
LA PLANTA EXÓTICA *Kalanchoe daigremontiana* INCREMENTA EL RESERVORIO Y FLUJO DE CARBONO EN EL SUELO

ILEANA HERRERA, NOEMÍ CHACÓN, SAÚL FLORES, DIANA BENZO,
JOSÉ MARTÍNEZ, BELKIS GARCÍA y JOSÉ I. HERNÁNDEZ-ROSAS

RESUMEN

La invasión por plantas exóticas genera cambios en los reservorios y la dinámica de los nutrientes en el suelo, lo que puede acelerar el proceso de invasión y alterar el funcionamiento de los ecosistemas. *Kalanchoe daigremontiana* es una planta exótica originaria de Madagascar que invade zonas semi-áridas en el norte de Venezuela. El objetivo de este trabajo fue evaluar los cambios generados por la invasión de *K. daigremontiana* sobre los reservorios y flujo de carbono en el suelo. Se colectó aleatoriamente muestras de suelo en sitios invadidos y no invadidos adyacentes al frente de invasión. En cada muestra se estimaron propiedades físicas del suelo tales como textura y contenido de humedad, los reservorios de carbono en el suelo como carbono orgánico y carbono en la

biomasa microbiana, y la respiración del suelo como una medida de la actividad metabólica de los microorganismos y del flujo de carbono a la atmósfera. Los resultados revelan que la invasión por *K. daigremontiana* puede modificar a corto plazo el ciclo de carbono en el suelo. La invasión aumenta el contenido de carbono, la actividad metabólica total de la microbiota del suelo y el flujo de carbono suelo-atmósfera, debido al incremento en la cantidad de energía disponible para los microorganismos del suelo (materia orgánica) y mejores condiciones (humedad) para su actividad. Estos resultados demuestran un mecanismo adicional por el cual *K. daigremontiana* puede convertirse en una invasora exitosa y alterar el funcionamiento del ecosistema receptor.

La sustitución de plantas nativas por especies de plantas exóticas puede modificar la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas como consecuencia de la modificación del microclima (Baruch, 1996; Williams y Baruch, 2000), alteración del ciclaje de nutrientes (Vitousek y Walker, 1989;

Ehrenfeld, 2003), y cambios en la composición de especies (Musil, 1993; Pimm *et al.*, 1995; Yurkonis *et al.*, 2005; Henderson *et al.*, 2006). Aunque se han logrado identificar los impactos ocasionados por plantas invasoras, no hay consenso sobre los mecanismos que los dirigen, ni sobre la magnitud y dirección de tales impactos (Parker *et*

al., 1999; Vilà *et al.*, 2011). Un reciente meta-análisis sugiere que el reservorio y la dinámica de carbono en el suelo tienden a incrementar como consecuencia de las invasiones de plantas (Vilà *et al.*, 2011), pero la magnitud y dirección de los cambios en el reservorio puede variar entre especies y hábitats (Koutika *et al.*, 2007). En particu-

PALABRAS CLAVE / Biomasa microbiana / Carbono / Flujo de Carbono / Invasoras Plantas / *Kalanchoe daigremontiana* / Materia Orgánica / Respiración del Suelo /

Recibido: 07/10/2011. Modificado: 09/12/2011. Aceptado: 09/12/2011.

Ileana Herrera. Licenciada en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV). Doctora en Ciencias, Mención Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Postdoctorante, IVIC, Venezuela. Dirección: Centro de Ecología, IVIC, Apartado 20632, Caracas 1020 A, Venezuela. e-mail: iherrera@ivic.gob.ve

Noemí Chacón. Licenciada en Química, UCV, Venezuela. Doctora en Ciencias, Mención Ecología, IVIC, Venezuela. Investigadora, IVIC, Venezuela.

Saúl Flores. Técnico Superior Universitario en Química, Colegio Universitario Alonso Gamero, Venezuela. Profesional Asociado a la Investigación, IVIC, Venezuela.

Diana Benzo. Licenciada en Química y Magister en Ciencias, Mención Geoquímica, UCV, Venezuela. Profesional Asociado a la Investigación, IVIC, Venezuela.

José Martínez. Licenciado en Biología y Estudiante del Postgrado de Ecología, UCV, Venezuela.

Belkis García. Licenciada en Química, UCV. Profesional Asociado a la Investigación, IVIC, Venezuela.

José I. Hernández-Rosas. Licenciado en Biología y Doctor en Ciencias, Mención Ecología, UCV, Venezuela. Profesor, UCV, Venezuela.

lar, muy poco es conocido acerca de las consecuencias de las invasiones de plantas sobre el ciclo del carbono en ecosistemas tropicales terrestres.

