precipitaciones incidentes durante cada período de 35 días y como única salida a la evapotranspiración. La ecuación utilizada para el balance simplificado fue la siguiente:

$$ET_d = [(mm \text{ agua en el perfil en una fecha } x) - (mm \text{ agua en el perfil en una fecha } x+35 \text{ días}) + mm \text{ precipitaciones registradas en 35 días}] / 35 \text{ días de intervalos entre las mediciones}$$

Donde  $ET_d$  es la evapotranspiración diaria ( $mm.día^{-1}$ ) y el subíndice “x” es una fecha de medición del contenido de agua en el perfil de suelo y el subíndice “x+35 días” representa a una fecha siguiente, pasado un intervalo de 35 días.

#### 4.4.6. Análisis de datos

El papel de la magnitud e intensidad de la precipitación en la generación de escorrentía superficial, se determinó ajustando regresiones lineales entre dichas variables en los bosques de *Ligustrum* y bosques nativos. Para el caso particular de la relación de la escorrentía con la magnitud del evento, una vez ajustadas las curvas, se determinó el valor del intercepto X de cada curva en ambos tipos de bosques. Ese valor se utilizó como indicador del umbral de magnitud del evento necesario para la generación de escorrentía superficial en cada tipo de bosque.

Las diferencias estadísticas en el porcentaje promedio de infiltración/escorrentía entre los bosques nativos y los de *Ligustrum*, se analizaron mediante un modelo lineal generalizado, incluyendo como factor fijo al tipo de bosque. Se asumió una distribución de Poisson para la variable respuesta. Para determinar diferencias estadísticas en el porcentaje de infiltración/escorrentía superficial entre los bosques (nativos vs. *Ligustrum*) y entre los 42 eventos agrupados en 4 rangos: 0-5 mm (N= 6 eventos), 5-10 mm (N= 8), 10-

20 mm (N= 7), 20-30 mm (N= 5), 30-40 mm (N= 5) y >40 mm (N= 11), se utilizó un modelo lineal generalizado, incluyendo como factores fijos al tipo de bosque y a los rangos de la magnitud del evento. Aquí también se asumió una distribución de Poisson para la variable respuesta. La infiltración se calculó como el complemento del agua que se perdió por escorrentía superficial (infiltración= precipitación – escorrentía superficial). Cabe aclarar que en los resultados sólo se muestran las figuras de escorrentía superficial. Por otro lado, las diferencias en la conductividad hidráulica saturada del suelo entre los tipos de bosque se analizaron mediante una prueba-*t*.

En cuanto a las variables relacionadas al agua en el suelo, se analizó su variación espacial y temporal entre los bosques nativos y de *Ligustrum* mediante un análisis de la varianza a dos factores (tipo de bosque y fecha). Particularmente, las variables analizadas fueron el contenido volumétrico de agua en suelo superficial en laderas (tanto para los datos puntuales como los continuos), contenido volumétrico de agua en el perfil completo y en suelo profundo en fondos de valles, y la evapotranspiración diaria desde meses húmedos a secos. Previo a los análisis se comprobó la normalidad, la homoscedasticidad de la varianza y la independencia de los errores. Además, se utilizó el test HSD Tukey como prueba a *posteriori*.

Para analizar la manera en que varió la tasa de pérdida diaria de humedad de suelo superficial (diferencia en el contenido de humedad entre dos eventos consecutivos en función del número de días transcurridos entre ambos eventos) a lo largo del año en cada tipo de bosque, se ajustaron regresiones no lineales entre las tasas y las fechas (N= 24 fechas entre el 1 de agosto de 2015 hasta el 31 de julio de 2016). Además, se realizaron regresiones lineales entre la tasa de pérdida diaria de humedad de suelo superficial y el Índice de Vegetación Normalizado (IVN), como indicador de productividad primaria neta (ver sección 2.4.1 Indicadores de productividad primaria neta y luminosidad, en el capítulo 2), en bosques de *Ligustrum* y bosques nativos. Se consideró el valor obtenido de IVN más próximo a cada una de las 24 fechas correspondientes a las mediciones de las tasas de pérdida diaria de humedad de suelo superficial.

De manera descriptiva se analizó la variación temporal y espacial de los datos continuos de contenido volumétrico de agua del suelo medido con sensores TDR a 0-10 cm y 60-70 cm de profundidad, en una micro-cuenca nativa y dos con *Ligustrum*.

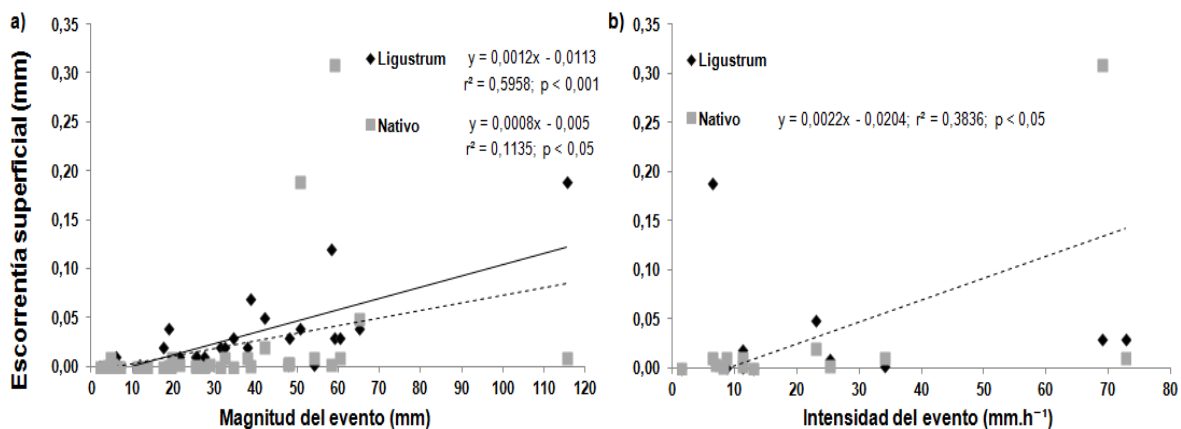
Los datos se analizaron utilizando R (R Development Team 2012), considerando un nivel de significancia de  $p \leq 0,05$ .



## 4.5. Resultados

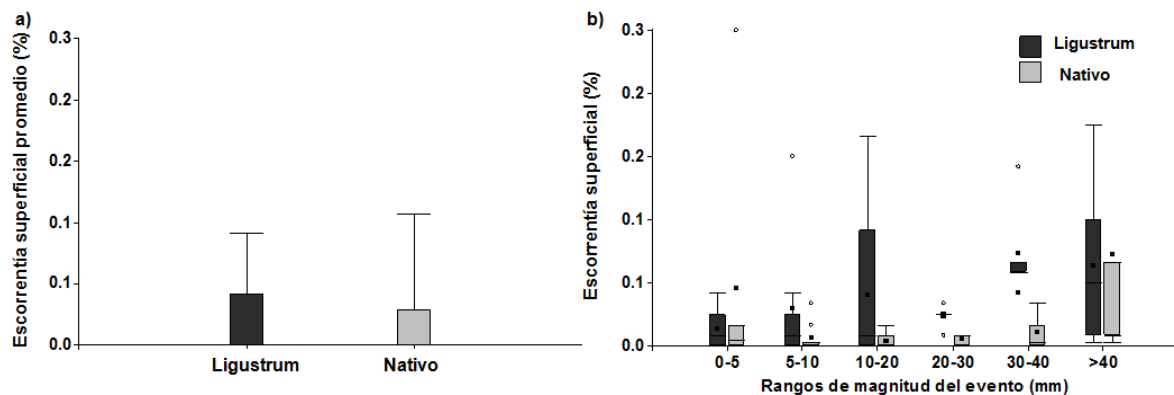
### 4.5.1. El papel de la precipitación, la vegetación y propiedades del suelo en la generación de escorrentía superficial en eventos de diferentes magnitudes e intensidades

Se encontraron relaciones lineales y significativas entre la lámina de escorrentía superficial de un evento individual y la magnitud de ese evento en ambos tipos de bosque (Fig. 4.2a). Estos resultados indicaron que a mayor cantidad de lluvia precipitada mayor es la pérdida por escorrentía en ambos tipos de bosques. Los bosques de *Ligustrum* presentaron una curva con mejor ajuste y una mayor pendiente ( $y = 0,0012x - 0,0113$ ;  $r^2 = 0,5958$ ;  $p < 0,001$ ), respecto de los bosques nativos ( $y = 0,0008x - 0,005$ ;  $r^2 = 0,1135$ ;  $p < 0,05$ ). Utilizando la ecuación de la curva ajustada, se establecieron los umbrales para la generación de escorrentía superficial, lo que indicó que se necesita un tamaño de evento superior a 6,3 mm en los bosques nativos, y superior a 9,4 mm en los bosques de *Ligustrum*. Al analizar la relación entre la escorrentía superficial y la intensidad individual de cada evento registrado (datos de intensidad de 13 eventos), se observó una asociación positiva y significativa sólo en los bosques nativos ( $y = 0,0022x - 0,0204$ ;  $R^2 = 0,3836$ ;  $p < 0,05$ ; Fig. 4.2b). No obstante, esta relación está forzada por un valor extremo de 0,31 mm de escorrentía superficial y 69,08 mm.h<sup>-1</sup> de intensidad de lluvia. Cuando se analizó el conjunto de datos sin tener en cuenta dicho valor extremo, no se encontró ninguna asociación entre las variables.



**Fig. 4.2.** Relación entre la magnitud (a) y la intensidad (b) del evento con la escorrentía superficial de cada evento en bosques de *Ligustrum* (N= 3; rombo negro) y bosques nativos (N= 3; cuadrado gris) en el área Norte. La línea continua y punteada corresponden a las curvas ajustadas en las regresiones lineales en bosques de *Ligustrum* y bosques nativos, respectivamente.

Al analizar los 42 eventos de lluvias registrados, se observó que el porcentaje de escorrentía superficial fue muy escaso tanto en los bosques nativos como en los de *Ligustrum* (Fig. 4.3), indicando que prácticamente la totalidad del agua que llegó al suelo se infiltró. En este sentido, el tipo de cobertura no generó cambios significativos en el porcentaje promedio de infiltración/escorrentía superficial ( $t = -0,38$ ;  $gl = 83$ ;  $p = 0,7$ ; Fig. 4.3a). Los valores medios de escorrentía no alcanzaron ni siquiera el 0,1% de las precipitaciones registradas desde enero de 2015 hasta octubre de 2016, que en este caso acumularon 1129,3 mm. En dicho periodo, la pérdida total por escorrentía superficial en los bosques de *Ligustrum* fue de 1,2 mm de agua, mientras que en los bosques nativos fue de 0,9 mm. Cuando se analizó el porcentaje de escorrentía entre los distintos rangos de magnitudes del evento, tampoco se registraron diferencias significativas entre los tipos de bosques ( $t = -0,46$ ;  $gl = 83$ ;  $p = 0,6$ ; Fig. 4.3b).

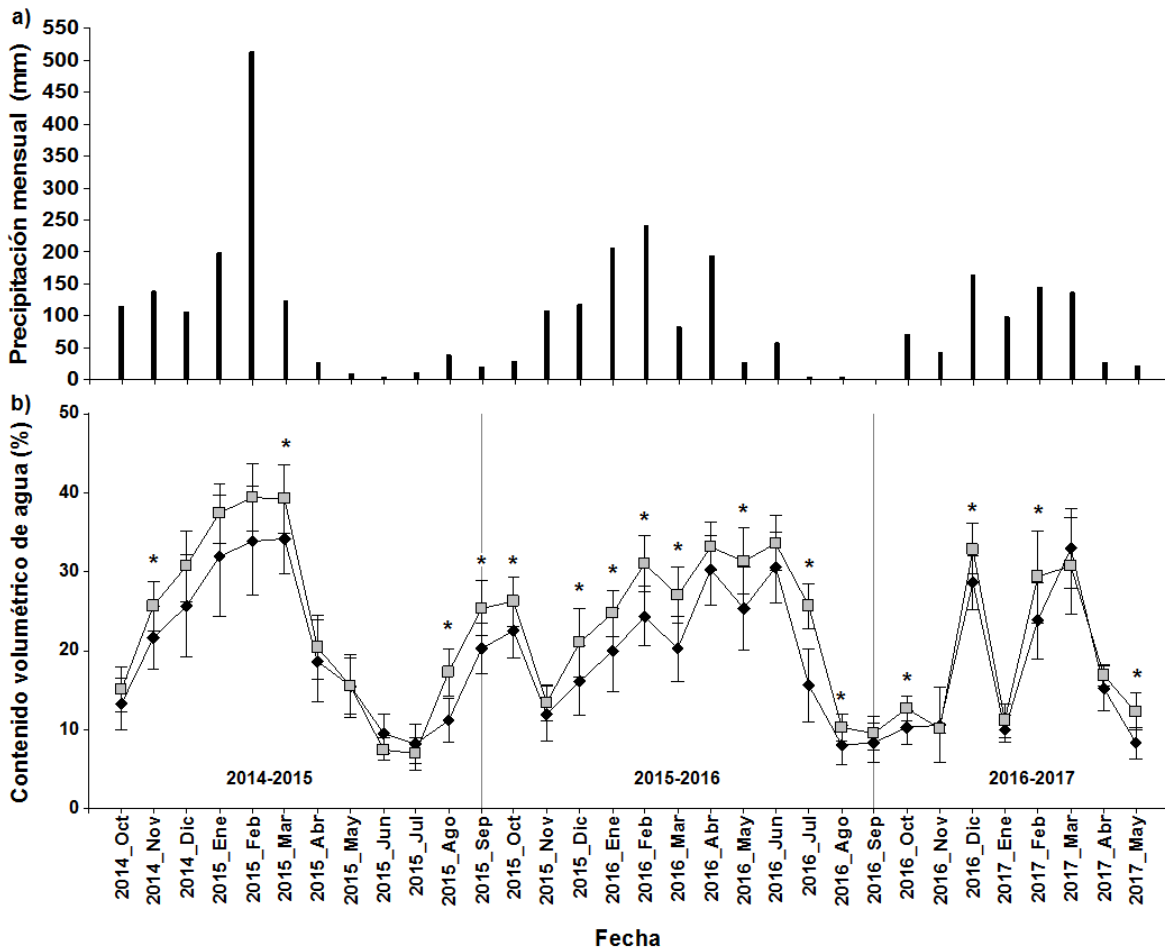


**Fig. 4.3.** (a) Porcentaje de escorrentía superficial (%; media y desvío estándar) en bosques nativos (N= 3; barra gris) y bosques de *Ligustrum* (N= 3; barra negra), considerando 42 eventos de lluvia en el área Norte. (b) Porcentajes de escorrentía superficial (%) en los distintos rangos de magnitud del evento entre bosques nativos (caja gris) y bosques de *Ligustrum* (caja negra). No existieron diferencias significativas tanto en el análisis porcentaje promedio de infiltración/escorrentía entre los parches de bosques nativos y los de *Ligustrum*, como por tipo de evento (rangos).

No se encontraron diferencias significativas en la conductividad hidráulica saturada del suelo entre los tipos de bosque ( $t = 1,17$ ;  $gl = 5$ ;  $p = 0,3$ ), a pesar de que los valores medios fueron superiores en los suelos de bosques invadidos ( $267,2 \pm 240,2 \text{ mm.h}^{-1}$ ) respecto a los de bosques nativos ( $100,32 \pm 57,9 \text{ mm.h}^{-1}$ ).

#### 4.5.2. Contenido de agua en suelo superficial

La variación del contenido volumétrico de agua en el suelo superficial (**medición puntual** a 0-7,5 cm) a lo largo del tiempo respondió principalmente a la estacionalidad climática de la región, tanto en los bosques nativos como en los bosques de *Ligustrum* (Fig. 4.4). Es decir, en los meses de lluvias (octubre-abril) se observó un aumento de la humedad del suelo, mientras que los menores valores se registraron en el período de escasez de precipitaciones (mayo-septiembre).



**Fig. 4.4.** (a) Precipitación mensual (mm) y (b) contenido volumétrico de agua (%; media y desvío estándar) en el suelo superficial (medición puntual a 0-7,5 cm) en bosques nativos (N= 9; cuadrado gris) y bosques de *Ligustrum* (N= 9; rombo negro), medido con sensor TDR- MPM160 desde octubre de 2015 a mayo de 2017. Las líneas grises verticales separan los períodos entre octubre 2014-septiembre 2015, octubre 2015-septiembre 2016 y octubre 2016-mayo 2017. \* $p < 0,05$ .

