

LOS ÁRBOLES EXÓTICOS INVASORES ALTERAN LA TASA DE DESCOMPOSICIÓN DE LA HOJARASCA

Pilar Castro Díez¹, Noelia González Muñoz¹ y Álvaro Alonso Fernández²

¹Dpto. Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Alcalá de Henares. Campus universitario. 28871-ALCALÁ DE HENARES (Madrid, España). Correo electrónico: mpilar.castro@uah.es

²Aquatic Ecology and Water Quality Management Group, University of Wageningen, Lumen (building 100). PO Box 47. 6700 AA WAGENINGEN (The Netherlands).

Resumen

Las plantas exóticas invasoras pueden alterar la dinámica de nutrientes de los ecosistemas, ya sea alterando la calidad y cantidad de hojarasca aportada al suelo (efecto directo), o modificando la actividad microbiana de los suelos que reciben esos aportes (efecto indirecto). El objetivo de este trabajo fue: 1) comparar la dinámica de descomposición de la hojarasca entre pares de árboles (exótico y nativo) que comparten hábitat (*Ailanthus altissima* versus *Ulmus minor* y *Robinia pseudacacia* versus *Fraxinus angustifolia*), y 2) evaluar el efecto del dosel sobre la actividad descomponedora de los suelos. Para ello se dispusieron cantidades conocidas de hojarasca de las cuatro especies en bolsas de malla y se dejaron descomponer desde diciembre de 2006 hasta junio de 2007 bajo los doseles de las dos especies comparadas. Los resultados muestran que en un caso la hojarasca de la especie exótica se descompuso más rápido que la de la nativa (*Ailanthus* > *Ulmus*) y en el otro ocurrió lo contrario (*Fraxinus* > *Robinia*). Respecto al dosel, en el primer caso la descomposición fue más rápida bajo la especie que se descompuso más rápido (*Ailanthus* > *Ulmus*), mientras que en el otro ocurrió lo contrario (*Robinia* > *Fraxinus*). En conclusión, no podemos hablar de un efecto único: en el primer caso, la sustitución de *Ulmus* por *Ailanthus* aceleraría el ciclo de los nutrientes, mientras que en segundo, sustitución de *Fraxinus* por *Robinia*, los efectos indirectos (mediados por la actividad de la comunidad edáfica) podrían compensar los efectos directos (debidos a la calidad de la hojarasca).

Palabras clave: *Especie exótica invasora*, *Tasa descomposición de hojarasca*, *Efectos indirectos*, *Ailanthus*, *Robinia*, *Fraxinus*, *Ulmus*

INTRODUCCIÓN

Las actividades humanas contribuyen al desplazamiento de muchas especies, haciendo que se enfrenten a situaciones ambientales para las que no han sufrido un proceso de adaptación por selección natural (CARLTON, 1999). Aunque muchas de ellas no sobreviven, algunas muestran una capacidad extraordinaria de propagación, convirtiéndose en invasoras. En los ecosistemas la invasión de plantas exóticas

puede alterar, entre otros procesos, los ciclos biogeoquímicos (ALLISON & VITOUSEK, 2004; DUKES & MOONEY, 1999). Los estudios sobre este aspecto realizados en diversos lugares del planeta muestran efectos dispares: en unos casos la invasión aumenta la disponibilidad de nutrientes minerales en el suelo (MACK, 2003; VANDERHOEVEN et al., 2005), mientras que en otros ocurre lo contrario (EVANS et al., 2001; GRIFFITHS et al., 2005). Tales efectos pueden estar mediados por alteraciones de la calidad y

cantidad de hojarasca aportada al suelo por las nuevas especies (efecto directo), o por la actividad microbiana de los suelos, que también puede ser alterada por la calidad de la hojarasca (efecto indirecto). Hasta el momento no conocemos estudios que evalúen el efecto de las plantas invasoras sobre la descomposición de la hojarasca, distinguiendo ambos efectos.