Comprender el impacto ocasionado sobre el ciclo de carbono por plantas invasoras involucra evaluar los cambios en sus reservorios y flujos. Variaciones en el contenido y la dinámica del carbono podrían explicar cómo las plantas invasoras modifican la tasa en que los nutrientes se hacen disponibles (Ehrenfeld, 2003; Laungani y Knops, 2009; Rout y Callaway, 2009) y cómo éstas podrían contribuir con el incremento de CO₂ atmosférico en un escenario de cambio global (Litton *et al.*, 2008). Debido a que los reservorios más grandes de carbono en ecosistemas terrestres se encuentran en el suelo (Schlesinger y Andrews, 2000), pequeños cambios en su flujo del suelo a la atmósfera (respiración del suelo) como resultado de la invasión de plantas podría tener un gran impacto en el ciclo de carbono y la composición atmosférica (Litton *et al.*, 2008).

Kalanchoe daigremontiana (Crassulaceae) es una hierba suculenta semélpara de vida corta, nativa de zonas semiáridas de Madagascar (Hannan-Jones y Playford, 2002; Herrera *et al.* (en prensa). Esta planta tiene alto potencial para invadir ecosistemas semiáridos neotropicales (Herrera y Nassar, 2009). En el Parque Nacional Cerro Saroche, Estado Lara, Venezuela, esta planta tiende a invadir y formar parches monoespecíficos. *K. daigremontiana* podría ser una planta tóxica y nociva para la flora y fauna nativa (Mckenzie y Dunster, 1986; Mckenzie *et al.*, 1987; Nair *et al.*, 1988; Herrera, 2007) y también existen evidencias de que puede modificar algunas propiedades del suelo (Chacón *et al.*, 2009), pero aún se desconocen sus efectos sobre el ciclo de elementos como C, N y P.

Para comprobar que la invasión de *K. daigremontiana* puede causar cambios en el ciclaje de carbono en el suelo, se estimaron algunos parámetros del suelo como humedad, pH y textura, el contenido de carbono asociado a la materia orgánica y a la biomasa microbiana, y la respiración del suelo en sitios invadidos por *K. daigremontiana* y en sitios adyacentes al frente de invasión, con vegetación nativa (arbustal o arbolada con leguminosas) y desprovistos de vegetación. La invasión por *K. daigremontiana* provee un sistema de estudio ideal para probar esta hipótesis, debido a que la vegetación nativa parece estar siendo reempla-

zada por esta planta invasora (Herrera, 2007).

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional 'Cerro Saroche', Estado Lara, región centro-occidental de Venezuela, y en sus alrededores. El parque comprende 32294ha y se halla ubicado entre 10°00' y 10°15'N y entre 69°27' y 69°51'O (Laskowski, 1993). La temperatura media anual es de 27°C y la precipitación media anual varía entre 300 y 600mm, concentrada principalmente en los meses de abril-mayo y octubre-noviembre. El tipo de vegetación predominante es el arbustal xerófilo espinoso (Huber y Alarcón, 1988), en un paisaje predominantemente árido.

Obtención de muestras de suelo

Las muestras de suelo fueron obtenidas, empleando un diseño completamente aleatorio, del horizonte superficial (0-10cm). Dentro de un parche mono-específico de *K. daigremontiana* (sitio KD) con un área de ~9km² se seleccionaron puntos de colecta al azar (n= 8). Para cada uno de estos puntos se ubicaron tres sitios adyacentes: i) sitio dominado por vegetación nativa de bajo porte (SC), ii) sitio dominado por vegetación nativa con árboles de leguminosas (LE), y iii) sitio desprovisto de vegetación (OA). La lista de especies de plantas presentes en cada sitio de vegetación en la localidad de estudio puede revisarse en Chacón *et al.* (2009). En total se recolectaron 32 muestras de suelo provenientes de cuatro sitios.

Las muestras fueron transportadas al laboratorio el mismo día de su recolección, fecha que coincidió con una inusual época de sequía comenzada seis meses antes del muestreo. Cada muestra de suelo fue tamizada (tamiz <2mm) y dividida en tres sub-muestras. Una sub-muestra fue seca para los análisis fisicoquímicos y otra fue refrigerada a 4°C por pocos días para ser usadas en los análisis de respiración. La tercera sub-muestra fue utilizada para estimar la humedad del suelo al día siguiente de la recolecta.

Textura, pH y humedad del suelo

Con el fin de descartar que las diferencias en la tasa de respiración y en los reservorios de carbono

entre sitios obedezcan a variaciones en los parámetros fisicoquímicos del suelo se determinaron la textura, el contenido de humedad y el pH del suelo. El tamaño de partícula se determinó utilizando el método del hidrómetro de Bouyoucos (Day, 1965); el contenido de humedad se obtuvo a partir de una alícuota de suelo fresco (5g) secada en estufa a 65°C durante 48h; y el pH fue medido en una suspensión 1:5 suelo:agua.