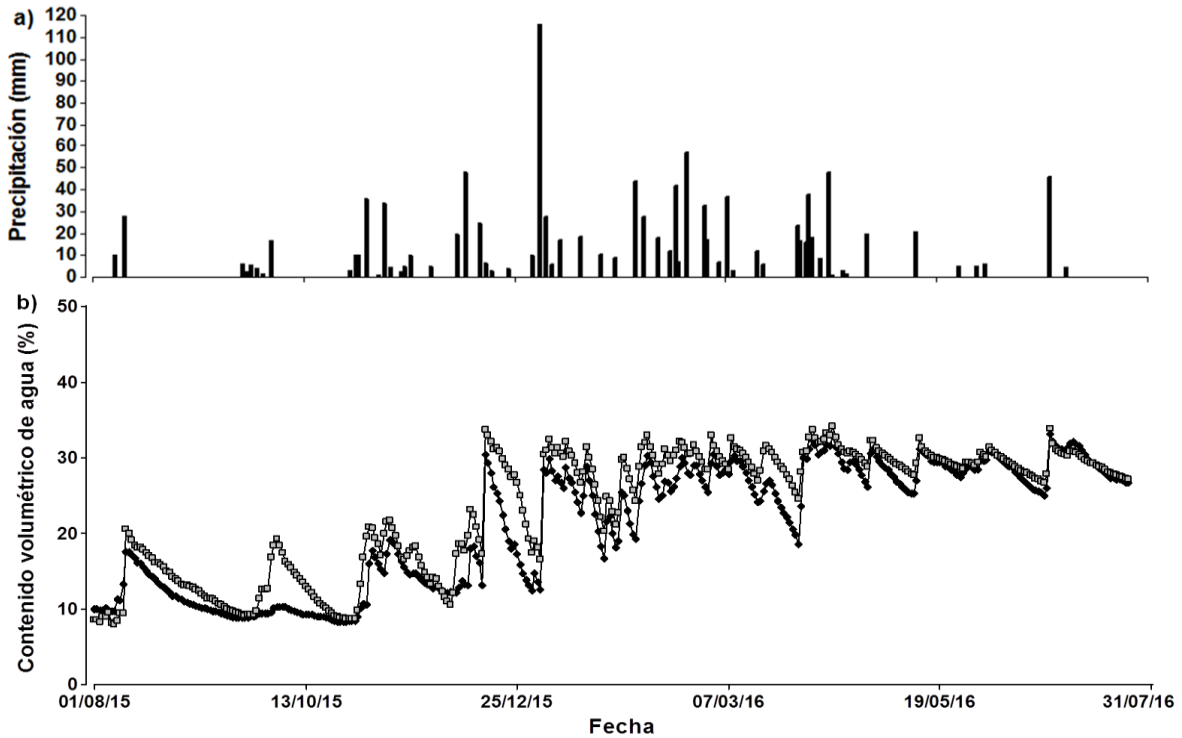
Se encontraron diferencias significativas en el contenido volumétrico de agua en el suelo superficial (**medición puntual** a 0-7,5 cm) entre los bosques de *Ligustrum* y los bosques nativos en el período entre octubre de 2014 y mayo de 2017 ( $F = 49,38$ ;  $gl = 63$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 4.4 y Tabla 4.1). Los bosques de *Ligustrum* presentaron menor humedad superficial respecto a los bosques nativos (15 % en promedio), particularmente en el período entre octubre de 2015 y septiembre de 2016 (Tabla 4.1). La interacción tipo de bosque y fecha de medición fue significativa ( $F = 2,16$ ;  $gl = 31$ ;  $p < 0,001$ ), indicando que en algunas fechas puntuales la cantidad de agua superficial no presentó diferencias entre tipos de bosque (Fig. 4.4b).

**Tabla 4.1.** Contenido volumétrico de agua (%; media y desvíos estándar) en el suelo superficial (medición puntual a 0-7,5 cm) y precipitación acumulada (mm) en el período completo de medición (entre octubre 2014- mayo 2017), y en tres períodos parciales (entre octubre 2014-septiembre 2015, entre octubre 2015-septiembre 2016, y entre octubre 2016-mayo 2017) en los bosques de *Ligustrum* (N= 9) y los bosques nativos (N= 9).

Período	Precipitación (mm)	Contenido volumétrico de agua (%)		p
		<i>Ligustrum</i>	Nativo	
2014-2017	2884,2	19,69 ± 9,45	23,16 ± 10,28	***
2014-2015	1222,6	20,36 ± 10,07	23,4 ± 11,6	ns
2015-2016	976,6	19,48 ± 8,34	23,92 ± 8,81	*
2016-2017	685	18,83 ± 10,25	21,24 ± 10,16	ns

\*\*\* $p < 0,001$ ; \* $p < 0,05$ ; ns =  $p > 0,05$

La variación diaria del contenido volumétrico de agua en el suelo superficial (**medición continua** a 0-10 cm) a lo largo del año (1 de agosto de 2015 hasta el 31 de julio de 2016) en los bosques nativos y de *Ligustrum* respondió claramente a los pulsos de precipitaciones (Fig. 4.5), aumentando posterior a cada evento de lluvia y disminuyendo luego hasta el próximo evento. Al analizar el efecto del tipo de bosque sobre el contenido de agua en el suelo, se observó que los bosques de *Ligustrum* generan una disminución en la humedad promedio en el año contemplado respecto a los bosques nativos ( $F = 21,14$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 4.5b). Los valores medios de humedad fueron de  $19,7 \pm 9,07$  % en los bosques de *Ligustrum* y  $21,55 \pm 8,97$  % en los bosques nativos.

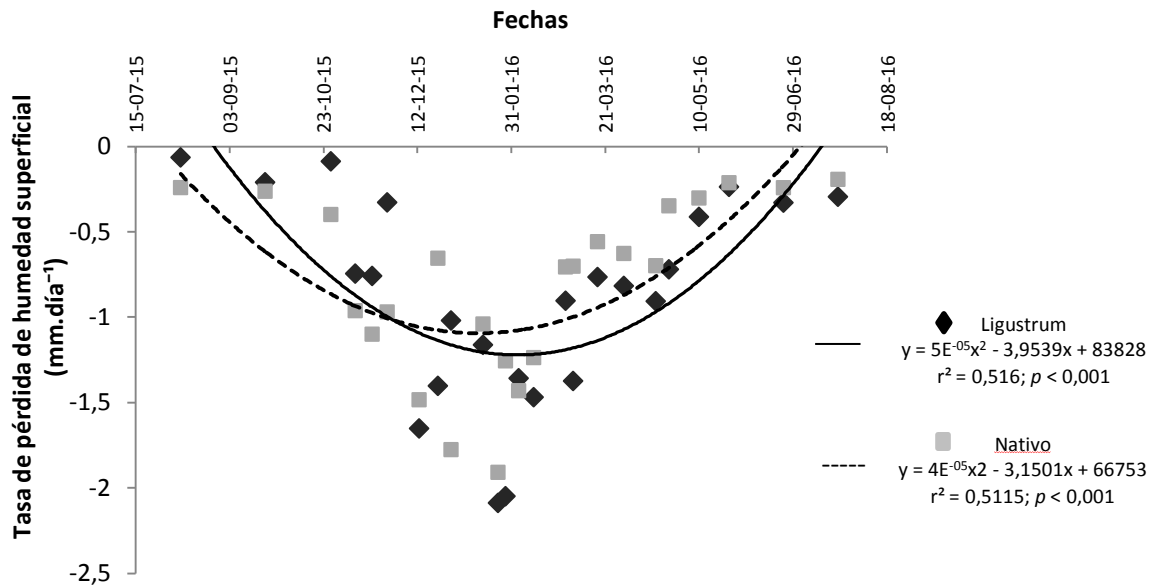


**Fig. 4.5.** (a) Precipitación diaria (mm) y (b) variación diaria del contenido volumétrico de agua (%) en el suelo superficial (medición continua a 0-10 cm) en los bosques nativos (N= 3; cuadrado gris) y bosques de *Ligustrum* (N= 3; rombo negro) en el área Norte, medido con los sensores TDR dieléctricos tipo lengüeta desde el 1 de agosto de 2015 hasta el 31 de julio de 2016.

#### 4.5.3. Tasas de pérdida de humedad de suelo superficial y sus respuestas a las variaciones en el Índice de Vegetación Normalizado a lo largo del año

Al relacionar las tasas de pérdida de humedad de suelo superficial en función del tiempo contemplado entre el 1 de agosto de 2015 hasta el 31 de julio de 2016 (Fig. 4.6), se encontró que el mejor ajuste de los datos fue mediante una regresión cuadrática tanto en los bosques de *Ligustrum* ( $y = 5E^{-05}x^2 - 3,9539x + 83828$ ;  $r^2 = 0,516$ ;  $p < 0,001$ ) como en los bosques nativos ( $y = 4E^{-05}x^2 - 3,1501x + 66753$ ;  $r^2 = 0,5115$ ;  $p < 0,001$ ). En ambos bosques la tasa de pérdida de humedad aumentó desde el mes de julio de 2015 (período de estación seca) y luego comenzó a descender en el mes de febrero de 2016 (período de estación húmeda) hasta agosto de 2016 (período de estación seca) (Fig. 4.6). Las curvas ajustadas indicaron que las tasas fueron mayores en los bosques nativos respecto a los de *Ligustrum*, desde julio de 2015 (período de estación seca) hasta comienzos de diciembre de 2015 (período de estación húmeda), luego desde este mes umbral, el patrón se invirtió, exhibiendo tasas más altas en los bosques de *Ligustrum*. La tasa máxima de pérdida de

humedad de suelo superficial alcanzó valores de 2,1 mm.día<sup>-1</sup> para los bosques de *Ligustrum* y 1,9 mm.día<sup>-1</sup> para los bosques nativos, ambos en el mes de enero.



**Fig. 4.6.** Relación entre tasa de pérdida de humedad de suelo superficial (mm.día<sup>-1</sup>) y las 24 fechas contempladas entre el 1 de agosto de 2015 hasta el 31 de julio de 2016 en bosques nativos (N= 3; cuadrado gris) y bosques de *Ligustrum* (N= 3; rombo negro) en el área Norte. La línea continua y punteada corresponden a las curvas ajustadas en las regresiones cuadráticas en bosques de *Ligustrum* y bosques nativos, respectivamente.

Al analizar la relación entre el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y la tasa de pérdida de humedad de suelo superficial en bosques de *Ligustrum* y bosques nativos, se encontró una relación lineal negativa y significativa en ambos bosques (Tabla 4.2). Estos resultados indicaron que a medida que aumenta IVN también se incrementa la pérdida de humedad superficial tanto en los bosques de *Ligustrum* como en los nativos. No obstante, la pendiente de la curva ajustada resultó mayor en los bosques invadidos que en los nativos (Tabla 4.2).

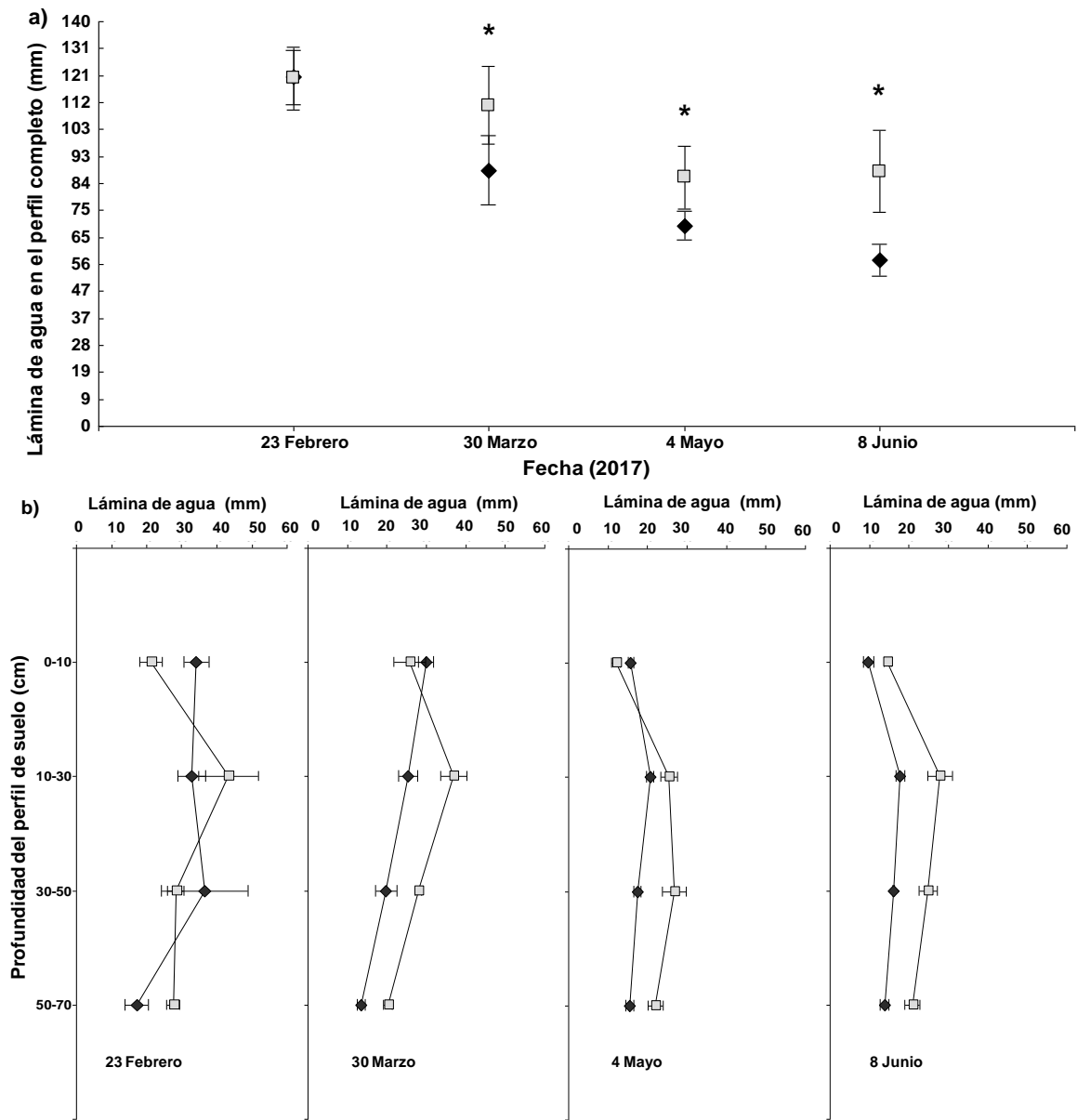
**Tabla 4.2.** Modelo de regresión para la relación entre el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) y la tasa de pérdida de humedad de suelo superficial (mm.día<sup>-1</sup>) en el período comprendido entre el 1 de agosto de 2015 hasta el 31 de julio de 2016 en bosques de *Ligustrum* (N= 3) y bosques nativos (N= 3).

Relación del IVN y tasa de pérdida de humedad de suelo superficial			
Bosques	Ecuación ajustada	r <sup>2</sup>	p
<b><i>Ligustrum</i></b>	$y = -7,507x + 5,4532$	0,2	*
<b>Nativo</b>	$y = -5,1063x + 3,0188$	0,5	***

\*p < 0,05; \*\*\* p < 0,001

#### 4.5.4. Variación del contenido de agua en el perfil completo de suelo y en suelos profundos en fondos de valle de micro-cuencas

A lo largo del período contemplado desde febrero a junio de 2017 (meses húmedos a meses más secos), se observó una disminución del contenido de agua en el perfil de suelo (0-70 cm de profundidad) en las micro-cuencas de bosques de *Ligustrum* y bosques nativos. Los valores medios de la lámina de agua en ambos tipos de bosques fueron similares en febrero de 2017, presentando una recarga de agua acumulada de 121 mm en los bosques de *Ligustrum* y 120 mm en los nativos (Fig. 4.7a). Desde marzo a junio de 2017 el contenido de agua en el perfil en los bosques de *Ligustrum* se diferenció significativamente de sus pares nativos, siendo siempre menor en los bosques invadidos (F = 14,14; gl = 7; p < 0,001). En el mes de junio, entre los bosques invadidos y nativos, la diferencia en la lámina de agua en el perfil (valor medio) alcanzó un 35 %. La Figura 4.7b muestra la variación de la humedad en las distintas profundidades y fechas, detallando que el contenido de agua disminuyó principalmente en superficie, mientras que en profundidad permaneció estable y con valores medios más bajos.

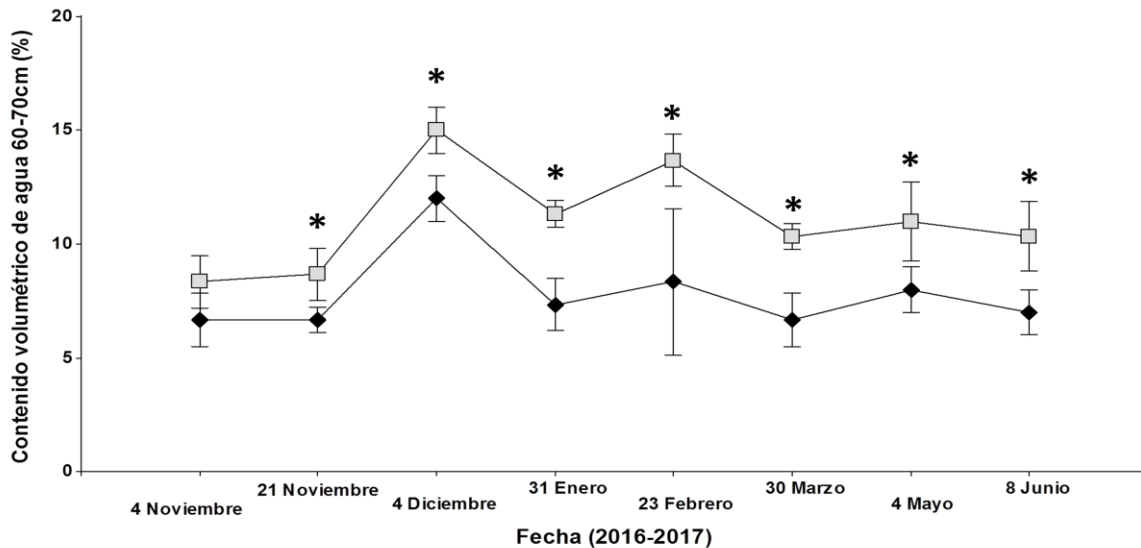


**Fig. 4.7.** (a) Lámina de agua (mm; media y desvío estándar) acumulada en el perfil completo (0-70 cm de profundidad) y (b) el detalle de la lámina de agua (mm; media y desvío estándar) acumulada en cuatro profundidades (0-10, 10-30, 30-50 y 50-70 cm), en febrero, marzo, mayo y junio, en micro-cuencas de bosques nativos (N= 3; cuadrado gris) y bosques de *Ligustrum* (N= 3; rombo negro) en el área Norte. \*, p < 0,05.