En el interior de la Península Ibérica los principales corredores de dispersión de plantas exóticas son márgenes de ríos y de infraestructuras viarias (SANZ ELORZA *et al.*, 2004). Algunas de las especies que están sustituyendo a las nativas en estos ambientes poseen propiedades inexistentes en los árboles nativos, como la capacidad de fijación de nitrógeno atmosférico de *Robinia pseudoacacia*, o la posesión de compuestos herbicidas, como la ailantona de *Ailanthus altissima* (HEISEY & HEISEY, 2003). Por ello, cabe esperar que estas especies modifiquen la disponibilidad de nutrientes en los suelos que invaden, ya sea mediante efectos directos o indirectos sobre la descomposición de la hojarasca.

El objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos de la invasión de dos árboles exóticos invasores en el centro de la península ibérica (*Ailanthus altissima* y *Robinia pseudoacacia*) sobre la tasa de descomposición de la hojarasca, distinguiendo los efectos directos. Para ello comparamos: 1) la dinámica de descomposición de la hojarasca de ambas especies con la de otras nativas que ocupan un hábitat similar (*Ulmus minor* y *Fraxinus angustifolia*, respectivamente) y 2) la velocidad de descomposición de la hojarasca de cada especie cuando se dispone bajo su propio dosel y bajo el dosel de la especie con que se compara. Esperamos que *Robinia* mues-

tre efectos positivos sobre la descomposición de la hojarasca, tanto directos como indirectos, debido al mayor contenido de N en hojas esperable en una especie con capacidad de fijar N atmosférico. Por otro lado, esperamos que la descomposición bajo el dosel de *Ailanthus* ralentice la descomposición debido a la presencia de ailantona en su corteza.

MATERIAL Y MÉTODOS

En las proximidades de los tramos medios y bajos de los ríos Henares y Torote (Provincias de Madrid y Guadalajara) se buscaron cuatro localidades con poblaciones próximas y desarrolladas en el mismo tipo de suelo, de *Ailanthus altissima* y *Ulmus minor*, y otras cuatro con poblaciones de *Robinia pseudoacacia* y *Fraxinus angustifolia* (Tabla 1). En estas localidades se recolectaron hojas senescentes (recién caídas, o que se desprendían al tocarlas) de 10 individuos de cada especie. La hojarasca de cada especie se homogeneizó y se dejó secar al aire varios días. De este pool se obtuvieron cuatro réplicas por especie para analizar el contenido en N de la hojarasca. Cada muestra se molió hasta un tamaño de partícula ≤ 1 mm y se analizó su contenido en N mediante un analizador Kjeldahl (Gerhardt, Vapodest 50).

Se prepararon 64 bolsas de malla mosquitera (1 mm de luz) por especie y en cada una se introdujo una cantidad de en torno a 1 g de hojas enteras y sin doblar. Con las hojas restantes se estimó el porcentaje de humedad, a partir de la diferencia entre el peso seco al aire y el peso seco tras 48 h en la estufa a 60°C. Esta proporción se uti-

Localidad	Especies	Latitud (N)	Longitud (W)
1. Cabanillas	A-U	40° 38'	3° 11'
2. Chiloeches	A-U	40° 34'	3° 9'
3. Mejorada	A-U	40° 24'	3° 29'
4. Encín 1	A-U	40° 31'	3° 17'
5. Encín 2	R-F	40° 30'	3° 18'
6. Jardín Botánico	R-F	40° 30'	3° 20'
7. Campus-Canaleja	R-F	40° 30'	3° 18-20'
8. Ribera Torote	R-F	40° 31-34'	3° 21-24'