Reservorios de carbono en el suelo

El carbono en la biomasa microbiana del suelo se obtuvo por la técnica de fumigación-extracción (Vance *et al.*, 1987; Tate *et al.*, 1988) y se determinó por el método de oxidación de dicromato (Kalembasa y Jenkinson, 1973; Vance *et al.*, 1987; Yeomans y Bremner, 1988). Un factor de corrección K_c= 0,38 fue utilizado para el tratamiento de los datos (Vance *et al.*, 1987). El carbono en la biomasa microbiana fue calculado como la diferencia entre las fracciones extraíbles del suelo fumigado y el control no fumigado. Debido a la incertidumbre asociada a la determinación de la biomasa microbiana por la técnica de fumigación-extracción (Franzluebbers *et al.*, 1999a, b; De-Polli *et al.*, 2007; Liao y Boutton, 2008; Alessi *et al.*, 2011), se estimaron también los valores de carbono a partir del carbono lábil total en las muestras fumigadas sin la sustracción de un control. Este parámetro se ha denominado como el carbono de la biomasa microbiana 'plus' (CBM plus; De-Polli *et al.*, 2007). Los valores de CBM plus tienden a explicar mejor las tasas de los procesos microbianos que los valores netos de biomasa microbiana (Franzluebbers *et al.*, 1999a, b).

El tamaño del reservorio de carbono asociado a la materia orgánica del suelo se determinó usando el método de oxidación húmeda (Walkley y Black, 1934).

Respiración del suelo

La respiración del suelo fue evaluada por la producción de CO₂ bajo incubación aeróbica de las muestras (Stotzky, 1997). Las mediciones de CO₂ se llevaron a cabo todos los días durante la primera semana y, a continuación, cada semana hasta que la cantidad de CO₂ acumulado no varió con el tiempo (~9 semanas). El coeficiente metabólico (qCO₂) se calculó a partir de la relación entre la respira-

ción basal y el carbono en la biomasa microbiana. Se calculó el carbono mineralizado total en cada muestra de suelo como el carbono acumulado que fue liberado como CO₂ durante las nueve semanas del experimento.

Análisis estadísticos

La prueba no paramétrica Kruskal-Wallis fue utilizada para comparar las propiedades físicas, químicas y la contenido y flujo de carbono en el suelo entre los sitios muestreados. Como prueba *a posteriori* se utilizó la prueba U de Mann-Whitney. Este análisis fue realizado utilizando el programa STATISTICA para Windows 6.0 (Statistica, 2001). También, se efectuó un análisis de componentes principales (ACP) para examinar si el reservorio de carbono y la respiración del suelo permiten discriminar entre sitios invadidos y no invadidos. En el ACP se incluyeron algunas variables fisicoquímicas para evaluar la correlación de las mismas con el reservorio de carbono y su flujo del suelo a la atmósfera. El ACP fue realizado utilizando el programa MVSP 3.0 for Windows (Kovach, 1998).

Resultados

Propiedades generales del suelo

De acuerdo con el triángulo textural el suelo de todos los sitios de muestreo fue arcilloso. El porcentaje de arcilla (Tabla I) fue similar ($p > 0,05$) en los suelos bajo *K. daigremontiana* (KD), arbustal nativos (SC) y áreas abiertas (OA), oscilando entre 58 y 65%, pero en el suelo bajo arboles de leguminosas nativos (LE) resultó ser significativamente más bajo (52%; $p < 0,05$).

El contenido de humedad en el suelo bajo *K. daigremontiana* fue significativamente mayor que en los sitios ocupados por la vegetación nativa y en el suelo desnudo. Diferencias en el pH entre el suelo invadido por *K. daigremontiana* y los otros sitios muestreados fueron sólo obtenidas para el sitio ocupado por leguminosas nativas, el cual también mostró menor contenido de arcillas (Tabla I).

TABLA I
PROPIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS GENERALES DEL SUELO EN SITIOS INVADIDOS POR *K. daigremontiana* Y NO INVADIDOS

Variable	KD	SC	LE	OA
Arcilla (%)	62,6 ±2,4 a	58,8 ±1,9 a	52,5 ±1,5b	65,6 ±1,7 a
Arena (%)	7,8 ±2,1 a	10,9 ±0,5 a	16,2 ±1,6b	11,8 ±1,6 a
Limo (%)	29,6 ±2,8 ab	30,2 ±1,8 a	31,2 ±1,6a	22,6 ±1,4 bc
Humedad en el suelo (%)	3,6 ±0,3 a	1,5 ±0,4 b	2,1 ±0,2 b	0,9 ±0,4 b
pH	8,0 ±0,1 ab	7,9 ±0,1 ac	7,7 ±0,1 c	8,1 ±0,1 b

KD: en sitios bajo *K. daigremontiana*, SC: en sitios bajo vegetación nativa de bajo porte, LE: en sitios bajo árboles de leguminosas nativas, y OA: en sitios desprovistos de vegetación (OA). Promedios ±IEE, n=8. Letras diferentes en las columnas de datos indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

La similitud en la clase textural del suelo y el porcentaje de arcilla entre los sitios (KD, SC y OA) son indicativos que el mayor contenido de humedad bajo *K. daigremontiana* es una consecuencia de su establecimiento.