El contenido de agua profunda en el suelo (60-70 cm) fue menor en las micro-cuencas de *Ligustrum* respecto a sus pares de bosques nativos (F = 11,33; gl = 15; p < 0,001). Siete de las ocho fechas registradas exhibieron diferencias significativas (desde el



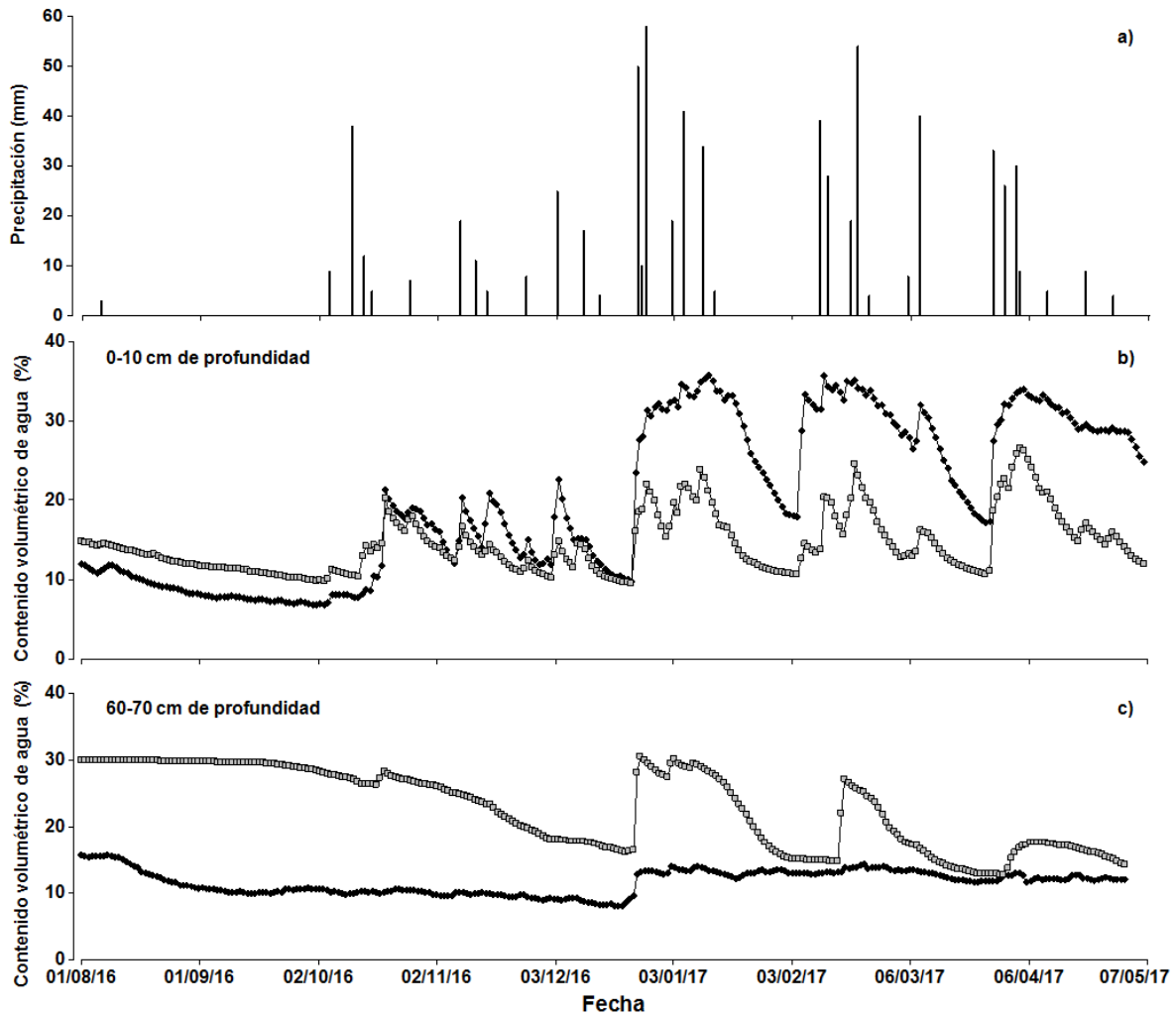
21 de noviembre de 2016 al 8 de junio de 2017; Fig. 4.8). Los valores medios de humedad variaron entre 6,7-12% en los bosques de *Ligustrum* y 8,3-15% en los bosques nativos.



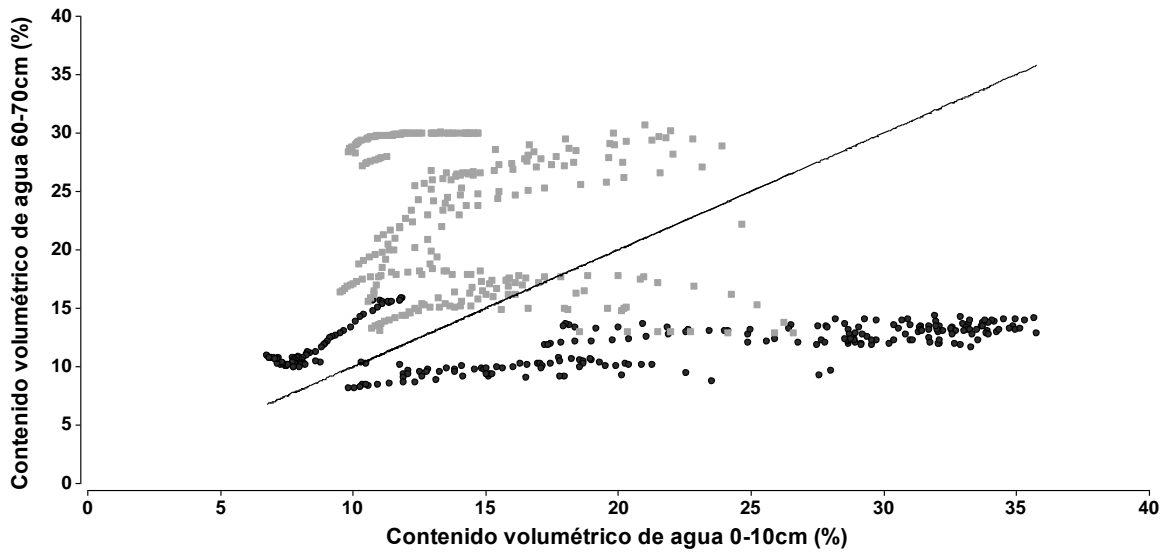
**Fig. 4.8.** Contenido volumétrico de agua (%; media y desvío estándar) en el suelo profundo (60-70cm) en micro-cuencas de bosques nativos (N= 3; cuadrado gris) y micro-cuencas de bosques de *Ligustrum* (N= 3; rombo negro) en el área Norte. \*,  $p < 0,05$ .

En las micro-cuencas los sensores TDR dieléctricos tipo lengüeta mostraron variaciones diarias diferentes entre el contenido de agua en la superficie del suelo (0-10 cm) respecto al contenido de agua en profundidad (60-70 cm) al comparar los bosques nativos y los de *Ligustrum* (Fig. 4.9). El análisis cualitativo exhibió una respuesta cambiante de la humedad superficial de suelo (0-10 cm), ya que en los meses de agosto y septiembre, correspondientes a la estación seca, el contenido volumétrico de agua fue menor en los bosques de *Ligustrum* respecto al nativo, mientras que en los meses subsiguientes el patrón se invirtió. En cambio, la respuesta del contenido volumétrico de agua en suelos más profundos (60-70 cm), exhibió suelos más secos en los bosques de *Ligustrum* respecto al nativo durante todo el período registrado, en coincidencia con lo observado mediante el método gravimétrico. Estas diferencias entre bosques se acentuaron en los meses de escasez de precipitaciones (agosto y septiembre), meses donde el contenido de agua profunda del bosque nativo permaneció sin cambios, mientras que en los bosques de *Ligustrum*, los sensores registraron una disminución constante. En el bosque nativo el contenido de agua en profundidad aumentó rápidamente posterior a los pulsos de precipitación, mientras que en los bosques de

*Ligustrum*, para observar un aumento importante, se necesitaron 118 mm de recarga, correspondientes a tres eventos consecutivos a fines de diciembre de 2016 (Fig. 4.9a y c). En este sentido, la Fig. 4.10 muestra que en un mismo día de registro, el contenido volumétrico de agua del suelo en el bosque nativo fue mayor en suelos profundos respecto al agua en superficie, diferente a lo que ocurre en el bosque de *Ligustrum*, donde se observó el patrón contrario con suelos profundos más secos que los superficiales.



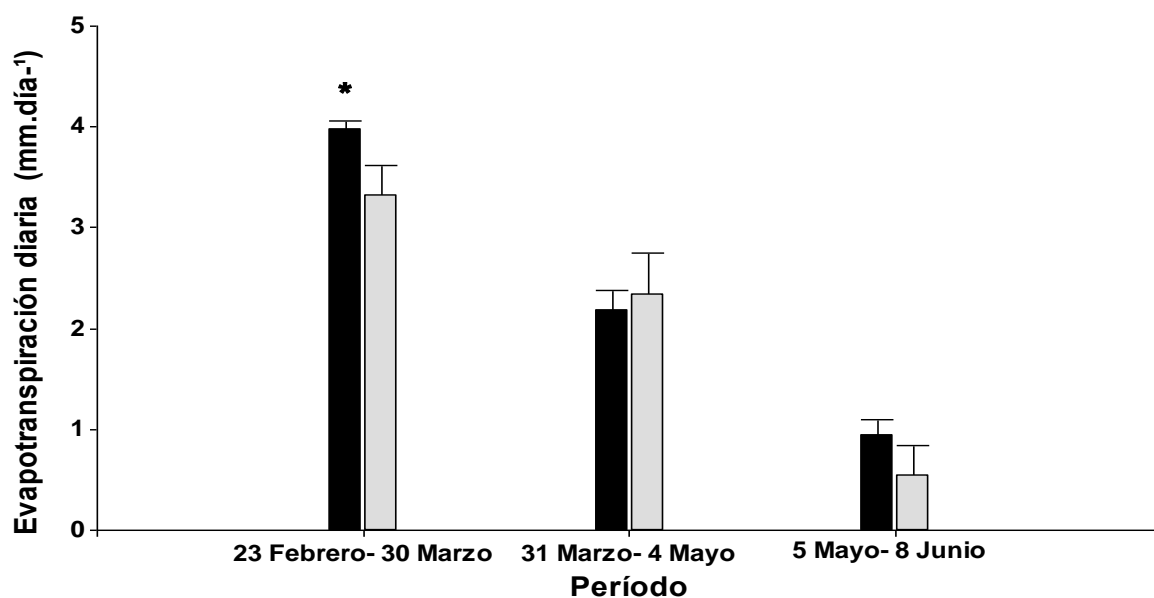
**Fig. 4.9.** (a) Precipitación diaria (mm) y (b) variación diaria del contenido volumétrico de agua (%) en el suelo superficial (0-10 cm) y profundo (60-70 cm) en el bosque nativo (N= 1; cuadrado gris) y los bosques de *Ligustrum* (N= 2; rombo negro) en el área Norte, medido con los sensores TDR dieléctricos tipo lengüeta desde el 1 de agosto de 2015 hasta el 31 de julio de 2016.



**Fig. 4.10.** Contenido volumétrico de agua (%) superficial (0-10 cm) en función del profundo (60-70 cm) del mismo día desde el 1 de agosto de 2015 hasta el 31 de julio de 2016 en micro-cuencas de bosque nativo (N= 1; cuadrado gris) y de *Ligustrum* (N= 2; rombo negro) en el área Norte, medido de manera continua con los sensores TDR dieléctricos tipo lengüeta. Se indica con línea negra continua la relación 1:1 del gráfico de dispersión.

#### 4.5.5. Aproximaciones de evapotranspiración diaria

La evapotranspiración diaria fue mayor en las micro-cuencas con bosques de *Ligustrum* ( $F = 47,82$ ;  $gl = 5$ ;  $p < 0,05$ ) en el período analizado (febrero-junio de 2017). La interacción entre el tipo de bosque y la fecha de medición no fue significativa ( $F = 3,67$ ;  $gl = 2$ ;  $p = 0,06$ ). En el período más húmedo (febrero-marzo) los bosques de *Ligustrum* evapotranspiraron diariamente en promedio un 18% más de agua que los nativos, alcanzando  $4 \text{ mm.día}^{-1}$  en los primeros y  $3,3 \text{ mm.día}^{-1}$  en los segundos ( $p < 0,05$ ; Fig. 4.11). Los valores medios de evapotranspiración del período marzo-mayo fueron inversos pero no se diferenciaron estadísticamente entre los tipos de bosques ( $2,3 \text{ mm.día}^{-1}$  en bosques nativos y  $2,2 \text{ mm.día}^{-1}$  en *Ligustrum*;  $p > 0,05$ ; Fig. 4.11). Durante el período más seco (mayo-junio) la evapotranspiración alcanzó valores medios de  $0,9 \text{ mm.día}^{-1}$  en bosques de *Ligustrum* y  $0,5 \text{ mm.día}^{-1}$  en bosques nativos, aunque estas diferencias no fueron significativas ( $p > 0,05$ ; Fig. 4.11).



**Fig. 4.11.** Evapotranspiración diaria (mm.día<sup>-1</sup>; media y desvío estándar) en micro-cuencas de bosques nativos (N= 3; barra gris) y bosques de *Ligustrum* (N= 3; barra negra) en el área Norte. \*, p < 0,05.

#### 4.6. Discusión

En este capítulo se analizaron distintos aspectos de la redistribución del agua que llega al suelo posterior a las precipitaciones a escala de parche. Los resultados indicaron una escasa escorrentía superficial tanto en los bosques nativos como en los de *Ligustrum*, lo que indicó que el agua se infiltra prácticamente en su totalidad. Por otro lado, los bosques de *Ligustrum* afectaron la dinámica del agua en el suelo superficial y profundo, reduciendo la humedad, principalmente en el período de escasez de precipitaciones correspondiente al final de la estación de crecimiento de las especies nativas del Chaco Serrano.

#### ¿Cuál es el papel de la interacción precipitación-vegetación-suelo en la partición entre infiltración y escorrentía superficial?

Los cambios morfo-estructurales y la reducción de cobertura de los estratos bajos en los bosques de *Ligustrum*, tal como se registró en el capítulo 2, no afectaron la partición del agua infiltrada y escurrida, discrepando con lo esperado. Los resultados exhibieron que los umbrales necesarios para la generación de escorrentía fueron de 6,3 mm y 9,4 mm para bosques nativos y bosques de *Ligustrum*, respectivamente. A pesar de que esos umbrales se superaron ampliamente en varios eventos, la escorrentía fue ínfima en ambos tipos de

bosque, inclusive en eventos superiores a 100 mm (menor al 0,1 % de la precipitación incidente). Por su parte, el papel de la intensidad del evento resultó irrelevante y no presentó un patrón claro en ambos tipos de bosques.

Distintas explicaciones se podrían plantear respecto a la ausencia de diferencias significativas en la generación de escorrentía entre los tipos de bosques, y a la vez, al escaso escurrimiento superficial encontrado en general, tanto en bosques nativos como bosques de *Ligustrum* en el área de estudio. Por un lado, como se informó en el capítulo anterior, hay que tener en cuenta la forma en que llega la precipitación al suelo en los bosques de *Ligustrum*. En estos bosques invadidos, que no presentan un sotobosque, un porcentaje importante de la precipitación es direccionada hacia la base del fuste a través de la precipitación fustal, disminuyendo de esta forma, la energía potencial con la que llega el agua de lluvia al suelo (Kothyari et al. 2004) y limitando la generación de escurrimiento superficial. Por otro lado, los resultados de capítulo 2, indicaron que las características físicas del suelo (e.g. textura, densidad aparente) prácticamente no cambiaron entre los bosques nativos y de *Ligustrum*, lo cual sustenta la similitud en la partición de infiltración/escorrentía. A su vez, ambos bosques presentaron suelos con gran biomasa de hojarasca (detallado en el capítulo 2), lo cual genera micro-relieves que disminuyen la generación de escorrentía (Puigdefábregas 2005). Además, la elevada conductividad hidráulica saturada ( $K_{sat}$ ) que se registró tanto en bosques nativos como invadidos por *Ligustrum*, valores que superaron los  $100 \text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$ , explica en gran medida la alta capacidad de infiltración que tienen los suelos en el área de estudio. Estos valores de  $K_{sat}$  se asemejan a los valores registrados para los bosques secos del Chaco de llanura (Magliano et al. 2016). En el período analizado en esta tesis, ningún evento registrado superó una intensidad de  $75 \text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$  (ver Fig. 3.4 en el capítulo 3), lo cual sugiere que se necesitarían eventos extremos para superar la conductividad hidráulica y generar escorrentía superficial a escala de parche. En el caso particular de los bosques nativos, los valores altos de  $K_{sat}$ , podrían contrarrestar a la mayor compactación superficial que poseen sus suelos, característica que favorece el escurrimiento (Kato et al. 2009). En cambio, en los bosques de *Ligustrum*, los suelos con gran  $K_{sat}$ , ayudarían a disminuir las probabilidades de generar escurrimiento debido a la estructura simplificada de sus bosques respecto a los bosques nativos, y especialmente, ayudarían a contrarrestar el efecto de la mayor repelencia al agua registrada en sus suelos (ver capítulo 2). De esta manera, prácticamente la totalidad del agua que llega al suelo en los parches de bosques nativos y de *Ligustrum*, se infiltra quedando disponible para el consumo de la vegetación.