Tabla 1. Localidades en las que se ha realizado el ensayo de descomposición, indicando el par de especies que se compara (A-*Ailanthus altissima*, U-*Ulmus minor*, R-*Robinia pseudoacacia*, F-*Fraxinus angustifolia*), así como la latitud y longitud del lugar

lizó para estimar el peso seco inicial de cada una de las bolsitas. Entre el 4 y el 12 de diciembre de 2006 las bolsitas de descomposición se repartieron entre las cuatro localidades, disponiendo en cada una ocho muestras bajo el dosel de la propia especie y otras ocho bajo el dosel de la especie con que se compara. Las bolsitas fueron cubiertas con una malla de 1 cm de luz clavada al suelo, para evitar que fueran movidas por el viento o por animales, y todo ello se cubrió con hojarasca de los alrededores. En primavera (20 abril 2007) se recogió la mitad de las bolsitas (cuatro réplicas por especie y dosel) y en verano (26 junio 2007) la otra mitad. En ambos casos el material que quedaba dentro de cada bolsa se pesó tras ser secado en la estufa (48 h 60° C) y se estimó el porcentaje de pérdida de peso seco en cada estación. Asimismo se tomaron muestras del suelo de cada uno de los lugares donde se dispusieron las bolsitas en primavera (20 de abril y 21 de mayo) y verano (26 de junio) con el fin de obtener el porcentaje de humedad del suelo (peso fresco-peso seco/peso fresco). En octubre de 2007 se recogieron cinco hojas verdes de ocho individuos por cada especie. Su área se midió en fresco (Delta-T Image Analysis) y se secaron en la estufa 48 h a 60°C. La masa específica foliar (MEF) se calculó como el cociente entre el peso seco y el área de las hojas.

Los efectos de las plantas invasoras se analizaron comparando cada una con su par nativo (*Ailanthus* frente a *Ulmus* y *Robinia* frente a *Fraxinus*). Mediante un ANOVA de una vía se

comparó el contenido inicial de N de la hojarasca y la masa específica foliar entre las dos especies de cada par. Los efectos del tipo de hojarasca y del dosel bajo que se descompone sobre el porcentaje de pérdida de peso de la hojarasca entre el inicio y la primera cosecha ($-\Delta PS_{0,1}$) y entre el inicio y la segunda cosecha ($-\Delta PS_{0,2}$) se analizaron con un ANCOVA de dos vías, utilizando la humedad del suelo como covariable (la de abril para $-\Delta PS_{0,1}$ y la de junio para $-\Delta PS_{0,2}$). En algunos casos las variables fueron transformadas con logaritmo para conseguir la homogeneidad de varianzas (Levenne $p > 0.05$). Por último, se comparó la humedad del suelo bajo el dosel de las dos especies mediante una t-Student para muestras pareadas, utilizando los sitios y las fechas de muestreo como réplicas. Todos los análisis se realizaron con SPSS 15.0.

RESULTADOS

El porcentaje de humedad en el suelo tendió a ser ligeramente mayor bajo el dosel de *Ulmus* que bajo el de *Ailanthus*, con la excepción de la localidad de Chiloeches (Tabla 2). Sin embargo la diferencia no fue significativa ($t = 1,707$; $P = 0,116$). En el otro par de especies, la humedad fue significativamente mayor bajo el dosel de *Fraxinus* que bajo *Robinia* (Tabla 2, $t = 5,253$, $P < 0,001$). MEF fue mayor en *Ulmus* que en *Ailanthus*, y similar entre *Fraxinus* y *Robinia*. El contenido de N de la hojarasca fue

Fecha	Localidad	Dosel		Localidad	Dosel	
		<i>Ailanthus</i>	<i>Ulmus</i>		<i>Robinia</i>	<i>Fraxinus</i>
Abril	Cabanillas	21,69	21,69	Jardín Botánico	15,71	20,56
Mayo		22,02	22,02		16,62	22,28
Junio		12,74	12,37		10,21	11,80
Abril	Chiloeches	15,37	19,76	Campus-Canaleja	11,56	16,64
Mayo		15,11	22,18		15,48	18,83
Junio		8,46	15,14		6,12	9,69
Abril	Encín 1	30,27	31,82	Encín-2	21,13	24,41
Mayo		26,00	29,53		22,66	24,40
Junio		18,93	22,03		14,22	16,15
Abril	Mejorada	15,81	16,41	Ribera Torote	17,87	20,72
Mayo		17,99	19,04		18,75	21,58
Junio		10,51	4,18		15,75	14,17