Reservorios de carbono y respiración del suelo

El carbono en la biomasa microbiana del suelo, estimado por la técnica de fumigación-extracción, no mostró diferencias significativas entre los sitios invadidos y sitios con vegetación nativa (Tabla II). El CBM plus en el suelo invadido por *K. daigremontiana* (1078,6 ±163,9mg·kg⁻¹) fue marginalmente mayor ($p = 0,09$) que en el suelo bajo arbustos nativos (685,5 ±162,8mg·kg⁻¹) y significativamente mayor ($p < 0,05$) que en el suelo bajo árboles de leguminosas nativas (444,5 ±72,7mg·kg⁻¹) y sitios desprovistos de vegetación (194,8 ±37,2mg·kg⁻¹). Estos

resultados muestran que no hay evidencias de que la invasión por *K. daigremontiana* modifica la biomasa microbiana en el suelo. El porcentaje de carbono orgánico fue más alto en el suelo invadido por *K. daigremontiana* (3,4 ±0,3%), valores intermedios se obtuvieron en los sitios con árboles de leguminosas nativas (2,4 ±0,2%), y los valores más bajos de carbono orgánico fueron encontrados en el suelo bajo de matorrales nativos (1,6 ±0,3%) y desprovistos de vegetación (2,0 ±0,3%). La relación entre carbono en la biomasa microbiana y carbono orgánico (CBM/CO), que es un índice que permite evaluar las diferencias en la calidad del carbono que ha ingresado al sistema, no fue significativamente diferente entre los cuatro sitios muestreados (Tabla II). Los resultados sugieren que no hay diferencias en la calidad de la materia orgánica incorporada al suelo entre los sitios invadidos por *K. daigremontiana* y los sitios con vegetación nativa.

TABLA II
RESERVORIOS Y FLUJO DE CARBONO EN SITIOS INVADIDOS POR *K. daigremontiana* Y NO INVADIDOS

Variable	KD	SC	LE	OA
CBM (mg·kg ⁻¹)	937,6 ±234,3 a	457,5 ±312,8 ab	623,3 ±157,8 ab	266,9 ±72,7 b
CO (%)	3,4 ±0,3 a	1,6 ±0,3 b	2,4 ±0,2 ab	2,0 ±0,3 b
CBM/CO	0,03 ±0,0007 a	0,05 ±0,04 a	0,02 ±0,0007 a	0,02 ±0,0007 a
CBM plus (mg·kg ⁻¹)	1078,6 ±163,9 a	685,5 ±162,8 ab	444,5 ±72,7 b	194,8 ±37,2 c
RBS (mg CO ₂ ·kg ⁻¹ ·24h ⁻¹)	5,78 ±1,04 a	3,10 ±0,48 b	2,27 ±0,28 b	3,44 ±0,28 b
qCO ₂ (RB/CBM)	0,04 ±0,01 a	0,27 ±0,13 b	0,04 ±0,01 a	0,12 ±0,03b
C min (mg CO ₂ ·kg ⁻¹)	278,6 ±44,2 a	178,3 ±16,4 b	194,7 ±15,9 b	171,1 ±12,4 b

KD: en sitios bajo *K. daigremontiana*, SC: en sitios bajo vegetación nativa de bajo porte, LE: en sitios bajo árboles de leguminosas nativas, y OA: en sitios desprovistos de vegetación (OA). Las variables son CBM: carbono en la biomasa microbiana, CO: carbono orgánico, CBM plus: carbono lábil desde muestras fumigadas, RBS: respiración basal del suelo, qCO₂ coeficiente metabólico, y Cmin: carbono mineralizado acumulado. Promedios ±IEE, n=8. Letras diferentes en las columnas de datos indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