Dados los resultados encontrados, suponer que no existe escurrimiento superficial en cuencas de sistemas montañosos sería una afirmación errónea. A escala de parche en

las laderas de montañas, el agua puede escurrir superficialmente por la pendiente y se redistribuye hasta que encuentra una micro-topografía con mayor conductividad hidráulica (Calvo-Cases et al. 2003), o sigue fluyendo por la superficie hacia zona bajas por flujos preferenciales (Neary et al. 2009). No obstante, estos flujos podrían no haber sido captados por las parcelas de escorrentía usadas en esta tesis, tanto por una cuestión de su ubicación como por el tamaño (49,5 m<sup>2</sup>), el cual influye en la escorrentía registrada en sistemas de montaña (Sadeghi et al 2013). De esta manera, los resultados encontrados en el área de estudio, estarían acotados a los sistemas boscosos (nativos o invadidos) con pendientes entre 17-18 % (correspondiente a la del área de estudio), las cuales resultan considerables para la generación de escorrentía en otros sistemas de montaña con escasa vegetación leñosa o pastizales (Boix-Fayos et al. 2006; Sadeghi et al 2013). A pesar de no contar con información de escurrimiento en otros sistemas montañosos invadidos por *Ligustrum*, no se descarta que en zonas con mayores pendientes, luego de eventos extremos de lluvia, cada vez más frecuentes en la provincia de Córdoba (Dasso et al 2014), se genere escorrentía superficial capaz de generar erosión laminar y pérdida de suelo (Cioccale 1999; Calvo-Cases et al. 2003).

**¿Cómo es la variación diaria y mensual del contenido volumétrico de agua en suelo superficial en las laderas?, ¿Cómo cambia la tasa de pérdida de humedad de suelo superficial a lo largo del año entre los tipos de bosques y cómo se relaciona con el Índice de Vegetación Normalizado (IVN)?**

El contenido volumétrico diario y mensual de agua en el suelo superficial en ambos bosques respondió claramente a las precipitaciones incidentes. Tal como se predijo, la humedad superficial disminuyó en los bosques de *Ligustrum* en comparación con los bosques nativos en el período analizado de 2014 a 2017, alcanzando una diferencia promedio de 15 %. Estos resultados se obtuvieron utilizando diferentes aproximaciones que incluyeron tanto mediciones puntuales (contemplando zonas cercanas a los fustes y entre árboles) como continuas registradas con sensores, lo cual le otorga mayor robustez a los resultados. En el capítulo anterior se encontró que a escala de árbol *Ligustrum* recibe mayor precipitación neta (lluvia directa y fustal) respecto a la especie nativa dominante *Lithraea*, mientras que a escala de parche, las estimaciones exhibieron que le llegaría la misma cantidad de agua al suelo a ambos tipos de bosques. Teniendo en cuenta que las características físicas (textura, densidad aparente) y las propiedades hídricas (capacidad de campo, punto de marchitez permanente y agua útil) de los suelos superficiales no cambian entre los bosques nativos e invadidos (ver capítulo 2), los cambios en el contenido de agua, se pueden atribuir principalmente a la transpiración de *Ligustrum*. No

obstante, estos resultados deberían ser complementados con estudios ecofisiológicos como mediciones de flujo de savia del xilema, especialmente en *Ligustrum*, y colocación de sensores de humedad continua ubicados alejados del fuste y próximos al mismo para comprender mejor el aprovechamiento del agua que llega por allí en un evento de lluvia. Por otro lado, no se descarta el efecto de la evaporación directa, importante en sistemas chaqueños de llanura (Marchesini 2011; Magliano 2016), pero dada la densidad del dosel y la gran cantidad de hojarasca en los bosques de *Ligustrum*, la evaporación directa sería escasa.

Los bosques de *Ligustrum* presentaron mayor biomasa de raíces superficiales finas (ver capítulo 2), lo cual le permitiría mejorar el acceso al recurso hídrico (Levine et al. 2003; Pfeiffer y Gorchoy 2015), y en consecuencia, limitar el consumo de este recurso de las especies herbáceas y/ arbustivas nativas. Tanto el factor luz (baja luminosidad en *Ligustrum*) como el factor acceso al agua, actuando en conjunto, podrían ayudar a entender la escasa riqueza y abundancia relativa de gramíneas y hierbas presentes bajo los bosques de *Ligustrum* (ver capítulo 2). La pérdida de contenido de agua superficial en los bosques de *Ligustrum* del Chaco Serrano, concuerdan con los resultados encontrados en bosques invadidos por la misma especie en las Yungas tucumanas (Zamora Nazca et al. 2014), estudio que representa el único antecedente sobre los impactos eco-hidrológicos de *Ligustrum*. Por otro lado, la disminución de humedad superficial ha sido reportada en otros sistemas invadidos, en donde las especies exóticas (árboles, arbustos y herbáceas) presentan tasas de transpiración más elevadas que la vegetación nativa coexistente (Levine et al. 2003; Cavaleri y Sack 2010; Vilà y Hulme 2017).

Si bien en ambos bosques (nativo y *Ligustrum*) la pérdida de humedad superficial respondió positivamente al aumento de productividad primaria neta (mayores valores de Índice de Vegetación Normalizado), en el bosque de *Ligustrum* se alcanzaron valores más altos (pérdida de 2,1 mm.día<sup>-1</sup> para los bosques de *Ligustrum* y 1,9 mm.día<sup>-1</sup> para los bosques nativos). A su vez, en comparación con los bosques nativos, en los bosques de *Ligustrum* las tasas de pérdida de humedad de suelo superficial fueron más altas desde el mes de enero (estación húmeda) hacia finales de la estación de crecimiento en el mes de julio (estación seca). Estos resultados, indicarían la capacidad de *Ligustrum* para consumir agua en el otoño-invierno, meses donde escasean las precipitaciones grandes (> a 20 mm). En el capítulo anterior se registró la gran capacidad de *Ligustrum* para canalizar la precipitación incidente, incluso en eventos de tamaño pequeño (< 10 mm), y dirigirla por el fuste hacia la zona radical. En consecuencia, la precipitación fustal sería clave para mantener la actividad durante los meses de otoño-invierno, período en el cual *Ligustrum* se encuentra con frutos (Aragón y Groom 2003; Ferreras et al. 2008; Tecco et al. 2013), y

las especies nativas disminuyen marcadamente su actividad fotosintética (valores bajos de Índice de Vegetación Normalizado, ver capítulo 2). Esta ventaja de las especies invasoras de prolongar el consumo de agua en sistemas estacionales, y así prolongar su período de crecimiento (Vilà y Hulme 2017), ha sido registrado para otras invasoras en Sudáfrica, entre ellas varias pertenecientes al género *Acacia* (van Wilgen et al. 2008).

### **¿Cómo varía el contenido volumétrico de agua en todo el perfil de suelo y suelos profundos en fondos de valle?**

El contenido de agua en el suelo de los fondos de valles de las micro-cuencas, tanto para las mediciones puntuales como para las continuas, fue cambiante entre los bosques de *Ligustrum* y los bosques nativos en la superficie, mientras que en profundidad fue siempre menor en los bosques de *Ligustrum*. Este resultado sugiere un desacople espacial (superficie vs. profundidad) entre el consumo de agua superficial y en profundidad en los valles con *Ligustrum* respecto a los valles con bosques nativos (ver Fig. 4.8 y 4.9). Por lo tanto, el *Ligustrum* sería una especie capaz de utilizar principalmente el agua superficial, donde concentra la mayor biomasa radical, especialmente sus raíces finas. No obstante, el contenido de agua en el suelo profundo en *Ligustrum*, a pesar de mantenerse relativamente constante la mayor parte del año, registró un marcado descenso durante los meses de la estación seca (agosto-septiembre) respecto al bosque nativo donde la humedad permaneció estable (Fig. 4.9). En conclusión, durante el período con abundantes lluvias (verano), *Ligustrum* consumiría agua preferentemente desde el suelo superficial (desacople espacial), pero en los momentos en los cuales la humedad superficial es baja, meses que coinciden generalmente con la estación seca, consumiría tanto agua superficial como profunda, acumulada en el período lluvioso anterior. Este análisis de la humedad en suelos profundos indica que *Ligustrum* es capaz de aprovechar mejor el agua profunda, lo cual en las cuencas de las Sierras Chicas de Córdoba no sólo afectaría el drenaje profundo "in-situ", sino también el transporte lateral saturado (napa) del valle, potencialmente disminuyendo el caudal base de los arroyos. Consecuentemente, esto impactaría negativamente en la provisión de agua tanto para el consumo de los pobladores que como para el ganado, especialmente en los meses de escasez de precipitaciones cuando los arroyos temporarios se secan (Cioccale 1999).



**Teniendo en cuenta el agua en el perfil de suelo en los fondos de valle, desde meses húmedos a secos ¿cuánto es la evapotranspiración diaria aproximada utilizando un balance hídrico simplificado?**

Las aproximaciones de evapotranspiración diaria indicaron mayor flujo en los bosques de *Ligustrum* (diferencia promedio de 13 %) en todo el período analizado (febrero-junio), y particularmente en el período de febrero a marzo. Los valores de evapotranspiración diaria estimados en el área de estudio, se asemejan a valores registrados para los mismos períodos en bosques del Chaco Seco (Marchesini 2011). Si bien los resultados se obtuvieron en tres micro-cuencas de bosques nativos y tres de *Ligustrum*, se podrían hacer proyecciones sobre los efectos eco-hidrológico de *Ligustrum* a escala de cuencas totalmente invadidas, y estimar los cambios que se generarían en el balance hídrico. En este sentido, cálculos de evapotranspiración anual a partir de valores de Índice de Vegetación Normalizado para bosques nativos y de *Ligustrum* en la misma área de estudio, exhibieron una diferencia promedio de  $194 \pm 28 \text{ mm año}^{-1}$  a favor de los bosques invadidos (valor medio y desvío estándar calculado entre 2002-2015; datos no publicados) Esto implica que los bosques de *Ligustrum* transpiran anualmente 19 % más que los bosques nativos. Sin embargo, estos valores de evapotranspiración anual de *Ligustrum*, son menores que los registrados para especies invasoras ampliamente distribuidas en zonas con limitaciones hídricas, como por ejemplo *Tamarix* spp. (incremento de 300 - 400  $\text{mm año}^{-1}$  de evapotranspiración; Zavaleta 2000)

**Consideraciones Finales**

*Ligustrum* genera importantes cambios hidrológicos en los bosques del Chaco Serrano, generando un mayor consumo de agua en todo el perfil de suelo, lo cual repercute directamente en el balance hídrico del sistema. Además, tiene la capacidad de prolongar el consumo en períodos fenológicos claves a finales de la estación húmeda y comienzo de la seca (otoño-invierno), lo cual representa una ventaja para el proceso de invasión en sistemas estacionales. En este sentido, el aporte de otras metodologías como por ejemplo estudios ecofisiológicos (e.g. tasas de fotosíntesis, flujo de savia del xilema, arquitectura hidráulica, etc.) en *Ligustrum* y en las especies dominantes del bosque nativo, permitirían enriquecer los resultados obtenidos en la tesis y brindar una visión integral sobre el uso de agua de una especie invasora en un sistema con limitantes hídricas. A su vez, el estudio de la evapotranspiración estimada de forma remota ayudaría a entender los efectos de la invasión de *Ligustrum* sobre el balance hídrico a una escala de paisaje, incluyendo no sólo los efectos sobre los bosques dominados por *Lithraea molleoides*, sino también sobre matorrales y pastizales.

En resumen, los resultados encontrados ayudan a comprender los mecanismos por los cuales *Ligustrum* estaría aprovechando de una mejor manera los recursos disponibles, no sólo el agua en el perfil de suelo sino también la luz, como se detalló en capítulos anteriores, lo cual produce una drástica disminución de la riqueza de especies nativas. De esta manera, los resultados aportan evidencias para explicar cómo una especie originaria de zonas sub-húmedas de China, es exitosa en los bosques secos con una marcada estacionalidad hídrica como lo es el Chaco Serrano.

## **Capítulo 5**

### **5. Discusión general**

## 5.1. Síntesis del marco teórico

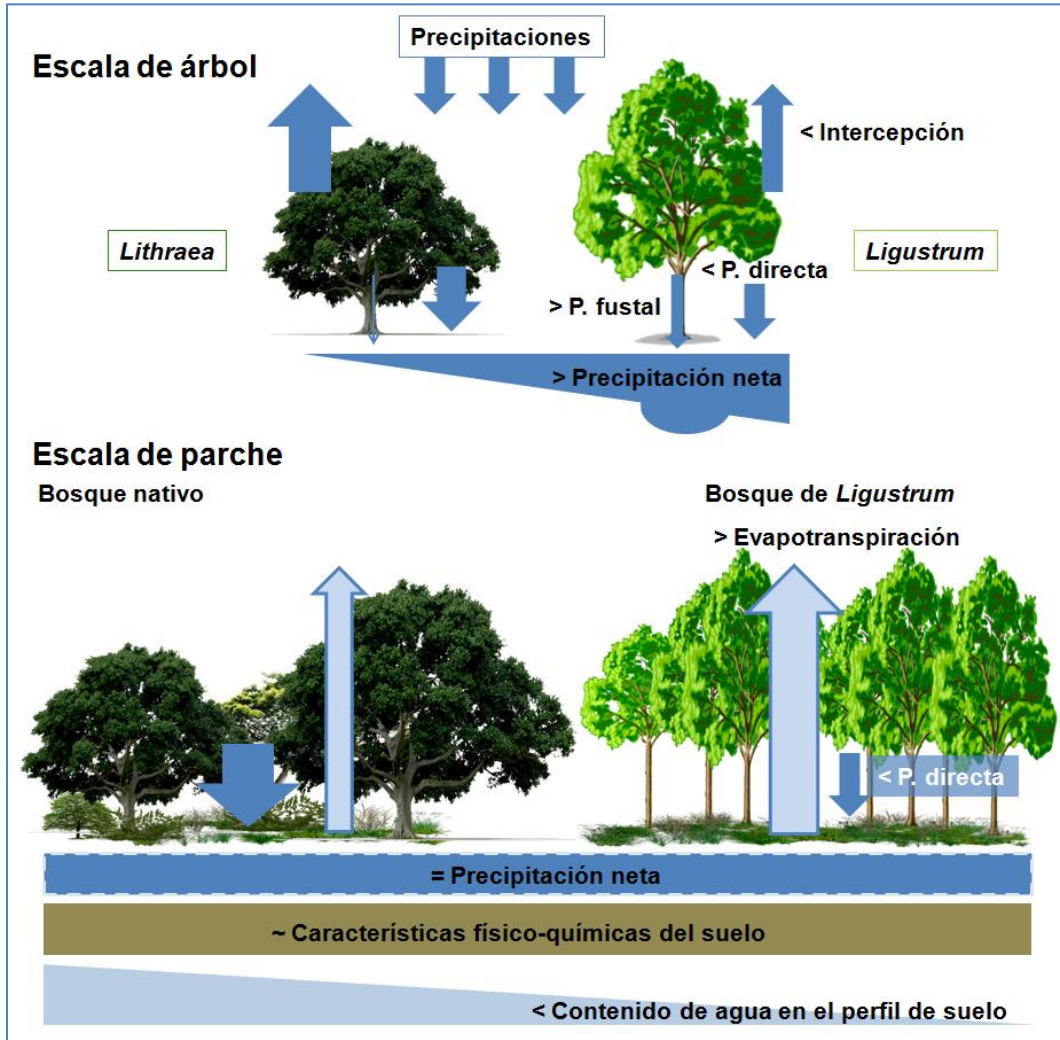
Los ecosistemas de montaña abarcan un 25% de la superficie terrestre, hospedan a un tercio de la diversidad de plantas terrestres, y proveen bienes y servicios ecosistémicos esenciales para la población mundial. Estos sistemas se encuentran actualmente amenazados por el avance de especies de plantas invasoras que amenazan su estabilidad (Le Maitre et al. 2002; Vilà et al. 2011; Richardson et al. 2014). En Argentina, el Chaco Serrano de Córdoba es un sistema montañoso caracterizado por una estacionalidad marcada y clave en la provisión de agua para la población de la provincia (Cingolani et al. 2010; Giorgis et al. 2011). En los bosques del Chaco Serrano coexiste una gran diversidad de especies nativas caducifolias y perennifolias, las cuales están siendo desplazadas por el avance de la especie exótica invasora *Ligustrum lucidum* (Hoyos et al. 2010; Gavier-Pizarro et al. 2012). Esta especie invasora forma bosques mono-dominantes que comprometen el funcionamiento de los ecosistemas boscosos del Chaco Serrano.

En el Chaco Serrano la mayoría de los estudios se han enfocado en entender principalmente el proceso de invasión (e.g. mecanismos de invasión, invasividad del sistema) sin profundizar en los efectos que las especies invasoras estarían ejerciendo sobre los procesos ecosistémicos. Es por ello que cobra una gran relevancia indagar en aquellos impactos que la invasión de *Ligustrum lucidum* estaría ejerciendo sobre la redistribución de los flujos de aguas al reemplazar los bosques nativos. Los resultados obtenidos en esta tesis sientan las bases para la comprensión del funcionamiento eco-hidrológico de los bosques del Chaco Serrano de Córdoba y, en especial, de aquellos bosques invadidos por *Ligustrum*, resaltando los mecanismos involucrados en los procesos ecosistémicos.