Tabla 2. Porcentaje de humedad de muestras de suelo tomadas en tres meses consecutivos bajo el dosel de cada una de las especies estudiadas en las cuatro localidades en que se estudió cada par

similar en el primer par de especies, pero mayor en *Robinia* que en *Fraxinus* (Tabla 3)

La hojarasca de la exótica *Ailanthus* se descompuso más deprisa que la de *Ulmus*, siendo la diferencia más patente cuanto más largo fue el periodo de estudio. En el segundo par de especies fue la especie nativa (*Fraxinus*) la que se descompuso más deprisa que la de la exótica (*Robinia*), con una diferencia altamente significativa en ambos periodos (Figura 1, Tabla 4). En las dos comparaciones el efecto del dosel solo se manifestó en el periodo más largo (diciembre-junio) (Tabla 4). En el primer par de especies la descomposición de ambas fue más rápida bajo

Ailanthus que bajo *Ulmus*. En el segundo par la descomposición fue más rápida bajo *Robinia* que bajo *Fraxinus*, aunque esta diferencia fue más notable para la hojarasca de *Robinia* (Figura 1, Tabla 4).

DISCUSIÓN

La velocidad de descomposición de la hojarasca en un ecosistema depende de propiedades físico-químicas de las propias hojas (COTRUFO et al., 1994), así como de las propiedades del ambiente en que se produce la descomposición

	<i>Ailanthus</i>	<i>Ulmus</i>	Sign	<i>Robinia</i>	<i>Fraxinus</i>	Sign
MEF (mg/cm ²)	7,91±0,22	11,75±0,46	***	7,28±0,51	8,65±0,61	ns
N hojarasca (mg/g)	9,35±0,93	10,19±1,19	ns	13,25±0,43	8,22±0,56	***

Tabla 3. Comparación de la masa específica foliar de hojas verdes (MEF) y del contenido de nitrógeno de la hojarasca al inicio del experimento entre ambos pares de especies (ANOVA de una vía). ns- $p > 0.05$; * $0.05 > p > 0.01$; ** $0.01 > p > 0.001$; *** $p < 0.001$

	<i>Ailanthus-Ulmus</i>		<i>Robinia-Fraxinus</i>	
	$-\Delta PS_{0-1}$	$-\Delta PS_{0-2}$	$-\Delta PS_{0-1}$	$-\Delta PS_{0-2}$
% humedad suelo	0,385	0,247	0,075	0,006
Especie (Sp)	0,047	0,000	0,000	0,000
Dosel (D)	0,477	0,006	0,340	0,000
Sp x D	0,511	0,797	0,398	0,034

Tabla 4. Efectos directos (especie) e indirectos (dosel) sobre la pérdida de peso de la hojarasca entre diciembre y abril ($-\Delta PS_{0-1}$) y entre diciembre y junio ($-\Delta PS_{0-2}$). Los valores corresponden a la significación de los factores según un ANCOVA de dos vías, en el que se utiliza el % de humedad del suelo como covariable