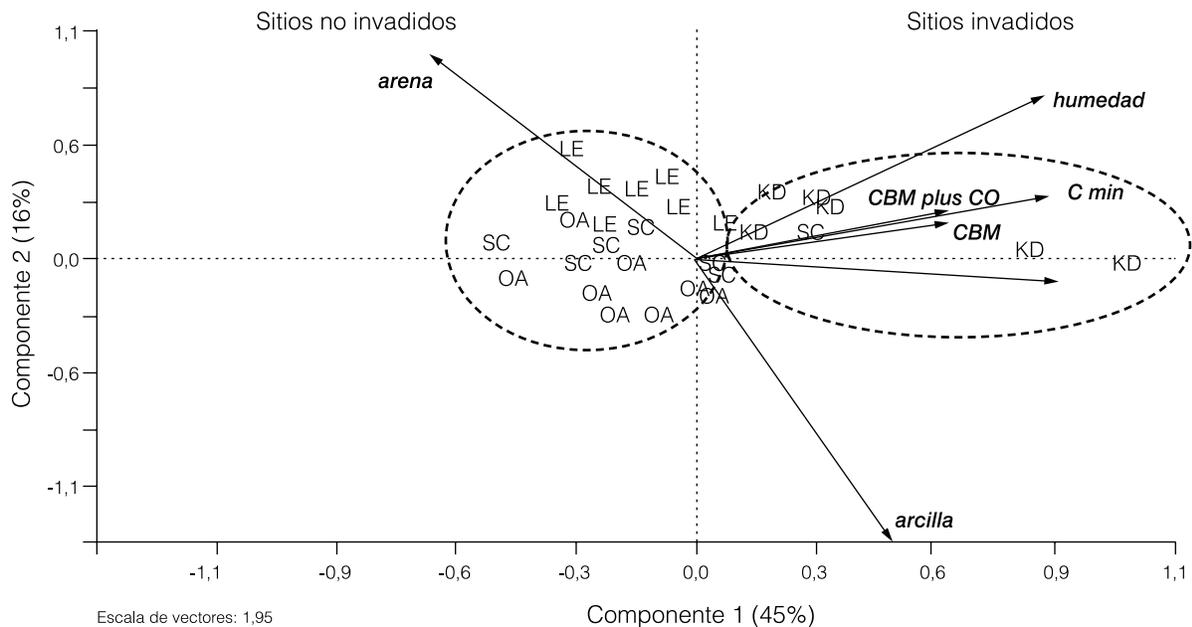


Figura 1. Análisis de componentes principales para algunas de las propiedades del suelo en los cuatro sitios de muestreo (n=8). KD: en sitios bajo *K. daigremontiana*, SC: en sitios bajo vegetación nativa de bajo porte, LE: en sitios bajo árboles de leguminosas nativas, y OA: en sitios desprovistos de vegetación (OA). Las variables son: porcentaje de arena (arena), porcentaje de arcilla (arcilla), porcentaje de humedad (Humedad), carbono orgánico (CO), carbono en la biomasa microbiana (CBM), carbono lábil en muestras fumigadas (CBM plus), respiración basal del suelo (RBS), y carbono mineralizado acumulado (C min).

La respiración basal y el carbono mineralizado total en el sitio invadido por *K. daigremontiana* fueron significativamente mayores que en los no invadidos (Tabla II). La respiración basal del suelo es prácticamente duplicada por la invasión. Esto indica que la invasión por la planta exótica incrementa la actividad metabólica de los microorganismos del suelo y el flujo de carbono del suelo a la atmósfera. El coeficiente metabólico (qCO_2) fue significativamente menor ($p < 0,05$) en el suelo invadido por *K. daigremontiana* y bajo leguminosas nativas que en el suelo con arbustos nativos y desprovisto de vegetación, lo cual revela que la respiración basal por unidad de biomasa microbiana en el suelo es menor en el sitio invadido y bajo leguminosas nativas que en los suelos bajo arbustos nativos y sin vegetación. Así, este resultado permite sugerir que los microorganismos del suelo están menos estresados y son más eficientes en mineralizar la materia orgánica bajo *K. daigremontiana* y árboles nativos de leguminosas.

Discriminación entre los sitios invadidos y no invadidos

El análisis de componentes principales (Figura 1) permitió ordenar cada una de las muestras de suelo recolectadas. Los primeros tres

componentes principales explican 75% de la varianza de los datos. El primer componente explica el 45% de la varianza de los datos y separa los sitios invadidos por *K. daigremontiana* (KD) de los no invadidos (SC, LE y OA). Con base en la matriz de correlación, las variables que más contribuyen con el primer componente son: humedad, carbono orgánico total, respiración basal y cantidad de carbono mineralizado en el suelo. Este análisis evidencia que *K. daigremontiana* incrementa y controla el contenido de carbono orgánico en el suelo, el flujo de carbono del suelo a la atmósfera y la actividad metabólica de la microbiota del suelo.