En este marco, el objetivo general de esta tesis consistió en analizar los cambios en la dinámica hídrica generados por la invasión de *Ligustrum lucidum*, evaluando el papel de los eventos de precipitación (magnitud e intensidad) sobre la vegetación y el suelo en bosques del Chaco Serrano de Córdoba, tanto a escala de árbol como de parche. En este capítulo final se sintetizan y discuten los principales resultados obtenidos en cada uno de los capítulos centrales de esta tesis, remarcando los impactos eco-hidrológicos de *Ligustrum* y las posibles implicancias en el proceso de invasión (capítulos 2, 3 y 4). Finalmente, se plantean perspectivas a futuro para avanzar en el entendimiento de los efectos de las invasiones de especies leñosas sobre los procesos hidrológicos en sistemas montañosos con climas estacionales.

## **5.2. Principales resultados obtenidos en esta tesis y sus implicancias eco-hidrológicas**

Los resultados más importantes de este trabajo están relacionados con ciertos cambios drásticos observados al comparar la parte aérea de la vegetación entre los bosques de *Ligustrum* y nativos del Chaco Serrano, los cuales tienen grandes implicancias en la eco-hidrología del sistema (Fig. 5.1), pero no se reflejaron en grandes modificaciones en las propiedades físico-químicas del suelo superficial (capítulo 2). Los cambios en composición florística y la estructura del bosque alteraron la partición de las precipitaciones (capítulo 3) y el contenido de agua en el perfil de suelo, sin afectar la partición entre infiltración / escorrentía superficial (capítulo 4).



**Fig. 5.1.** Esquema con los principales resultados encontrados en esta tesis en relación al efecto de la estructura y características físico-químicas de los suelos en los bosques nativos dominados por *Lithraea molleoides* y mono-dominantes de *Ligustrum lucidum* sobre la dinámica hídrica en el Chaco Serrano de Córdoba. Se muestra un balance hídrico a escala de árbol y de parche, en los cuales la dirección de las flechas indica los flujos de entradas y salidas del sistema, y el tamaño de las mismas indica la contribución relativa de cada componente. Los signos < (menor) ó > (mayor) ó = (igual) indican la contribución relativa de los componentes comparando *Ligustrum*/bosque de *Ligustrum* en relación a *Lithraea*/bosque nativo. El signo ~ (similar) indica que prácticamente no hay cambios en las características físico-químicas del suelo entre los bosques. Las flechas azules corresponden a los flujos involucrados en la partición de la precipitación (P.), mientras que las flechas celestes indican las salidas desde el perfil de suelo vía evapotranspiración. No fueron registradas salidas por escorrentía superficial. La línea punteada en el compartimento correspondiente a la precipitación neta a escala de parche indica que el cálculo se realizó con datos de campo de la precipitación directa y la estimación de la precipitación fustal proyectando la partición de la lluvia observada a escala de árbol.

Los bosques de *Ligustrum* presentaron una mayor productividad primaria neta (mayor IVN e IAF) y características morfo-estructurales claramente diferentes a los bosques nativos, exhibiendo una estructura vertical y horizontal simplificada con un denso dosel. Estas características estarían generando efectos negativos sobre la disponibilidad de luz que llega al sotobosque, la cual desencadena una disminución drástica de la riqueza y abundancia relativa de especies de plantas nativas, especialmente del estrato herbáceo, proceso ampliamente evidenciado en el Chaco Serrano de Córdoba (Hoyos et al. 2010; Zeballos et al. 2014b) y en las Yungas de Tucumán (Aragón y Morales 2003; Ayup et al. 2014). A su vez, se encontró una asociación entre los bosques de *Ligustrum* y otras especies exóticas leñosas (Catford et al. 2009), observándose un aumento de las abundancias relativas de *Melia azedarach* y *Morus alba* (especies originarias de ambientes más umbrófilos que el resto de las nativas). El mecanismo detrás de este proceso podría ser explicado debido a que ciertas exóticas invasoras comparten determinadas características ecofisiológicas que favorecen una mayor eficiencia en la captación de luz que las especies nativas (e.g. bajo punto de compensación de la luz), y un mejor rendimiento fotosintético en ambientes de baja luminosidad (Godoy et al. 2011). Teniendo en cuenta todos estos resultados, *Ligustrum* estaría ejerciendo un fuerte efecto homogeneizador de la biota local del Chaco Serrano, proceso documentado en otros sistemas invadidos (Olden y Poff 2003; Olden y Rooney 2006; Naaf y Wulf 2012), que tiene como resultado el empobrecimiento de la flora nativa (Mckinney 2004; Naaf y Wulf 2010). A pesar del gran impacto negativo observado sobre la composición de especies en los bosques dominados por *Ligustrum*, no se observaron grandes modificaciones en el contenido de carbono y nutrientes del de los primeros centímetros de suelo, contrastando con los resultados registrados para *Ligustrum* en las Yungas tucumanas (Aragón et al. 2014b), los cuales resaltan una disminución de los mismos. La biomasa de hojarasca y raíces (excepto las raíces finas) no presentaron cambios entre bosques. Tampoco se registraron variaciones en las propiedades físicas del suelo superficial. Puntualmente, no cambiaron aquellos atributos que condicionan el contenido de agua en el suelo, tales como la textura, densidad aparente, propiedades hídricas (capacidad de campo, punto de marchitez permanente y agua útil) y profundidad del perfil completo de suelo (Gómez-Plaza et al. 2000). Por lo tanto, estos resultados dan un marco para atribuir los cambios en la redistribución del agua en el suelo al tipo de vegetación (nativa o exótica invasora), y no a alteraciones en los atributos físicos de los suelos (capítulo 4).

En el área de estudio, la magnitud e intensidad de los eventos de precipitación se distribuyeron de manera asimétrica, es decir muchos eventos pequeños y de baja intensidad, y pocos eventos grandes e intensos. Puntualmente, sólo el 25% de los eventos superaron los 20 mm, pero acumularon la mayor parte de la precipitación registrada entre

diciembre y marzo, mientras que la mayoría de los eventos no superaron los 10 mm de lluvia y se distribuyeron a lo largo del año, especialmente en aquellos meses con un déficit hídrico negativo (comienzo y final de la estación de crecimiento). La magnitud y la intensidad de los eventos de lluvia se asociaron positivamente, sin embargo, no cumplen el mismo papel en la partición de la lluvia en *Ligustrum* y *Lithraea*. En líneas generales, al aumentar la magnitud de los eventos se incrementó linealmente la precipitación directa y fustal, y de manera potencial a la interceptación, mientras que cuando aumentó la intensidad estos tres flujos comenzaron a decrecer hasta llegar a una asíntota (regresión potencial). Estos resultados resaltan que la magnitud del evento estaría cumpliendo el rol más importante en la partición de la lluvia. *Ligustrum* presentó menor interceptación que su par nativo, logrando mayor precipitación neta (precipitación directa + fustal). Sin embargo, dado que los bosques nativos son más abiertos que los de *Ligustrum*, la precipitación neta a escala de parche resultaría similar entre bosques según las extrapolaciones realizadas a partir de los datos a escala de árbol (capítulo 2 y 3). No obstante, las características morfo-estructurales de *Ligustrum*, reflejadas en una corteza lisa y ramificaciones con ángulos agudos que forman una estructura de embudo, permiten transportar el agua potencialmente interceptada, esperable por su denso follaje (capítulo 2), de forma diferencial hacia la zona radical (Schwärzel et al. 2012), aumentando la disponibilidad de agua que potencialmente sería consumida por la especie (Liang et al. 2011; Imada et al. 2013; Siegert y Levia 2014). *Ligustrum* es muy eficiente en la canalización de lluvia por el fuste, independientemente del tamaño del evento de lluvia, lo que le permite proveer grandes volúmenes, inclusive en eventos pequeños (< 10 mm), siendo estos los más frecuentes en el centro-oeste de Argentina (Magliano 2016). A su vez, se encontró una tendencia de que los árboles más chicos de *Ligustrum* son más eficientes en la generación de precipitación fustal respecto a los más grandes. Estos resultados tendrían relevancia no sólo hidrológica, sino que también en el proceso de invasión, debido a que la mayor eficiencia en la canalización podría otorgarle una ventaja a los árboles pequeños de *Ligustrum*, incluso renovales, al momento de invadir bosques nativos cerrados del Chaco. Por lo tanto, la gran cantidad de flujo fustal generado en *Ligustrum*, incluyendo a individuos pequeños, sería de gran ayuda para que esta especie exótica invasora logre establecerse en zonas secas como el Chaco Serrano. Sin embargo, sería necesario estudiar si las características ecofisiológicas de *Ligustrum*, relacionadas principalmente con su arquitectura hidráulica, le permiten aumentar la supervivencia, y a su vez, incrementar las ventajas competitivas en ecosistemas secos o con estacionalidad marcada. Además, estudios de flujo de savia del xilema en la especie invasora permitiría entender de qué manera sería aprovechada el agua canalizada diferencialmente por el fuste (precipitación fustal) luego de cada evento de lluvia, teniendo en cuenta individuos



de diferentes tamaños. En ciertas regiones áridas y semi-áridas, se ha documentado que la precipitación fustal resulta imprescindible en cada evento de lluvia, ya que permite disminuir la relación evaporación directa del suelo/transpiración de las plantas (Martinez-Meza y Whitford 1996; Wang et al. 2011; Zhang et al. 2015). En este sentido, *Ligustrum* podría invadir zonas como los bosques de llanura del Chaco seco, en donde una gran capacidad de canalización de agua hacia zonas más profundas, reduciría la elevada evaporación directa del suelo (Marchesini 2011; Magliano 2016), aumentando en gran medida, la supervivencia de *Ligustrum*.

El reemplazo de bosques nativos por bosques mono-dominantes de *Ligustrum* no alteró la partición entre la infiltración y escorrentía superficial, ni siquiera en eventos grandes e intensos. En los bosques de *Ligustrum*, gran parte del agua llega de forma directa (precipitación directa), sin contactar con el sotobosque, y se encuentra con una superficie con gran cantidad de hojarasca y suelos con alta conductividad hidráulica saturada ( $K_{sat}$ ). A pesar de tener suelos más repelentes al agua, la infiltración se vio favorecida por estos factores y no se observó escorrentía (Calvo-Cases et al. 2003; Puigdefábregas 2005). Por otro lado, la precipitación fustal de *Ligustrum* disminuye la energía potencial con la que llega el agua de lluvia al suelo, disminuyendo las probabilidades de escurrimiento superficial. Estos resultados indican que, prácticamente la totalidad del agua que llega al suelo se infiltra, quedando disponible para el consumo de la vegetación. En los bosques de *Ligustrum*, el contenido volumétrico de agua en el suelo disminuyó en la superficie (0-10 cm) de laderas y en el perfil completo (0-70 cm) en fondos de valles, lo cual estaría indicando tasas de evapotranspiración más altas que los bosques nativos, en concordancia con los valores más altos de IVN encontrados en *Ligustrum* (capítulo 2). Puntualmente, los suelos más profundos fueron siempre más secos y estables en los bosques invadidos, aunque se observó un marcado descenso de la humedad en la estación seca. Estos resultados sugieren que el exhaustivo consumo en superficie, donde concentra gran biomasa de raíces finas (capítulo 2), no permite la recarga hacia la profundidad, con posibles implicancias en el aporte de agua a la zona saturada (napa) y por ende en el caudal base de los arroyos. Por otro lado, *Ligustrum* tiene la capacidad de prolongar el consumo en períodos fenológicos claves a finales de la estación húmeda y comienzo de la seca (otoño-invierno), meses donde escasean las precipitaciones grandes (> a 20 mm), lo cual representa una ventaja para el proceso de invasión en sistemas estacionales.

Dado el contexto actual del Chaco Serrano de las Sierras Chicas de Córdoba, en donde el área invadida por *Ligustrum* sigue aumentando, con el potencial de invadir todo el cordón serrano, y a su vez, se incrementa la población elevando la demanda de agua

potable, la invasión de *Ligustrum* representa una verdadera amenaza para el recurso hídrico de la región. Por lo tanto, serán necesarios trabajos que integren los efectos de *Ligustrum* sobre la dinámica hídrica desde la escala de árbol hasta la escala de paisaje, sumado a acciones de manejo que ayuden a contener su avance hacia la cabecera de las cuencas del Chaco Serrano de Córdoba.

### 5.3. Consideraciones finales

La interacción entre precipitación-vegetación-suelo determina el agua que llega a la superficie y vuelve a la atmósfera en diferentes formas, mientras que en *Lithraea* una mayor interceptación determina que una gran parte del agua se evapore directamente desde el dosel (mayor interceptación), *Ligustrum* reduce esta salida no productiva canalizando agua por el fuste hacia la zona radical, para luego ser devuelta a la atmósfera productivamente, es decir transpirando y generando biomasa. Esto permitiría explicar, junto a otras características como la gran presión de propágulos, crecimiento vegetativo y su fenología, entre otras, el establecimiento exitoso en ambientes con limitantes hídricas marcadas como lo es el Chaco Serrano. Si bien los volúmenes totales de agua que llegan al suelo serían similares en ambos tipos de bosques, en los nativos este recurso se reparte entre una gran diversidad de especies y formas de vida (i.e., árboles, arbustos y herbáceas) que utilizan el agua en menor proporción, mientras que en los bosques de *Ligustrum*, el agua es consumida casi exclusivamente por la especie invasora, reduciendo el aporte de agua hacia suelos profundos con posibles consecuencias sobre servicios ecosistémicos claves como la provisión de agua a la población.

En conclusión, la capacidad de *Ligustrum* para generar grandes volúmenes de precipitación fustal representa un mecanismo, no antes descrito, por el cual la especie maximiza el agua recibida, potencialmente consumida, lo cual le permitiría generar grandes cantidades de biomasa. A su vez, cuando los bosques de *Ligustrum* alcanzan grandes densidades se generan condiciones adversas de luminosidad para el resto de las especies nativas, ayudando el proceso de invasión. A modo de cierre, *Ligustrum* presenta ventajas adaptativas, como han mencionado otros autores (Hoyos et al. 2010; Zeballos et al. 2014b; Aragón et al. 2014b; Flombaum et al. 2017) pero también como se ha mostrado en esta tesis, en el aprovechamiento tanto del recurso hídrico como del lumínico en el Chaco Serrano, lo cual resalta la potencial ventaja competitiva de la especie en sistemas estacionales.

#### 5.4. Perspectivas a futuro

Los resultados obtenidos en esta tesis permiten resaltar ciertos aspectos que deberían ser abordados en futuras investigaciones en el Chaco Serrano con el objetivo de profundizar en el conocimiento sobre la eco-hidrología de sistemas montañosos invadidos, contemplando diferentes escalas. Se podría continuar con dos líneas puntualmente, por un lado, debería explorarse en detalle la precipitación fustal en *Ligustrum*, un factor hidrológico clave en sistemas con limitantes hídricas, y por otro lado, sería indispensable abordar los impactos de los bosques de *Ligustrum* sobre la dinámica hídrica a escala de cuenca, mediante mediciones a campo y el uso de modelos de simulación que permitan integrar los datos detallados obtenidos a escala de árbol y parche.

En relación a la precipitación fustal, para reforzar los hallazgos reportados y avanzar en el entendimiento del rol eco-hidrológico clave de este flujo diferencial en particular, se podría medir el flujo de savia del xilema en *Ligustrum* a lo largo del año hidrológica para entender cómo responde la especie a la estacionalidad del Chaco Serrano. Sería interesante realizar un experimento comparativo de la tasa de crecimiento de *Ligustrum*, utilizando dendrocronología (anillos de crecimiento) y medidas complementarias del diámetro a la altura del pecho (DAP, entre árboles a los cuales se le impida el aporte de precipitación fustal y que solamente reciban la precipitación directa, y árboles control que reciban el aporte normal de precipitaciones (fustal + directa). Para ello, se deberían considerar árboles de distintas edades y tamaños (incluyendo al DAP, altura y área de copa), tanto árboles control como con tratamiento sin precipitación fustal. De esta manera, se podría testear la influencia de la precipitación fustal en el crecimiento de *Ligustrum*, esperando que los árboles sin aporte fustal crezcan menos que los árboles control. Por otro lado, se podrían ampliar las mediciones de precipitación fustal a otras especies exóticas leñosas (árboles y arbustos). Puntualmente, habría que hacer hincapié en el tipo de corteza y los ángulos de las ramificaciones, y luego buscar un modelo matemático simple que permita estimar el flujo fustal. A la par, se destaca la necesidad de estudiar la química del agua fustal, puntualmente el aporte de nutrientes que llegan por esta vía, e inclusive posibles compuestos con efectos alelopáticos proveniente de exudados de las hojas y/o flores de ciertas especies exóticas invasoras.

Finalmente, el estudio a nivel de cuenca permitiría un mejor entendimiento espacial y temporal sobre los impactos de la invasión de *Ligustrum* sobre la provisión de agua de arroyos y ríos en un sistema con estacionalidad en las precipitaciones y con una demanda creciente de la población circundante. *Ligustrum* tiene el potencial de establecerse tanto en lugares abiertos como cerrados, en un amplio rango altitudinal de las sierras cordobesas. En consecuencia, dado que se encontraron diferencias

contendientes en el balance hídrico entre los bosques nativos y los bosques de *Ligustrum* a escala de parche, es esperable que el impacto hidrológico sea aún mayor en fisonomías contrastantes como matorrales abiertos y/o pastizales de altura, típicos del mosaico de vegetación del Chaco Serrano. Al no existir grandes cuencas con arroyos permanentes completamente invadidas, los modelos de simulación serían de gran ayuda para predecir los cambios en el rendimiento hídrico si la invasión sigue avanzando en dichas cuencas.

