

Cambios provocados en el suelo por la invasión de acacias australianas

P. Lorenzo ^{1,*}, S. Rodríguez-Echeverría^{1,*}

(1) Centro de Ecología Funcional, Departamento de Ciências da Vida, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 3000-456 Coimbra, Portugal.

* Autor de correspondencia: S. Rodríguez-Echeverría [susanare@ci.uc.pt]

> Recibido el 08 de septiembre de 2014 - Aceptado el 10 de diciembre de 2014

Lorenzo, P., Rodríguez-Echeverría, S. 2015. Cambios provocados en el suelo por la invasión de acacias australianas. *Ecosistemas* 24(1): 59-66. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.10

La invasión por acacias australianas altera profundamente tanto las características abióticas del suelo como la estructura de las comunidades microbianas edáficas, modificando los procesos y servicios de los ecosistemas invadidos. En general, las acacias invasoras conllevan un gran aumento del contenido de hojarasca, carbono y nitrógeno, así como modificaciones en los ciclos biogeoquímicos de estos elementos y una disminución de la disponibilidad hídrica en los ecosistemas invadidos. Producen también modificaciones en la diversidad funcional y genética de las comunidades de bacterias y hongos del suelo. Durante la invasión por algunas especies de acacias australianas se ha comprobado además que se produce una co-invasión de bacterias fijadoras de nitrógeno exóticas asociadas a las acacias. Estas bacterias exóticas pueden asociarse a leguminosas nativas que existen en el ecosistema invadido lo que conlleva una disrupción de la simbiosis entre leguminosas y rizobios nativos. Todos estos cambios en las propiedades abióticas y bióticas del suelo pueden tener consecuencias negativas para las especies vegetales nativas, reduciendo su crecimiento o impidiendo su establecimiento. Además, los cambios introducidos por las acacias refuerzan la invasión ya que favorecen la germinación, crecimiento y capacidad competitiva de estas especies. Los estudios realizados sugieren que estos procesos de retroalimentación positivos entre las acacias y los suelos que invaden aumentan con el tiempo de invasión y dificultan la recuperación natural de los ecosistemas.

Palabras clave: alelopatía, leguminosas; microbiota; nitrógeno; nutrientes; rizobios

Lorenzo, P., Rodríguez-Echeverría, S. 2015. Soil changes mediated by invasive Australian acacias. *Ecosistemas* 24(1): 59-66. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.10

Invasive Australian acacias can have a great impact on abiotic soil properties and on the structure of soil microbial communities, altering processes and services in the invaded ecosystems. In general, invasive acacias cause a significant increase of litter, carbon and nitrogen contents, alter biogeochemical cycles and reduce water availability in the invaded ecosystems. Invasive acacias also modify the functional and genetic diversity of soil bacterial and fungal communities. Interestingly, there is also a co-invasion of exotic N-fixing bacteria associated with the invasion of some Australian acacias. These exotic microsymbionts can associate with native legumes, therefore disrupting the native legume-rhizobia symbiosis. All these changes in the abiotic and biotic soil properties due to the invasion by Australian acacias can be detrimental for native plant species, decreasing their growth or impairing their performance. In addition, these changes can boost invasion because they have a positive effect on the germination, growth and competitive ability of the exotic acacias. These positive plant-soil feedbacks are maintained over time and can jeopardize the natural recovery of the invaded ecosystems.

Key words: allelopathy; legumes; microbiota; nitrogen; nutrients; rhizobia

Introducción

El suelo tiene un papel esencial en la regulación de procesos ecosistémicos pero también como determinante de la composición de las comunidades vegetales. Las invasiones por plantas exóticas pueden alterar profundamente el contenido y el ciclo de determinados nutrientes del suelo (Liao et al. 2008), así como modificar las comunidades de microorganismos edáficos (Rodríguez-Echeverría 2009; Inderjit y Van der Putten 2010). Estos cambios pueden contribuir al proceso de invasión a través del establecimiento de ciclos de retroalimentación positivos entre la especie exótica y el suelo (Reinhart y Callaway 2006), o de efectos negativos directos en las plantas nativas por el aumento de patógenos generalistas (Mangla et al. 2008), el empobrecimiento de poblaciones de mutualistas nativos (Stinson et al. 2006; Pringle 2009) y la transformación de las