Discusión

En este estudio se evidenció que el establecimiento de *K. daigremontiana* ejerce un efecto notorio sobre el tamaño y la dinámica de los reservorios de carbono en el suelo. El mayor contenido de humedad y carbono orgánico en el suelo, causados por la invasión por *K. daigremontiana*, parecen incrementar la actividad de los microorganismos del suelo y la eficiencia de los mismos para mineralizar la materia orgánica. Por tanto, la invasión de *K. daigremontiana* podría acelerar la tasa en que los nutrientes del suelo se hacen disponibles, favoreciendo con ello la capacidad de invadir de esta planta.

Diversos trabajos sugieren que las plantas invasoras son exitosas porque tienen la capacidad de modificar el hábitat receptor, haciéndolo peor para las especies nativas o mejor para ellas mismas (D'Antonio y Vitousek, 1992; Ehrenfeld, 2003; Osunkoya y Perrett, 2011). *K. daigremontiana* puede modificar negativamente el hábitat de las especies nativas, pues segrega sustancias alelopáticas que pueden limitar el establecimiento de sus competidores nativos (Herrera, 2007). Además, esta especie potencialmente podría mejorar su hábitat. En este estudio se mostró que los cambios en las condiciones (humedad y hojarasca) en el suelo producidos por la invasión de *K. daigremontiana* tienen el potencial de alterar la actividad metabólica total (respiración del suelo) de los microorganismos del suelo, los cuales son buenos estimadores de la renovación de la materia orgánica.

Tanto la actividad como la biomasa microbiana son principalmente influenciados por el contenido de materia orgánica, la temperatura y humedad del suelo (Stotzky, 1997). Así, el incremento en el contenido de humedad y materia orgánica ocasionados por la invasión de *K. daigremontiana* explica la mayor actividad de los microorganismos encontrada en el suelo bajo el dosel de esta planta exótica. La densa cobertura vegetal y gran producción de hojarasca parecen ser las causas de mayor hume-

dad y materia orgánica bajo *K. daigremontiana*. La cantidad de hojarasca acumulada es mucho mayor sobre el suelo invadido por *K. daigremontiana* que en el suelo bajo vegetación nativa; el suelo bajo esta planta invasora está cubierto por una capa de hojarasca de al menos 2cm. También, la cobertura es mayor que la presente bajo la vegetación nativa, ya que la radiación fotosintéticamente activa (RFA) es disminuida 65% bajo el dosel de esta planta exótica con respecto a la RFA medida bajo el dosel de la vegetación nativa (Herrera, 2007). Se descarta que la biomasa radical producida por *K. daigremontiana* incremente el carbono orgánico en el suelo, porque en un estudio previo se demostró que la biomasa radical de esta planta exótica es similar a la producida por la vegetación nativa (Chacón *et al.*, 2009).

Los resultados permiten proponer que la invasión de *K. daigremontiana* a corto plazo genera un ambiente propicio para el desarrollo de los microorganismos del suelo: mayor energía disponible (materia orgánica) y mejores condiciones de humedad. La alta actividad metabólica ocasionada por este ambiente conlleva a un incremento en la mineralización de carbono en el suelo de los sitios invadidos y, por tanto, potencialmente podría incrementar la disponibilidad de nutrientes, favoreciendo con ello el proceso de invasión.

Identificar el impacto que pueden ocasionar las plantas invasoras sobre el ciclo del carbono es crítico para predecir cómo las especies invasoras podrían afectar el intercambio de carbono entre la atmósfera y los ecosistemas terrestres. El CO₂ liberado por la respiración del suelo es el flujo de CO₂ más importante; a escala global, la respiración del suelo anual produce diez veces más CO₂ que la quema de combustible fósil y la deforestación (Schlesinger y Andrews, 2000). Así, considerando que las especies invasoras cubren grandes superficies, es posible concluir también que los resultados de este trabajo contribuyen a entender cómo el fenómeno de las invasiones de plantas podría favorecer cambios en la composición atmosférica.