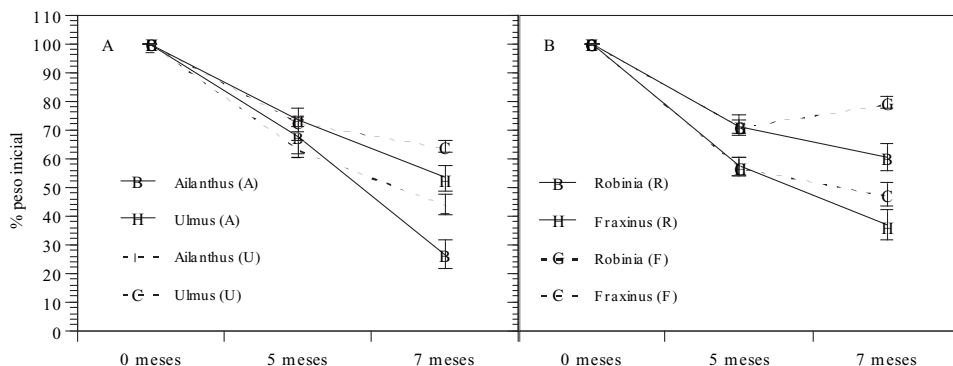


Figura 1. Comparación del porcentaje del peso inicial de la hojarasca entre especies a los cinco y a los siete meses de ser dispuestas en el campo bajo dos doseles (indicado por la letra entre paréntesis: A-Ailanthus, U-Ulmus, R-Robinia, F-Fraxinus)

(GALLARDO, 2001). Ambos aspectos pueden ser modificados por la sustitución de especies vegetales nativas por otras exóticas, con las consiguientes repercusiones sobre el ciclo de nutrientes.

La mayor velocidad de descomposición de la exótica *Ailanthus* con respecto a *Ulmus* podría explicarse por su menor MEF, ya que éste se relaciona positivamente con la proporción de tejidos esclerosados en la lámina (CASTRO-DÍEZ et al., 2000), con la dureza de la hoja (CHOONG et al., 1992) y con la velocidad de descomposición (CORNELISSEN et al., 1999; CORNELISSEN & THOMPSON, 1997). A pesar de que MEF suele ser inversamente proporcional al contenido de N de las hojas (CASTRO-DÍEZ et al., 2000), la hojarasca de ambas especies mostró similar concentración de N. Ello puede ser debido a que las hojas verdes no difieren en N, o a que *Ailanthus* recupera una mayor proporción de N foliar antes de la abscisión. En el segundo par, la hojarasca de la nativa *Fraxinus* fue la que, en contra de nuestra hipótesis, se descompuso más rápido, a pesar del mayor contenido de N y de tener una MEF similar a la de *Robinia*. Ello sugiere que la hojarasca de esta última posee algún tipo de compuesto recalcitrante difícil de descomponer (KUITERS, 1990).

Los efectos del dosel sobre la descomposición tardaron más tiempo en manifestarse que los efectos de la calidad de la hojarasca. Ello probablemente se debe a que el dosel afecta más a los microorganismos que intervienen en etapas más tardías del proceso de descomposición, mientras que los invertebrados edáficos, responsables de la fragmentación inicial podrían verse menos afectados. Estos efectos del dosel mostraron tendencias opuestas en los dos casos estudiados. En el primero, la especie cuya hojarasca se descompuso más rápido (*Ailanthus*) también hizo que la descomposición bajo su dosel fuera más rápida, de manera que los efectos directos e indirectos de esta especie actúan en la misma dirección, acelerando el ciclo de los nutrientes. Ello contradice nuestra hipótesis inicial, que esperaba un efecto negativo del dosel de esta especie, debido a su aporte al suelo de ailantona, sustancia con efecto herbicida (HEISEY & HEISEY, 2003). Nuestro resultado sugiere que, o bien el aporte de ailantona es insignificante o bien no perjudica a la comunidad descomponedora. Por el contrario, la mayor facilidad de des-

composición de la hojarasca de *Ailanthus* aumentaría la disponibilidad de nutrientes para la comunidad microbiana, cuyo desarrollo a menudo está limitado por este recurso (GALLARDO, 2001). En el segundo par comparado, la descomposición bajo *Robinia*, cuyas hojas se descompusieron más despacio, fue más rápida que bajo *Fraxinus*. Ello sugiere que, a pesar de su lenta descomposición, la hojarasca de *Robinia* favorece a la comunidad microbiana al aportar al suelo una mayor cantidad de N que se libera lentamente. Por tanto, en este caso los efectos directos e indirectos de *Robinia* sobre la velocidad del ciclado de nutrientes actúan en direcciones opuestas.