## Bibliografía

- Aboal, J. R., Morales, D., Hernández, M., & Jiménez, M. S. (1999). The measurement and modelling of the variation of stemflow in a laurel forest in Tenerife, Canary Islands. *Journal of Hydrology*, 221(3-4), 161-175.
- Aboal, J. R., Saavedra, S., & Hernández-Moreno, J. M. (2015). Edaphic heterogeneity related to below-canopy water and solute fluxes in a Canarian laurel forest. *Plant and soil*, 387(1-2), 177-188.
- Aragón, R., & Groom, M. (2003). Invasion by *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in NW Argentina: early stage characteristics in different habitat types. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 51(1), 59-70.
- Aragón, R., Montti, L., Ayup, M. M., & Fernández, R. (2014a). Exotic species as modifiers of ecosystem processes: Litter decomposition in native and invaded secondary forests of NW Argentina. *Acta Oecologica*, 54, 21-28.
- Aragón, R., Sardans, J., & Peñuelas, J. (2014b). Soil enzymes associated with carbon and nitrogen cycling in invaded and native secondary forests of northwestern Argentina. *Plant and soil*, 384(1-2), 169-183.
- Ataroff, M., & Rada, F. (2000). Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29(7), 440-444.
- 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.
- Bartens, J., Day, S. D., Harris, J. R., Dove, J. E., & Wynn, T. M. (2008). Can urban tree roots improve infiltration through compacted subsoils for stormwater management?. *Journal of Environmental Quality*, 37(6), 2048-2057.
- Boix-Fayos, C., Martínez-Mena, M., Arnau-Rosalén, E., Calvo-Cases, A., Castillo, V., & Albaladejo, J. (2006). Measuring soil erosion by field plots: understanding the sources of variation. *Earth-Science Reviews*, 78(3), 267-285.
- Brady, N. C., & Weil, R. R. (2002). The nature and properties of soils, 13th. *Pearson education (Singapore) Pte. Ltd. Indian Branch*, 482, 621-624.
- Brauman, K. A., Daily, G. C., Duarte, T. K. E., & Mooney, H. A. (2007). The nature and value of ecosystem services: an overview highlighting hydrologic services. *Annual Review of Environment and Resources*, 32, 67-98.

- Brauman, K. A., Freyberg, D. L., & Daily, G. C. (2012). Potential evapotranspiration from forest and pasture in the tropics: A case study in Kona, Hawaii. *Journal of Hydrology*, 440, 52-61.
- Brooks, M. L., D'antonio, C. M., Richardson, D. M., Grace, J. B., Keeley, J. E., DiTomaso, J. M., ... & Pyke, D. (2004). Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience*, 54(7), 677-688.
- Brown, A. D., & Kappelle, M. (2001). Introducción a los bosques nublados del neotrópico: una síntesis regional. *Bosques nublados del neotrópico*, 27-40.
- Brown, A., Zhang, L., McMahon, T., Western, A., & Vertessy, R. (2005). A review of paired catchment studies with reference to the seasonal flows. *Journal of Hydrology*, 310, 28-61.
- Bruijnzeel, L. A. (1989). (De)forestation and dry season flow in the tropics: A closer look. *Journal of Tropical Forest Science*, 229-243.
- Bruijnzeel, L. A. (2004). Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees?. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 104(1), 185-228.
- Cabrera, A. L. (1976). *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería: regiones fitogeográficas Argentinas*. Acme.
- Calder, I., & Dye, P. (2001). Hydrological impacts of invasive alien plants. *Land Use and Water Resources Research*, 1(7), 1-8.
- Calvo-Cases, A., Boix-Fayos, C., & Imeson, A. C. (2003). Runoff generation, sediment movement and soil water behaviour on calcareous (limestone) slopes of some Mediterranean environments in southeast Spain. *Geomorphology*, 50(1), 269-291.
- Capitanelli J. (1979b). Clima. En Vazquez, J., Miatello R. & Roque M. (eds). *Geografía física de la Provincia de Córdoba* (pp. 45–138). Editorial Boldt. Córdoba.
- Capitanelli J. (1979b). Geomorfología. En Vazquez, J., R. En Vazquez, J., Miatello R. & Roque M. (eds). *Geografía física de la Provincia de Córdoba* (pp. 213–457. Editorial Boldt. Córdoba.
- Carignano, C., Kröhling, D., Degiovanni, S., & Cioccale, M. (2014). Geomorfología. In *Relatorio XIX Congreso Geológico Argentino, Córdoba*.
- Carlyle-Moses, D. E., & Gash, J. H. (2011). Rainfall interception loss by forest canopies. In *Forest hydrology and biogeochemistry* (pp. 407-423). Springer, Dordrecht.

- Carlyle-Moses, D. E., & Schooling, J. T. (2015). Tree traits and meteorological factors influencing the initiation and rate of stemflow from isolated deciduous trees. *Hydrological Processes*, 29(18), 4083-4099.
- Carlyle-Moses, D. E., Laureano, J. F., & Price, A. G. (2004). Throughfall and throughfall spatial variability in Madrean oak forest communities of northeastern Mexico. *Journal of Hydrology*, 297(1-4), 124-135.
- Catford, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and distributions*, 15(1), 22-40.
- Cavaleri, M. A., & Sack, L. (2010). Comparative water use of native and invasive plants at multiple scales: a global meta-analysis. *Ecology*, 91(9), 2705-2715.
- Ceballos Barbancho, A., Schnabel, S. & Cerdà, A. (1996). El efecto de la escala sobre los procesos de escorrentía superficial. *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, 21, 91-102.
- Cerdà, A. (1996). Seasonal variability of infiltration rates under contrasting slope conditions in southeast Spain. *Geoderma*, 69(3), 217-232.
- Cerdà, A. (1997). The effect of patchy distribution of *Stipa tenacissima* L. on runoff and erosion. *Journal of Arid Environments*, 36(1), 37-51.
- Cerdà, A. (2001). Effects of rock fragment cover on soil infiltration, interrill runoff and erosion. *European Journal of Soil Science*, 52(1), 59-68.
- Chandler, D. G. (2006). Reversibility of forest conversion impacts on water budgets in tropical karst terrain. *Forest Ecology and Management*, 224(1), 95-103.
- Chapin, F. S., Matson, P. A., & Mooney, H. A. (2002). *Terrestrial decomposition* (pp. 151-175). Springer New York.
- Charles, H., & Dukes, J. S. (2008). Impacts of invasive species on ecosystem services. In *Biological invasions* (pp. 217-237). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Chirino, E., Bonet, A., Bellot, J., & Sánchez, J. R. (2006). Effects of 30-year-old Aleppo pine plantations on runoff, soil erosion, and plant diversity in a semi-arid landscape in south eastern Spain. *Catena*, 65(1), 19-29.
- Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Zeballos, S. R., & Renison, D. (2010). Sin ecosistemas saludables no hay agua segura. El caso de Córdoba. *Revista Única*, 111, 48-52.

- Cingolani, A. M., Poca, M., Giorgis, M. A., Vaieretti, M. V., Gurvich, D. E., Whitworth-Hulse, J. I., & Renison, D. (2015). Water provisioning services in a seasonally dry subtropical mountain: Identifying priority landscapes for conservation. *Journal of Hydrology*, 525, 178-187.
- 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.
- Cioccale, M. (1999). Geomorfología hídrica de un sector de las Sierras de Córdoba. Tesis doctoral en Geología. *Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina*.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). Change in marine communities. *An approach to statistical analysis and interpretation*. Primer ed. Ltd, Plymouth.
- Crockford, R. H., & Richardson, D. P. (2000). Partitioning of rainfall into throughfall, stemflow and interception: effect of forest type, ground cover and climate. *Hydrological processes*, 14(16-17), 2903-2920.
- Cronk Q. C. B., & Fuller J. (1995). *Plant Invaders: The threat to natural ecosystems*. Chapman and Hall. London. UK.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97(2), 153-166.
- Dascanio, L. M., Barrera, M. D., & Frangi, 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(1), 61-76.
- Dasso, C. M., Piovano, E. L., Pasquini, A. I., Córdoba, F. E., Lecomte, K. L., Guerra, L., & Campodónico, V. A. (2014). Recursos hídricos superficiales. In *Relatorio del XIX Congreso Geológico Argentino: Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba (RD Martino, AB Guerreschi, Ed)*. Asociación Geológica Argentina (pp. 1209-1231).
- Dassonville, N., Vanderhoeven, S., Vanparys, V., Hayez, M., Gruber, W., & Meerts, P. (2008). Impacts of alien invasive plants on soil nutrients are correlated with initial site conditions in NW Europe. *Oecologia*, 157(1), 131-140.
- Davidson, A. M., Jennions, M., & Nicotra, A. B. (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology letters*, 14(4), 419-431.



- De Fina, A. L. (1992). *Aptitud agroclimática de la República Argentina*. Buenos Aires: Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria (pp. 427).
- Demaio, P. H. M., Karlin, M., Demaio, U. O. P. H., Karlin, U. O., & Medina, M. (2002). *Árboles nativos del centro de Argentina*.
- Descroix, L., Viramontes, D., Vauclin, M., Barrios, J. G., & Esteves, M. (2001). Influence of soil surface features and vegetation on runoff and erosion in the Western Sierra Madre (Durango, Northwest Mexico). *Catena*, 43(2), 115-135.
- Di Bella, C. M., Paruelo, J. M., Becerra, J. E., Bacour, C., & Baret, F. (2004). Experimental and simulated evidences of the effect of senescent biomass on the estimation of fPAR from NDVI measurements on grass canopies. *International Journal of Remote Sensing*, 25, 5415-5427.
- Dietz, J., Hölscher, D., & Leuschner, C. (2006). Rainfall partitioning in relation to forest structure in differently managed montane forest stands in Central Sulawesi, Indonesia. *Forest Ecology and Management*, 237(1-3), 170-178.
- Doerr, S. H., Shakesby, R. A., & Walsh, R. (2000). Soil water repellency: its causes, characteristics and hydro-geomorphological significance. *Earth-Science Reviews*, 51(1-4), 33-65.
- Dunkerley, D. (2000). Measuring interception loss and canopy storage in dryland vegetation: a brief review and evaluation of available research strategies. *Hydrological Processes*, 14(4), 669-678.
- Dunne, T., Zhang, W., & Aubry, B. F. (1991). Effects of rainfall, vegetation, and microtopography on infiltration and runoff. *Water Resources Research*, 27(9), 2271-2285.
- Dye, P., & Jarman, C. (2004). Water use by black wattle (*Acacia mearnsii*): implications for the link between removal of invading trees and catchment streamflow response: working for water. *South African Journal of Science*, 100(1), 40-44.
- Ehrenfeld, J. G. (2010). Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 41, 59-80.
- Ellison, D., Morris, C. E., Locatelli, B., Sheil, D., Cohen, J., Murdiyarso, D., ... & Gaveau, D. (2017). Trees, forests and water: Cool insights for a hot world. *Global Environmental Change*, 43, 51-61.
- Ens, E. J., Bremner, J. B., French, K., & Korth, J. (2009). Identification of volatile compounds released by roots of an invasive plant, bitou bush (*Chrysanthemoides monilifera* spp.

- rotundata), and their inhibition of native seedling growth. *Biological invasions*, 11(2), 275-287.
- Fan, J., Oestergaard, K. T., Guyot, A., Jensen, D. G., & Lockington, D. A. (2015). Spatial variability of throughfall and stemflow in an exotic pine plantation of subtropical coastal Australia. *Hydrological processes*, 29(5), 793-804.
- Fernández, M. E., & Gyenge, J. E. (2010). *Técnicas en medición en ecofisiología vegetal: conceptos y procedimientos* (No. 581.1). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (Argentina).
- Ferreras, A. E., Giorgis, M. A., Tecco, P. A., Cabido, M. R., & Funes, G. (2015). Impact of *Ligustrum lucidum* on the soil seed bank in invaded subtropical seasonally dry woodlands (Córdoba, Argentina). *Biological invasions*, 17(12), 3547-3561.
- Ferreras, A. E., Torres, C., & Galetto, L. (2008). Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *Journal of Arid Environments*, 72(9), 1573-1580.
- Ferrero, M. C., Zeballos, S. R., Whitworth-Hulse, J. I., Giorgis, M. A., & Gurvich, D. E. (2017). Functional strategies and distribution of climbing plant communities in different vegetation patches in a subtropical dry forest, central Argentina. *Journal of Plant Ecology*. In press.
- Flombaum, P., Aragón, R., & Chaneton, E. J. (2017). A role for the sampling effect in invaded ecosystems. *Oikos*, 126(9), 1229-1232.
- Flory, S. L., & Clay, K. (2010). Non-native grass invasion alters native plant composition in experimental communities. *Biological Invasions*, 12(5), 1285-1294.
- Franzluebbers, A. J. (2002). Water infiltration and soil structure related to organic matter and its stratification with depth. *Soil and Tillage Research*, 66(2), 197-205.
- Frischbier, N., & Wagner, S. (2015). Detection, quantification and modelling of small-scale lateral translocation of throughfall in tree crowns of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Journal of Hydrology*, 522, 228-238
- 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.

- Garcia-Estringana, P., Alonso-Blázquez, N., & Alegre, J. (2010). Water storage capacity, stemflow and water funneling in Mediterranean shrubs. *Journal of Hydrology*, 389(3-4), 363-372.
- Garcia-Martino, A.R., Warner, G.S., Scatena, F. N. & Civco, D.L.(1996). Rainfall, Runoff and Elevation Relationships in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, 32 (4): 41-24.
- Gavier, G. I., & Bucher, E. H. (2004). *Deforestación de las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina) en el período 1970-1997* (Vol. 101). Córdoba: Academia nacional de ciencias.
- Gavier-Pizarro, G. I., Kuemmerle, T., Hoyos, L. E., Stewart, S. I., Huebner, C. D., Keuler, N. S., & Radeloff, V. C. (2012). Monitoring the invasion of an exotic tree (*Ligustrum lucidum*) from 1983 to 2006 with Landsat TM/ETM+ satellite data and Support Vector Machines in Córdoba, Argentina. *Remote Sensing of Environment*, 122, 134-145.
- Gerbaudo 1998 El agua se encuentra con sedimentos permeables Capitanelli 1979
- Ghersa, C. M., Fuente, E. D. L., Suarez, S., & Leon, R. J. 2002. Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture, ecosystems & environment* 88(3), 271-278.
- Giorgis, M. A. (2011). Caracterización florística y estructural del Bosque Chaqueño Serrano (Córdoba) en relación a gradientes ambientales y de uso. Tesis doctoral en Ciencias Biológicas. *Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina*.
- Giorgis, M. A., & 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.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Ariza Espinar, L., ... & Cabido, M. (2011). Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, 36(1), 9-43.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Tecco, P. A., Chiapella, J., Chiarini, F., & Cabido, M. (2017). Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation gradients in central Argentina. *Applied Vegetation Science*.

- Girmay, G., Singh, B. R., Nyssen, J., & Borrosen, T. 2009. Runoff and sediment-associated nutrient losses under different land uses in Tigray, Northern Ethiopia. *Journal of Hydrology* 376(1), 70-80.
- Godoy, O., Valladares, F., & Castro-Díez, P. (2011). Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity. *Functional Ecology*, 25(6), 1248-1259.
- Gómez-Plaza, A., Alvarez-Rogel, J., Albaladejo, J., & Castillo, V. M. (2000). Spatial patterns and temporal stability of soil moisture across a range of scales in a semi-arid environment. *Hydrological Processes*, 14(7), 1261-1277.
- Grau, H. R., & Aragón, R. (2000). Árboles invasores de la sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. *Ecología de árboles exóticas en las yungas Argentinas*, 3-21.
- Greenwood, E. A. N., Beresford, J. D., Bartle, J. R., & Barron, R. J. W. (1982). Evaporation from vegetation in landscapes developing secondary salinity using the ventilated-chamber technique. IV. Evaporation from a regenerating forest of Eucalyptus wandoo on land formerly cleared for agriculture. *Journal of Hydrology* 58(3), 357-366.
- Gross, N., Börger, L., Duncan, R. P., & Hulme, P. E. (2013). Functional differences between alien and native species: do biotic interactions determine the functional structure of highly invaded grasslands?. *Functional Ecology*, 27(5), 1262-1272.
- Grossman, R. B., & Reinsch, T. G. (2002). 2.1 Bulk density and linear extensibility. *Methods of soil analysis: part 4 physical methods*, 201-228.
- Guilhermetti, G. C., Vogel, G. F., Martinkoski, L., & Mokochinski, F. M. (2013). Aspectos da distribuição de *Ligustrum lucidum* WT Ainton em diferentes ecossistemas: revisão bibliográfica (aspects of the distribution *Ligustrum lucidum* WT Ainton in different ecosystems: literature review). *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*, 8, 171-176.
- Hager, H. A., Rupert, R., Quinn, L. D., & Newman, J. A. (2015). Escaped *Miscanthus sacchariflorus* reduces the richness and diversity of vegetation and the soil seed bank. *Biological Invasions*, 17(6), 1833-1847.
- Hanks, R. J. (1992). *Applied Soil Physics. Soil water and temperature applications*. Springer-Verlag, New York, NY. (pp. 176)

- Hervé-Fernandez, P., Oyarzún, C. E., & Woelfl, S. (2016). Throughfall enrichment and stream nutrient chemistry in small headwater catchments with different land cover in southern Chile. *Hydrological processes*, 30(26), 4944-4955.
- Herwitz, S. R. (1986). Infiltration-excess caused by Stemflow in a cyclone-prone tropical rainforest. *Earth Surface Processes and Landforms*, 11(4), 401-412.
- Horton, R. E. (1933). The role of infiltration in the hydrologic cycle. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 14(1), 446-460.
- Horton, R. E. (1941). An Approach Toward a Physical Interpretation of Infiltration-Capacity 1. *Soil Science Society of America Journal*, 5(C), 399-417.
- Hoyos, L. E. (2007). Evaluación del grado de invasión del siempreverde (*Ligustrum lucidum*) en la Sierras Chicas de Córdoba. Tesis de Maestría, Programa de Postgrado en Manejo de Vida Silvestre. *Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina*.
- Hoyos, L. E., Gavier-Pizarro, G. I., Kuemmerle, T., Bucher, E. H., Radeloff, V. C., & Tecco, P. A. (2010). Invasion of glossy privet (*Ligustrum lucidum*) and native forest loss in the Sierras Chicas of Córdoba, Argentina. *Biological invasions*, 12(9), 3261-3275.
- Huang, J., Wu, P., & Zhao, X. (2013). Effects of rainfall intensity, underlying surface and slope gradient on soil infiltration under simulated rainfall experiments. *Catena*, 104, 93-102.
- Huber, A., Iroumé, A., Mohr, C., & Frêne, C. (2010). Efecto de plantaciones de *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus* sobre el recurso agua en la Cordillera de la Costa de la región del Biobío, Chile. *Bosque*, 31(3), 219-230.
- Hulme, P. E., Pyšek, P., Jarošík, V., Pergl, J., Schaffner, U., & Vila, M. (2013). Bias and error in understanding plant invasion impacts. *Trends in ecology & evolution*, 28(4), 212-218.
- Huxman, T. E., Snyder, K. A., Tissue, D., Leffler, A. J., Ogle, K., Pockman, W. T., ... & Schwinning, S. (2004). Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 254-268.
- Ilstedt, U., Malmer, A., Verbeeten, E., & Murdiyarso, D. (2007). The effect of afforestation on water infiltration in the tropics: a systematic review and meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 251(1), 45-51.