REFERENCIAS

- Alessi DS, Walsh DM, Fein JB (2011) Uncertainties in determining microbial biomass C using the chloroform fumigation-extraction method. *Chem. Geol.* 280: 58-64.
- Baruch Z (1996) Ecophysiological aspects of the invasion by African grasses and their impact on biodiversity and function of Neotropical savannas. En Solbrig O, Medina E, Silva J (Eds.) *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes*. Springer. Berlín, Alemania. pp: 79-163.
- Chacón N, Herrera I, Flores S, González JA, Nassar JM (2009) Chemical, physical, and biochemical soil properties and plant roots as affected by native and exotic plants in Neotropical arid zones. *Biol. Fert. Soils* 45: 321-328.
- D'Antonio CM, Vitousek PM (1992) Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 63-87.
- Day PR (1965) Particle fractionation and particle size analysis. En Black CA (Ed.) *Methods of Soil Analysis*. American Society of Agronomy. Madison, WI, EEUU. pp: 545-567.
- De-Polli H, Costantini A, Romaniuk A, Sampaio Pimentel M (2007) Chloroform fumigation-extraction labile C pool (microbial biomass C "plus") shows high correlation to microbial biomass C in Argentinian and Brazilian soils. *Ci. Suelo* 25: 15-22.
- Ehrenfeld J (2003) Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6: 503-523.
- Franzluebbers AJ, Haney RL, Hons FM (1999a) Relationships of chloroform fumigation-incubation to soil organic matter pools. *Soil Biol. Biochem.* 31: 395-405.
- Franzluebbers A, Haney R, Hons F, Zuberer D (1999b) Assessing biological soil quality with chloroform fumigation-incubation: Why subtract a control? *Can. J. Soil Sci.* 79: 521-528.
- Hannan-Jones MA, Playford JP (2002) The biology of Australian Weeds 40. *Bryophyllum* Salisb. species. *Plant Protect. Quart.* 17: 42-57.
- Henderson S, Dawson TP, Whittaker RJ (2006) Progress in invasive plants research. *Prog. Phys. Geog.* 30: 25-46.
- Herrera I (2007) *Diagnóstico del Potencial Invasor de Dos Plantas Exóticas, Kalanchoe daigremontiana (Crassulaceae) y Stapelia gigantea (Apocynaceae) en una Zona Árida Tropical*. Tesis. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela. 176 pp.
- Herrera I, Nassar JM (2009) Reproductive and recruitment traits as indicators of the invasive potential of *Kalanchoe daigremontiana* (Crassulaceae) and *Stapelia gigantea* (Apocynaceae) in a Neotropical arid zone. *J. Arid Env.* 73: 978-986.
- Herrera I, Hernández M-J, Lampo M, Nassar J (2011) Plantlet recruitment is the key demographic transition in invasion by *Kalanchoe daigremontiana*. *Popul. Ecol.* DOI 10.1007/S10144-011-0282-5. 13 pp. (En prensa).
- Huber O, Alarcón C (1988) *Mapa de Tipos de Vegetación de Venezuela*. MARNR, Caracas, Venezuela.
- Kalembasa SJ, Jenkinson DS (1973) A comparative study of titrimetric and gravimetric methods for the determination of organic carbon in soil. *J. Sci. Food Agr.* 24: 1085-1090.
- Koutika LS, Vanderhoeven S, Chapuis-Lardy L, Dassonville N, Meerts P (2007) Assessment of changes in soil organic matter after invasion by exotic plant species. *Biol. Fert. Soils* 44: 331-341.
- Kovach WL (1998) *MVSP -A Multivariate Statistical Package for Windows, version 3.0*. Kovach Computing Services. Pentraeth, RU.
- Laskowski L (1993) Estudio con fines de manejo de la vegetación leñosa del Parque Nacional "Cerro Saroche", Estado Lara, Venezuela. *Biollania* 9: 91-94.
- Laungani R, Knops MH (2009) Species-driven changes in nitrogen cycling can provide a mechanism for plant invasions. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 106: 12400-12405.
- Liao JD, Boutton TW (2008) Soil microbial biomass response to woody plant invasion of grassland. *Soil Biol. Biochem.* 40: 1207-1216.
- Litton CDR, Sandquist D, Cordell S (2008) A non-native invasive grass increases soil carbon flux in a Hawaiian tropical dry forest. *Glob. Change Biol.* 14: 726-739.
- Mckenzie RA, Dunster PJ (1986) Hearts and flowers: *Bryophyllum* poisoning of cattle. *Aust. Vet. J.* 63: 222-227.
- Mckenzie RA, Franke FP, Dunster PJ (1987) The toxicity to cattle and bufadienolide content of six *Bryophyllum* species. *Aust. Vet. J.* 64: 298-301.
- Musil CF (1993) Effect of invasive Australian acacias on the regeneration, growth and nutrient chemistry of South African lowland fynbos. *J. Appl. Ecol.* 30: 361-372.
- Nair MG, Epp MD, Burke BA (1988) Ferulate esters of higher fatty alcohols and allelopathy in *Kalanchoe daigremontiana*. *J. Chem. Ecol.* 14: 589-603.
- Osunkoya O, Perrett C (2011) Lantana camara L. (Verbenaceae) invasion effects on soil physicochemical properties. *Biol. Fert. Soils* 47: 349-355.
- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson M, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE, Goldwasser L (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invas.* 1: 3-19.
- Pimm SG, Russell G, Gittleman J, Brooks T (1995) The future of biodiversity. *Science* 269: 347-350.
- Rout ME, Callaway RM (2009) An invasive plant paradox. *Science* 324: 734-735.
- Schlesinger W, Andrews J (2000) Soil respiration and the global carbon cycle. *Bio-geochemistry* 48: 7-20.