Los resultados de este estudio indican que no se pueden realizar predicciones generales sobre los efectos que de la invasión de árboles exóticos sobre el ciclo de nutrientes, ya que cada caso depende de la especie que invada y de la especie desplazada. Así, la sustitución de *Ulmus* por *Ailanthus* aceleraría el ciclado de los nutrientes, mientras que los efectos de la sustitución de *Fraxinus* por *Robinia* dependerán del balance entre los efectos directos e indirectos, ya que ambos actúan en direcciones opuestas.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por los proyectos de la DGICYT CGL2004-04884-CO2-01-BOS, AGL2004-00536/FOR y CGL2007-61873/BOS. N. González ha sido financiada por una beca de Introducción a la Investigación del MEC y A. Alonso por una beca postdoctoral del MEC. Los análisis han sido realizados en Nutrilab-URJC, en el seno de la red REMEDINAL.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLISON, S.D. & VITOUSEK, P.M.; 2004. Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawai. *Oecologia* 141: 612-619.
- CARLTON, J.T.; 1999. A journal of biological invasions. *Biological Invasions* 1: 1-1.
- CASTRO-DÍEZ, P.; PUYRAVAUD, J.P. & CORNELISSEN, J.H.C.; 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area

- variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 124: 476-486.
- CORNELISSEN, J.H.C.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GRIME, J.P.; MARZANO, B.; CABIDO, M.; VENDRAMINI, F. & CERABOLINI, B.; 1999. Leaf structure and defense control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytol.* 143: 191-200.
- CORNELISSEN, J.H.C. & THOMPSON, K.; 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytol.* 135: 109-114.
- COTRUFO, M.F.; INESON, P. & ROWLAND, A.P.; 1994. Decomposition of tree leaf litters under elevated CO₂: Effect of litter quality. *Plant Soil* 163: 121-130.
- CHOONG, M.F.; LUCAS, P.W.; ONG, J.S.Y.; PEREIRA, B.; TAN, H.T.W. & TURNER, I.M.; 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlation and ecological implications. *New Phytol.* 121: 597-610.
- DUKES, J.S. & MOONEY, H.A.; 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Tree* 14: 135-139.
- EVANS, R.D.; RIMER, R.; SPERRY, L. & BELNAP, J.; 2001. Exotic Plant Invasion Alters Nitrogen Dynamics in an Arid Grassland. *Ecol. Appl.* 11: 1301-1310.
- GALLARDO, A.; 2001. Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. *En: R. Zamora & F.I. Pugnaire (eds.), Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional: 95-122.* CSIC-AEET. Granada.
- GRIFFITHS, R.; MADRITCH, M. & SWANSON, A.; 2005. Conifer invasion of forest meadows transforms soil characteristics in the Pacific Northwest. *Forest Ecol. Manage.* 208: 347-358.
- HEISEY, R.M. & HEISEY, T.K.; 2003. Herbicidal effects under field conditions of *Ailanthus altissima* bark extract, which contains ailanthone. *Plant Soil* 256: 85-99.
- KUITERS, A.T.; 1990. Role of phenolic substances from decomposing forest litter in plant-soil interactions. *Acta Botany Neerlandica* 39: 329-348.
- MACK, R.N.; 2003. Phylogenetic constraint, absent life forms, and preadapted alien plants: a prescription for biological invasions. *Int. J. Plant Sci.* 164: S183-S196.
- SANZ ELORZA, M.; DANA SÁNCHEZ, E.D. & SOBRINO VESPERINAS, E.; 2004. *Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España.* Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- VANDERHOEVEN, S.; DASSONVILLE, N. & MEERTS, P.; 2005. Increased topsoil mineral nutrient concentrations under exotic invasive plants. *Plant Soil* 275: 169-179.