- Imada, S., Acharya, K., Li, Y. P., Taniguchi, T., Iwanaga, F., Yamamoto, F., & Yamanaka, N. (2013). Salt dynamics in *Tamarix ramosissima* in the lower Virgin River floodplain, Nevada. *Trees*, 27(4), 949-958.
- Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2004). Groundwater use and salinization with grassland afforestation. *Global Change Biology*, 10(8), 1299-1312.
- Jobbágy, E. G., Acosta, A. M., & Noretto, M. D. (2013). Rendimiento hídrico en cuencas primarias bajo pastizales y plantaciones de pino de las sierras de Córdoba (Argentina). *Ecología austral*, 23(2), 87-96.
- Jobbágy, E. G., Baldi, G., & Noretto, M. D. (2011). Tree plantation in South America and the water cycle: impacts and emergent opportunities. In *Forests in Development: A Vital Balance*. Springer, Dordrecht (pp. 53-63)
- Jobbágy, E. G., Noretto, M. D., Santoni, C. S., & Baldi, G. (2008). El desafío ecohidrológico de las transiciones entre sistemas leñosos y herbáceos en la llanura Chaco-Pampeana. *Ecología austral*, 18(3), 305-322.
- Kato, H., Onda, Y., Tanaka, Y., & Asano, M. (2009). Field measurement of infiltration rate using an oscillating nozzle rainfall simulator in the cold, semiarid grassland of Mongolia. *Catena*, 76(3), 173-181.
- Kothyari, B. P., Verma, P. K., Joshi, B. K., & Kothyari, U. C. (2004). Rainfall–runoff-soil and nutrient loss relationships for plot size areas of Bhetagad watershed in Central Himalaya, India. *Journal of hydrology*, 293(1), 137-150.
- Le Maitre, D. C., Gush, M. B., & Dzikiti, S. (2015). Impacts of invading alien plant species on water flows at stand and catchment scales. *AoB Plants*, 7.
- Le Maitre, D. C., van Wilgen, B. W., Gelderblom, C. M., Bailey, C., Chapman, R. A., & Nel, J. A. (2002). Invasive alien trees and water resources in South Africa: case studies of the costs and benefits of management. *Forest Ecology and management*, 160(1-3), 143-159.
- Le Maitre, D. C., Versfeld, D. B., & Chapman, R. A. (2000). Impact of invading alien plants on surface water resources in South Africa: A preliminary assessment.
- Levia, D. F., & Frost, E. E. (2006). Variability of throughfall volume and solute inputs in wooded ecosystems. *Progress in Physical Geography*, 30(5), 605-632.
- Levia, D. F., & Herwitz, S. R. (2005). Interspecific variation of bark water storage capacity of three deciduous tree species in relation to stemflow yield and solute flux to forest soils. *Catena*, 64(1), 117-137.

- Levia, D. F., Keim, R. F., Carlyle-Moses, D. E., & Frost, E. E. (2011). Throughfall and stemflow in wooded ecosystems. In *Forest Hydrology and Biogeochemistry*. Springer Netherlands (pp. 425-443).
- Levine, J. M., Vila, M., Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grigulis, K., & Lavorel, S. (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1517), 775-781.
- Lewis, S. A., Wu, J. Q., & Robichaud, P. R. (2006). Assessing burn severity and comparing soil water repellency, Hayman Fire, Colorado. *Hydrological Processes*, 20(1), 1-16.
- Li, X. Y., Liu, L. Y., Gao, S. Y., Ma, Y. J., & Yang, Z. P. (2008). Stemflow in three shrubs and its effect on soil water enhancement in semiarid loess region of China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148(10), 1501-1507.
- Liang, W. L., Kosugi, K. I., & Mizuyama, T. (2011). Soil water dynamics around a tree on a hillslope with or without rainwater supplied by stemflow. *Water Resources Research*, 47(2).
- 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.
- Little, C., Lara, A., McPhee, J., & Urrutia, R. (2009). Revealing the impact of forest exotic plantations on water yield in large scale watersheds in South-Central Chile. *Journal of Hydrology*, 374(1), 162-170.
- Llorens, P., & Domingo, F. (2007). Rainfall partitioning by vegetation under Mediterranean conditions. A review of studies in Europe. *Journal of hydrology*, 335(1-2), 37-54.
- Lowery, B., & Morrison, J. E. (2002). 2.8 Soil Penetrometers and Penetrability. *Methods of Soil Analysis: Part 4 Physical Methods*, 363-388.
- Luti, R., Bertran, M., Galera, M., Muller, N., Berzal, M., Nores, M., Herrera, M. & Barrera, J.C. I. (1979). Vegetación. In: Vázquez, J., Miatello, R. & Roqué, M. (eds.) Geografía Física de la Provincia de Córdoba, pp. 297-368. *Editorial Boldt, Buenos Aires, AR*.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3), 689-710.
- Madelón, M. (2016). Reconstrucción de la historia de invasión de *Ligustrum lucidum* a partir del análisis de haplotipos en su rango de distribución nativo e invasor. Tesis de

grado en Biología. *Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina*

- Magliano, P. N. (2016). Dinámica superficial del agua en planicies semiáridas. el papel de las precipitaciones y de la cobertura vegetal. Tesis doctoral en Ciencias Agropecuarias. *Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina*.
- Magliano, P. N., Breshears, D. D., Fernández, R. J., & Jobbágy, E. G. (2015). Rainfall intensity switches ecohydrological runoff/runon redistribution patterns in dryland vegetation patches. *Ecological applications*, 25(8), 2094-2100.
- Magliano, P. N., Fernández, R. J., Giménez, R., Marchesini, V. A., Páez, R. A., & Jobbágy, E. G. (2016). Cambios en la partición de flujos de agua en el Chaco Árido al reemplazar bosques por pasturas. *Ecología austral*, 26(2), 95-106.
- Mair, A., & Fares, A. (2010). Throughfall characteristics in three non-native Hawaiian forest stands. *Agricultural and forest meteorology*, 150(11), 1453-1466.
- Marchesini, V. (2011). Cambios en el uso de la tierra y el balance de agua en ecosistemas semiáridos: el desmonte selectivo en el Chaco árido analizado a diferentes escalas espaciales. Tesis doctoral en Ciencias Agropecuarias. *Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina*.
- Martinez-Meza, E., & Whitford, W. G. (1996). Stemflow, throughfall and channelization of stemflow by roots in three Chihuahuan desert shrubs. *Journal of arid environments*, 32(3), 271-287.
- Martínez-Zavala, L., & Jordán-López, A. (2009). Influence of different plant species on water repellency in Mediterranean heathland soils. *Catena*, 76(3), 215-223.
- Matthews, S. (2005). América do Sul invadida: a crescente ameaça das espécies exóticas invasoras. *Secretaria do Programa Global de Espécies Invasoras, Nairobi*.
- McKinney, M. L. (2004). Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 13(1), 47-53.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystem and human well-being: biodiversity synthesis. *World Resources Institute, Washington, DC*.
- Monteith, J. L. (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of applied ecology*, 9(3), 747-766.



- Montti, L., Ayup, M. M., Aragón, R., Qi, W., Ruan, H., Fernández, R., ... & Zou, X. (2016). Herbivory and the success of *Ligustrum lucidum*: evidence from a comparison between native and novel ranges. *Australian Journal of Botany*, 64(3), 181-192.
- Montti, L., Carrillo, V. P., Gutiérrez-Angonese, J., Gasparri, N. I., Aragón, R., & 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. *Landscape Ecology*, 1-19.
- Mostacedo, B., & Fredericksen, T. (2000). Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. *Proyecto BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia*.
- Naaf, T., & Wulf, M. (2010). Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation*, 143(4), 848-855.
- Naaf, T., & Wulf, M. (2012). Does taxonomic homogenization imply functional homogenization in temperate forest herb layer communities?. *Plant ecology*, 213(3), 431-443.
- Nagase, A., & Dunnett, N. (2012). Amount of water runoff from different vegetation types on extensive green roofs: Effects of plant species, diversity and plant structure. *Landscape and urban planning*, 104(3-4), 356-363.
- Neary, D. G., Ice, G. G., & Jackson, C. R. (2009). Linkages between forest soils and water quality and quantity. *Forest ecology and management*, 258(10), 2269-2281.
- Newman, B. D., Breshears, D. D., & Gard, M. O. (2010). Evapotranspiration partitioning in a semiarid woodland: ecohydrologic heterogeneity and connectivity of vegetation patches. *Vadose Zone Journal*, 9(3), 561-572.
- Newman, B. D., Wilcox, B. P., Archer, S. R., Breshears, D. D., Dahm, C. N., Duffy, C. J., ... & Vivoni, E. R. (2006). Ecohydrology of water-limited environments: A scientific vision. *Water Resources Research*, 42(6).
- Nicolau, J. M., Solé-Benet, A., Puigdefábregas, J., & Gutiérrez, L. (1996). Effects of soil and vegetation on runoff along a catena in semi-arid Spain. *Geomorphology*, 14(4), 297-309.
- Nosetto, M. D., Jobbagy, E. G., & Paruelo, J. M. (2005). Land-use change and water losses: the case of grassland afforestation across a soil textural gradient in central Argentina. *Global Change Biology*, 11(7), 1101-1117.

- Nulsen, R. A., Bligh, K. J., Baxter, I. N., Solin, E. J., & Imrie, D. H. (1986). The fate of rainfall in a mallee and heath vegetated catchment in southern Western Australia. *Austral Ecology*, *11*(4), 361-371.
- Olden, J. D., & Poff, N. L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, *162*(4), 442-460.
- Olden, J. D., & Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, *15*(2), 113-120.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in ecology & evolution*, *19*(1), 18-24.
- Owens, M. K., Lyons, R. K., & Alejandro, C. L. (2006). Rainfall partitioning within semiarid juniper communities: effects of event size and canopy cover. *Hydrological Processes*, *20*(15), 3179-3189.
- Panigatti, J. L. (2010). *Argentina: 200 años, 200 suelos* (No. P32 INTA 18474 y CD 67). Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Buenos Aires (Argentina).
- Paruelo, J. M. (2008). La caracterización funcional de ecosistemas mediante sensores remotos. *Revista Ecosistemas*, *17*(3).
- Paruelo, J. M., Epstein, H. E., Lauenroth, W. K., & Burke, I. C. (1997). ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology*, *78*(3), 953-958.
- Pasquini, A. I., Lecomte, K. L., Piovano, E. L., & Depetris, P. J. (2006). Recent rainfall and runoff variability in central Argentina. *Quaternary International*, *158*(1), 127-139.
- Pauchard, A., Cavieres, L., Bustamante, R., Becerra, P., & Rapoport, E. (2004). Increasing the understanding of plant invasions in southern South America: first symposium on Alien Plant Invasions in Chile. *Biological Invasions*, *6*(2), 255-257.
- Pejchar, L., & Mooney, H. A. (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in ecology & evolution*, *24*(9), 497-504.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Urcelay, C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, *61*(3), 167-234.
- Pfeiffer, S. S., & Gorchov, D. L. (2015). Effects of the invasive shrub *Lonicera maackii* on soil water content in eastern deciduous forest. *The American Midland Naturalist*, *173*(1), 38-46.

- Pietri, J. A., & Brookes, P. C. (2008). Relationships between soil pH and microbial properties in a UK arable soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(7), 1856-1861.
- Piñeiro, G., Oesterheld, M., Paruelo, J.M. 2006. Seasonal variation in aboveground production and radiation use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems*, 9:357-373.
- Poca, M.(2016).Vegetación, suelos y dinámica hídrica de los ecosistemas de altura de las sierras de Córdoba, Argentina. Tesis doctoral en Ciencias Biológicas. *Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina*.
- Poca, M., Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Whitworth-Hulse, J. I., & Palmieri, V. S. (2017). La degradación de los bosques de altura del centro de Argentina reduce su capacidad de almacenamiento de agua (nro. esp. Polylepis). *Ecología Austral*, 28.
- Poca, M.; Cingolani, AM.; Gurvich, DE.; Whitworth-Hulse, JI. & Saur Palmieri, V. En Prensa. La degradación de los bosques de altura del centro de Argentina reduce su capacidad de almacenamiento de agua. *Ecología Austral*.
- Potter, C. S., Randerson, J. T., Field, C. B., Matson, P. A., Vitousek, P. M., Mooney, H. A., & Klooster, S. A. (1993). Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 7(4), 811-841.
- Puigdefábregas, J. (2005). The role of vegetation patterns in structuring runoff and sediment fluxes in drylands. *Earth Surface Processes and Landforms*, 30(2), 133-147.
- Putuhena, W. M., & Cordery, I. (2000). Some hydrological effects of changing forest cover from eucalypts to Pinus radiata. *Agricultural and Forest Meteorology*, 100(1), 59-72.
- Qiu, Y., Fu, B., Wang, J., & Chen, L. (2001). Soil moisture variation in relation to topography and land use in a hillslope catchment of the Loess Plateau, China. *Journal of Hydrology*, 240(3), 243-263.
- R Development Core Team (2012) R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from URL: <http://www.R-project.org>
- Ran, Q., Su, D., Li, P., & He, Z. (2012). Experimental study of the impact of rainfall characteristics on runoff generation and soil erosion. *Journal of Hydrology*, 424, 99-111.

- Reinhart, K. O., Gurnee, J., Tirado, R., & Callaway, R. M. (2006). Invasion through quantitative effects: intense shade drives native decline and invasive success. *Ecological Applications*, *16*(5), 1821-1831.
- Rejmánek, M., & Richardson, D. M. (2013). Trees and shrubs as invasive alien species—2013 update of the global database. *Diversity and distributions*, *19*(8), 1093-1094.
- Rich, P. M. (1989). A manual for analysis of hemispherical canopy photography (No. LA-11733-M). Los Alamos National Lab., NM (USA).
- Richardson, D. M., & Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species—a global review. *Diversity and Distributions*, *17*(5), 788-809.
- Richardson, D. M., & Van Wilgen, B. W. (2004). Invasive alien plants in South Africa: how well do we understand the ecological impacts?: working for water. *South African Journal of Science*, *100*(1-2), 45-52.
- Richardson, D. M., Hui, C., Nunez, M. A., & Pauchard, A. (2014). Tree invasions: patterns, processes, challenges and opportunities. *Biological invasions*, *16*(3), 473-481.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, *6*(2), 93-107.
- Richardson, D. M., van Wilgen, B. W., & Nunez, M. A. (2008). Alien conifer invasions in South America: short fuse burning?. *Biological invasions*, *10*(4), 573-577.
- Rincón, Y., Ataroff, M., & Rada, F. (2005). Dinámica hídrica de un pastizal de *Pennisetum clandestinum* Hochst ex Chiov. Eds. M Ataroff, J Silva. *Dinámica Hídrica en Sistemas Neotropicales*. ICAE, Universidad de Los Andes, 19-24.
- Rodriguez-Iturbe, I. (2000). Ecohydrology: A hydrologic perspective of climate-soil-vegetation dynamics. *Water Resources Research*, *36*(1), 3-9.
- Rodriguez-Iturbe, I., Porporato, A., Ridolfi, L., Isham, V., & Coxi, D. R. (1999). Probabilistic modelling of water balance at a point: the role of climate, soil and vegetation. *Proceedings of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, *455*, 3789-3805.
- Sacchi, G. A., & Beltramone, C. A. (1999). Unidades homogéneas de paisaje de las cuencas de los ríos Santa Catalina y Ascochinga. Córdoba. Argentina. *Boletín Geológico y Minero*, *110*(5), 39-50.
- Sadeghi, S. H. R., Seghaleh, M. B., & Rangavar, A. S. (2013). Plot sizes dependency of runoff and sediment yield estimates from a small watershed. *Catena*, *102*, 55-61.