- Statistica (2001) *Statistica for Windows*. StatSoft Inc. Tulsa, OK, EEUU.
- Stotzky G (1997) Quantifying the metabolic activity of microbes in soil. En Hurst Ž (Ed.) *Manual of Environmental Microbiology*. American Society for Microbiology. Washington, DC, EEUU. pp: 453-458.
- Tate KR, Ross DJ, Feltham CW (1988) A direct extraction method to estimate soil microbial C: effects of experimental variables and some different calibration procedures. *Soil Biol. Biochem.* 20: 329-335.
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol. Biochem.* 19: 703-707.
- Vilá M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Lett.* 14: 702-708.
- Vitousek PM, Walker LR (1989) Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecol. Monogr.* 59: 247-265.
- Walkley A, Black IA (1934) An examination of De-gtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil. Sci.* 37: 29-38.
- Williams DG, Baruch Z (2000) African grass invasion in the Americas: ecosystems consequences and the role of ecophysiology. *Biol. Invas.* 2: 123-140.
- Yeomans JC, Bremner JM (1988) Rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil. *Comm. Soil Sci. Plant Anal.* 19: 1467-1476.
- Yurkonis KA, Meiners SJ, Wachholder BE (2005) Invasion impacts diversity through altered community dynamics. *J. Ecol.* 93: 1053-1061.

THE EXOTIC PLANT *Kalanchoe daigremontiana* INCREASES SOIL CARBON RESERVOIR AND FLUXES

Ileana Herrera, Noemí Chacón, Saúl Flores, Diana Benzo, José Martínez, Belkis García and José I. Hernández-Rosas

SUMMARY

Invasion by exotic plants generates changes in soil nutrients reservoirs and dynamics, which can accelerate the invasion process and alter the function of ecosystems. Kalanchoe daigremontiana is an exotic plant native of Madagascar that invades semi-arid zones in Northern Venezuela. The aim of the present work was to evaluate the changes generated by the invasion of K. daigremontiana upon the soil carbon reservoir and fluxes. Random samples were collected from invaded soils and non-invaded soils adjacent to the front of invasion. From each sample, determinations were made of physical soil properties such as texture and moisture content, of carbon reservoirs such as organic carbon and carbon from the microbial biomass, and

of soil respiration as a measure of metabolic activity of microorganisms, as well as the flow of carbon to the atmosphere. Results indicate that the invasion by K. daigremontiana can modify in the short term the carbon cycle in the soil. The invasion increases carbon content, total metabolic activity of the soil microbiota and soil-atmosphere carbon flux, due to the increment in the amount of energy available (organic matter) for soil microorganisms and to better conditions (moisture) for their activity. These results show an additional mechanism through which K. daigremontiana can become a successful invader and alter the functioning of the receptor ecosystem.

A PLANTA EXÓTICA *Kalanchoe daigremontiana* INCREMENTA O RESERVATÓRIO E FLUXO DE CARBONO NO SOLO

Ileana Herrera, Noemí Chacón, Saúl Flores, Diana Benzo, José Martínez, Belkis García e José I. Hernández-Rosas

RESUMO

A invasão por plantas exóticas gera mudanças nos reservatórios e a dinâmica dos nutrientes no solo, o que pode acelerar o processo de invasão e alterar o funcionamento dos ecossistemas. Kalanchoe daigremontiana é uma planta exótica originária de Madagascar que invade zonas semiáridas no norte da Venezuela. O objetivo deste trabalho foi avaliar as mudanças geradas pela invasão de K. daigremontiana sobre os reservatórios e fluxo de carbono no solo. Recolheram-se aleatoriamente amostras do solo em locais invadidos e não invadidos adjacentes ao frente de invasão. Em cada amostra se estimaram propriedades físicas do solo como textura, e conteúdo de umidade, os reservatórios de carbono no solo como carbono orgânico e carbono na biomassa microbiana, e a respiração

do solo como uma medida da atividade metabólica dos microorganismos e do fluxo de carbono à atmosfera. Os resultados revelam que a invasão por K. daigremontiana pode modificar a curto prazo o ciclo de carbono no solo. A invasão aumenta o conteúdo de carbono, a atividade metabólica total da microbiota do solo e o fluxo de carbono solo-atmosfera, devido ao incremento na quantidade de energia disponível para os microorganismos do solo (matéria orgânica) e melhores condições (umidade) para sua atividade. Estes resultados demonstram um mecanismo adicional pelo qual K. daigremontiana pode converter-se em uma invasora exitosa e alterar o funcionamento do ecossistema receptor.