- Sadeghi, S. M. M., Van Stan II, J. T., Pypker, T. G., & Friesen, J. (2017). Canopy hydrometeorological dynamics across a chronosequence of a globally invasive species, *Ailanthus altissima* (Mill., tree of heaven). *Agricultural and forest meteorology*, 240, 10-17.
- Safeeq, M., & Fares, A. (2014). Interception losses in three non-native Hawaiian forest stands. *Hydrological Processes*, 28(2), 237-254.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... & Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.
- Schwärzel, K., Ebermann, S., & Schalling, N. (2012). Evidence of double-funneling effect of beech trees by visualization of flow pathways using dye tracer. *Journal of hydrology*, 470, 184-192.
- Sérsic, A.C., Benítez-Vieyra, A.A., Cosacov, S., Díaz, A., Glinos, L., Grosso, E., Lazarte, N., Medina, C., Moré, M., Moyano, M. and Nattero, M., 2010. *Flores del centro de Argentina: una guía ilustrada para conocer 141 especies típicas* (No. 635.07 (82)). Academia Nacional de Ciencias.
- Shackleton, R. T., Le Maitre, D. C., Van Wilgen, B. W., & Richardson, D. M. (2015). The impact of invasive alien *Prosopis* species (mesquite) on native plants in different environments in South Africa. *South African Journal of Botany*, 97, 25-31.
- Siegert, C. M., & Levia, D. F. (2014). Seasonal and meteorological effects on differential stemflow funneling ratios for two deciduous tree species. *Journal of Hydrology*, 519, 446-454.
- Sparks, D. L., Helmke, P. A., & Page, A. L. (1996). *Methods of soil analysis: Chemical methods*. Soil Science Society of America, Washington, DC.
- Sun, X., Onda, Y., Kato, H., Gomi, T., & Komatsu, H. (2015). Effect of strip thinning on rainfall interception in a Japanese cypress plantation. *Journal of Hydrology*, 525, 607-618.
- Swaffer, B. A., Holland, K. L., Doody, T. M., & Hutson, J. (2014). Rainfall partitioning, tree form and measurement scale: a comparison of two co-occurring, morphologically distinct tree species in a semi-arid environment. *Ecohydrology*, 7(5), 1331-1344.
- Takahashi, M., Giambelluca, T. W., Mudd, R. G., DeLay, J. K., Nullet, M. A., & Asner, G. P. (2011). Rainfall partitioning and cloud water interception in native forest and

- invaded forest in Hawaii Volcanoes National Park. *Hydrological Processes*, 25(3), 448-464.
- Te Beest, M., Esler, K. J., & Richardson, D. M. (2015). Linking functional traits to impacts of invasive plant species: a case study. *Plant ecology*, 216(2), 293-305.
- Tecco, P. A., Diaz, S., Gurvich, D. E., Perez-Harguindeguy, N., Cabido, M., & Bertone, G. A. (2007). Facilitation and interference underlying the association between the woody invaders *Pyracantha angustifolia* and *Ligustrum lucidum*. *Applied Vegetation Science*, 10(2), 211-218.
- Tecco, P. A., Gurvich, D. E., Diaz, S., Pérez-Harguindeguy, N. A. T. A. L. I. A., & Cabido, M. (2006). Positive interaction between invasive plants: the influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology*, 31(3), 293-300.
- Tecco, P. A., Urcelay, C., Diaz, S., Cabido, M., & Pérez-Harguindeguy, N. (2013). Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem. *Austral Ecology*, 38(4), 443-451.
- Thorntwaite, C. W. (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical review*, 38(1), 55-94.
- Torresín, J. A., Zamboni, L. P., Sione, W. F., Rodríguez, E., & Aceñolaza, P. G. (2013). Modelado de la distribución espacial de árboles exóticos invasores (AEI) en el Parque Nacional Pre-Delta (Entre Ríos, Argentina). *Multequina*, 22(1), 3-13.
- Trabucco, A., Zomer, R. J., Bossio, D. A., van Straaten, O., & Verchot, L. V. (2008). Climate change mitigation through afforestation/reforestation: a global analysis of hydrologic impacts with four case studies. *Agriculture, ecosystems & environment*, 126(1), 81-97.
- Urcelay, C., Longo, S., Geml, J., Tecco, P. A., & Nouhra, E. (2017). Co-invasive exotic pines and their ectomycorrhizal symbionts show capabilities for wide distance and altitudinal range expansion. *Fungal Ecology*, 25, 50-58.
- Van Dijk, A. I., & Keenan, R. J. (2007). Planted forests and water in perspective. *Forest Ecology and Management*, 251:1-9
- Van Stan, J. T., & Levia, D. F. (2010). Inter-and intraspecific variation of stemflow production from *Fagus grandifolia* Ehrh.(American beech) and *Liriodendron tulipifera* L.(yellow poplar) in relation to bark microrelief in the eastern United States. *Ecohydrology*, 3(1), 11-19.

- Van Wilgen, B. W., Reyers, B., Le Maitre, D. C., Richardson, D. M., & Schonegevel, L. (2008). A biome-scale assessment of the impact of invasive alien plants on ecosystem services in South Africa. *Journal of Environmental Management*, *89*(4), 336-349.
- Vera, C., Baez, J., Douglas, M., Emmanuel, C. B., Marengo, J., Meitin, J., ... & Salio, P. (2006). The South American low-level jet experiment. *Bulletin of the American Meteorological Society*, *87*(1), 63-77.
- Vilà, M., & Hulme, P. E. (Eds.). (2017). Impact of biological invasions on ecosystem services. Springer, Berlin.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., ... & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, *14*(7), 702-708.
- Vilà, M., Rohr, R. P., Espinar, J. L., Hulme, P. E., Pergl, J., Le Roux, J. J., ... & Pyšek, P. (2015). Explaining the variation in impacts of non-native plants on local-scale species richness: the role of phylogenetic relatedness. *Global Ecology and Biogeography*, *24*(2), 139-146.
- Vogelmann, E. S., Reichert, J. M., Prevedello, J., Awe, G. O., & Mataix-Solera, J. (2013). Can occurrence of soil hydrophobicity promote the increase of aggregates stability?. *Catena*, *110*, 24-31.
- Wang, X. P., Wang, Z. N., Berndtsson, R., Zhang, Y. F., & Pan, Y. X. (2011). Desert shrub stemflow and its significance in soil moisture replenishment. *Hydrology and Earth System Sciences*, *15*(2), 561.
- Wang, X. P., Zhang, Y. F., Hu, R., Pan, Y. X., & Berndtsson, R. (2012). Canopy storage capacity of xerophytic shrubs in Northwestern China. *Journal of Hydrology*, *454*, 152-159.
- Wang, X. P., Zhang, Y. F., Wang, Z. N., Pan, Y. X., Hu, R., Li, X. J., & Zhang, H. (2013). Influence of shrub canopy morphology and rainfall characteristics on stemflow within a revegetated sand dune in the Tengger Desert, NW China. *Hydrological Processes*, *27*(10), 1501-1509.
- Whitford, W. G., Anderson, J., & Rice, P. M. (1997). Stemflow contribution to the 'fertile island' effect in creosotebush, *Larrea tridentata*. *Journal of Arid Environments*, *35*(3), 451-457.

- Wilcox, B. P., Breshears, D. D., & Turin, H. J. (2003). Hydraulic conductivity in a pinon-juniper woodland. *Soil Science Society of America Journal*, 67(4), 1243-1249.
- Winter, M., Kühn, I., Nentwig, W., & Klotz, S. (2008). Spatial aspects of trait homogenization within the German flora. *Journal of biogeography*, 35(12), 2289-2297.
- Wittenberg, H., & Sivapalan, M. (1999). Watershed groundwater balance estimation using streamflow recession analysis and baseflow separation. *Journal of hydrology*, 219(1), 20-33.
- Xiao, J., & Moody, A. (2004). Photosynthetic activity of US biomes: responses to the spatial variability and seasonality of precipitation and temperature. *Global Change Biology*, 10(4), 437-451.
- Zalba, S. M., & Villamil, C. B. (2002). Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological invasions*, 4(1-2), 55-72.
- Zamora Nasca, L., Montti, L., Grau, R., & Paolini, L. (2014). Efectos de la invasión del ligustro, *Ligustrum lucidum*, en la dinámica hídrica de las Yungas del noroeste Argentino. *Bosque*, 35(2), 195-205.
- Zavaleta, E. (2000). Valuing ecosystem services lost to *Tamarix* invasion in the United States. *Invasive species in a changing world*, 261-300.
- Zeballos, S. R., Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Cabido, M., Whitworth-Hulse, J. I., & Gurvich, D. E. (2014b). Do alien and native tree species from Central Argentina differ in their water transport strategy?. *Austral Ecology*, 39(8), 984-991.
- Zeballos, S. R., Tecco, P. A., Cabido, M., & Gurvich, D. E. (2014a). Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en montañas del centro de Argentina: su relación con factores ambientales locales. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1673-1681.
- Zhang, L., Dawes, W. R., & Walker, G. R. (2001). Response of mean annual evapotranspiration to vegetation changes at catchment scale. *Water resources research*, 37(3), 701-708.
- Zhang, L., Dawes, W.R. & Walker, G.R. 1999. Predicting the effect of vegetation changes on catchment average water balance. *Technical Report No. 99/12*. Monash University, Victoria, Australia
- Zhang, Y. F., Wang, X. P., Hu, R., Pan, Y. X., & Paradeloc, M. (2015). Rainfall partitioning into throughfall, stemflow and interception loss by two xerophytic shrubs within a



- rain-fed re-vegetated desert ecosystem, northwestern China. *Journal of hydrology*, 527, 1084-1095.
- Zhang, Y. F., Wang, X. P., Hu, R., Pan, Y. X., & Zhang, H. (2013). Stemflow in two xerophytic shrubs and its significance to soil water and nutrient enrichment. *Ecological research*, 28(4), 567-579.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., & Belgrano, M. J. (2008). *Catalogue of the vascular plants of the southern cone (Argentina, southern Brazil, Chile, Paraguay and Uruguay). Volume 2: Dicotyledoneae: Acanthaceae-Fabaceae (Abarema-Schizolobium)*. Missouri botanical garden Press.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. Gail M, Krickeberg K, Samet JM, Tsiatis A, Wong W, editors. *New York, NY: Spring Science and Business Media*.

## Anexos

**Anexo 1.1.** Lista de especies registradas en sitios de bosques nativos y dominados por *Ligustrum* en Sierras Chicas. Abreviatura, forma de vida y status. A: árboles, AR: arbustos, H: hierbas (agrupando hierbas anuales, hierbas perennes caducifolias, hierbas perennes siempre-verdes), G: gramíneas (agrupando graminoides y gramíneas en mata), E: enredaderas, HE: helechos, EP: epífitas y C: cactáceas (agrupando cactáceas columnares, globulares y opuntioides). N: status nativa y E: status exótica.

Lista de especies	Abreviatura	Forma de vida	Status
<i>Abutilon grandifolium</i>	Abugra	AR	N
<i>Acacia caven</i>	Acacav	AR	N
<i>Acalypha communis</i>	Acacom	H	N
<i>Acalypha poiretii</i>	Acapoi	H	N
<i>Acacia praecox</i>	Acapra	AR	N
<i>Aloysia gratisima</i>	Alogra	AR	N
<i>Amphilophium cynanchoides</i>	Ampcyn	E	N
<i>Anemia australis</i>	Aneaus	HE	N
<i>Anredera cordifolia</i>	Anrcor	E	N
<i>Asparagus setaceus</i>	Aspset	E	E
<i>Aspidosperma quebracho blanco</i>	Aspque	A	N
<i>Berberis ruscifolia</i>	Berrus	AR	N
<i>Bidens pilosa</i>	Bidpil	H	N
<i>Bidens subalternans</i>	Bidsub	H	N
<i>Caesalpinia gilliesi</i>	Caegil	AR	N
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	Carhal	E	N
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	Celehr	A	N
<i>Cestrum parqui</i>	Cespar	AR	N
<i>Chaptalia nutans</i>	Chanut	H	N
<i>Chiropetalum griseum</i>	Chigri	H	N

<i>Chloris sp.</i>	Chl	G	N
<i>Clematis montevidensis</i>	Clemon	E	N
<i>Cologania broussonetii</i>	Colbro	E	N
<i>Colletia spinosissima</i>	Colspi	AR	N
<i>Commelina erecta</i>	Comere	H	N
<i>Condalia buxifolia</i>	Conbux	A	N
<i>Croton lachnostachyus</i>	Crolac	AR	N
<i>Cyclopogon elatus</i>	Cycela	H	N
<i>Cynoglossum amabile</i>	Cynama	H	E
<i>Cyperus aggregatus</i>	Cypagg	G	N
<i>Cyperus incomtus</i>	Cypinc	G	N
<i>Dichondra sericea</i>	Dicser	H	N
<i>Dicliptera squarrosa</i>	Dicsqu	H	N
<i>Ditassa burchellii</i>	Ditbur	E	N
<i>Dolichandra cynanchoides</i>	Dolcyn	E	N
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	Dolung	E	N
<i>Doryopteris concolor</i>	Dorcon	HE	N
<i>Duchesnea indica</i>	Ducind	H	E
<i>Ephedra triandra</i>	Ephtri	AR	N
<i>Euphorbia acerensis</i>	Eupace	H	N
<i>Euphorbia dentata</i>	Eupden	H	N
<i>Eupatorium hookerianum</i>	Euphoo	AR	N
<i>Galium latoramosum</i>	Gallat	E	N
<i>Galinsoga parviflora</i>	Galpar	H	N
<i>Galium richardianum</i>	Galric	E	N
<i>Geoffrea decorticans</i>	Geodec	A	N
<i>Gleditsia triacanthos</i>	Gletri	A	E

<i>Gouinia latifolia</i>	Goulat	G	N
<i>Heliotropium amplexicaule</i>	Helamp	H	N
<i>Heterosperma ovatifolium</i>	Hetova	H	N
<i>Hyptis mutabilis</i>	Hypmut	H	N
<i>Ipomoea purpurea</i>	Ipopur	E	N
<i>Ipomoea rubriflora</i>	Iporub	E	N
<i>Iresine diffusa</i>	Iredif	H	N
<i>Janusia guaranitica</i>	Jangua	E	N
<i>Jarava pseudoichu</i>	Jarpse	G	N
<i>Kageneckia lanceolata</i>	Kaglan	AR	N
<i>Lantana balansae</i>	Lanbal	AR	N
<i>Lantana camara</i>	Lancam	AR	N
<i>Leonurus japonicus</i>	Leojap	H	N
<i>Lepechinia floribunda</i>	Lepflo	AR	N
<i>Ligustrum lucidum</i>	Ligluc	A	E
<i>Lithraea molleoides</i>	Litmol	A	N
<i>Lorentzianthus viscidus</i>	Lorvis	AR	N
<i>Lycium cestroides</i>	Lycces	AR	N
<i>Malvastrum coromandelianum</i>	Malcor	H	N
<i>Manihot grahamii</i>	Mangra	A	N
<i>Mandevilla laxa</i>	Manlax	E	N
<i>Mandevilla pentlandiana</i>	Manpen	E	N
<i>Melia azedarach</i>	Melaze	A	E
<i>Minthostachys verticillata</i>	Minver	AR	N
<i>Morus alba</i>	Moralb	A	E
<i>Oplismenus hirtellus</i>	Oplhir	G	N
<i>Opuntia salmiana</i>	Opusai	CC	N

<i>Passiflora caerulea</i>	Pascae	E	N
<i>Passiflora morifolia</i>	Pasmor	E	N
<i>Pavonia revoluta</i>	Pavrev	AR	N
<i>Philibertia gilliesii</i>	Phigil	E	N
<i>Phyllanthus ramillosus</i>	Phyram	H	N
<i>Pleopeltis pinnatifida</i>	Plepin	HE	N
<i>Porlieria microphylla</i>	Pormic	AR	N
<i>Prosopis alba</i>	Proalb	A	N
<i>Pseudoabutilon virgatum</i>	Psevir	H	N
<i>Rhynchosia edulis</i>	Rhyedu	E	N
<i>Rivinia humilis</i>	Rivhum	H	N
<i>Ruprechtia apetala</i>	Rupape	A	N
<i>Salpichroa origanifolia</i>	Salori	H	N
<i>Schinus fasciculatus</i>	Schfas	AR	N
<i>Sebastiania commersoniana</i>	Sebcom	A	N
<i>Setaria oblongata</i>	Setobl	G	N
<i>Setaria pampeana</i>	Setpam	G	N
<i>Sida dictyocarpa</i>	Siddic	H	N
<i>Sida rhombifolia</i>	Sidrho	H	N
<i>Sida spinosa</i>	Sidspi	H	N
<i>Solanum argentinum</i>	Solarg	AR	N
<i>Solanum chacöense</i>	Solcha	H	N
<i>Solanum chenopodioides</i>	Solche	AR	N
<i>Solanum palinacanthum</i>	Solpal	H	N
<i>Solanum pseudocapsicum</i>	Solpse	AR	N
<i>Sonchus oleraceus</i>	Sonole	H	E
<i>Talinum paniculatum</i>	Talpan	H	E

<i>Tillandsia sp</i>	Til	EP	N
<i>Tillandsia capillaris</i>	Tilcap	EP	N
<i>Tragia geraniifolia</i>	Trager	H	N
<i>Ulmus pumilia</i>	Ulpum	A	E
<i>Zanthoxylum coco</i>	Zancoc	A	N
<i>Zinnia peruviana</i>	Zinper	H	N

**Anexo 1.2.** Coeficientes de variación de Carbono total (C), Nitrógeno total (N), relación Carbono/ Nitrógeno (C/N), Fósforo disponible (P disp), cationes intercambiables ( $Mg^{2+}$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $K^+$ ), pH y conductividad eléctrica (CE) en los bosques nativos (barras gris claro) y bosques de *Ligustrum* (barras gris oscuro).