comunidades encargadas de la descomposición y reciclado de nutrientes (Ehrenfeld 2003; Marchante et al. 2009). Estos datos contribuyen al creciente número de estudios que demuestran el importante papel desempeñado por las comunidades microbianas edáficas en la estructura y dinámica de las comunidades vegetales (e.g. Bever et al. 1997; Rodríguez-Echeverría et al. 2013a).

El género *Acacia sensu lato* (familia Leguminosae, subfamilia Mimosoideae) incluye especies originarias de Australia, África y América. En los dos últimos siglos varias especies de acacias australianas han sido transportadas desde su hábitat original a diferentes partes del mundo con fines ornamentales, forestales e industriales (Poynton 2009; Richardson et al. 2011). Su introducción masiva y la posterior naturalización de muchas de ellas han hecho que las acacias australianas sean en la actualidad uno de los grupos con más especies invasoras (Le Maitre et al. 2011). Se estima

que un tercio de las 1012 especies de acacia australianas han sido introducidas en otras regiones y 24 de ellas son consideradas invasoras en la actualidad (Tabla 1; Hicks et al. 2001; Kull et al. 2007; Richardson y Rejmánek 2011; Birnbaum et al. 2014; Kaplan et al. 2014). Existen en todos los continentes, excepto la Antártida, estableciendo extensas formaciones monoespecíficas que excluyen a otras especies nativas y producen impactos tanto en la estructura y función de los ecosistemas como en los servicios ecosistémicos (Lorenzo et al. 2010a; Le Maitre et al. 2011).

De entre todas las especies de acacias australianas catalogadas como invasoras *Acacia longifolia*, *A. saligna*, *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. cyclops*, *A. melanoxylon* y *A. pycnantha* son, por este orden, las más ampliamente estudiadas debido a la magnitud de los impactos provocados (Tabla 1). No en vano fueron definidas como auténticas transformadoras de ecosistemas ("Transformers") por Richardson y Rejmánek (2011). El grado de impacto de la invasión varía según la especie y también depende del contexto de la misma, pero puede afectar tanto a la parte aérea como a la parte subterránea de los ecosistemas (Le Maitre et al. 2011). Más concretamente, las acacias australianas invasoras comparten una serie de rasgos funcionales que hacen que su impacto en los suelos de los ecosistemas invadidos sea potencialmente elevado. Estas especies se caracterizan por establecer relaciones simbióticas muy efectivas con bacterias fijadoras de nitrógeno desarrollando hojas y/o filodios con un alto contenido en este elemento (Rodríguez-Echeverría et al. 2009; Morris et al. 2011). Son también muy efectivas en la toma de otros nutrientes bien sea por asociación con hongos micorrícicos o por la gran inversión en producción de raíces (Morris et al. 2011). Además, son especies que producen una gran cantidad de hojarasca de descomposición lenta que conlleva una acumulación de materia orgánica y cambios en la concentración y en los ciclos de nutrientes de los ecosistemas invadidos (Liao et al. 2008; Castro-Díez et al. 2012). Por otro lado, las acacias crean un intrincado sistema radicular en las capas superficiales del suelo modificando completamente su estructura y disminuyendo el espacio físico para el establecimiento de otras plantas (Fuentes-Ramírez et al. 2011). Finalmente, la invasión por acacias conduce a un aumento en la frecuencia e intensidad de los incendios debido a los cambios introducidos en la cantidad y calidad del material vegetal (van Wilgen y Richardson 1985). Este cambio en el régimen de incendios es importante porque aumenta la erosión y la escorrentía (Chamier et al. 2012) y puede modificar la composición de las comunidades de hongos mutualistas del suelo (Buscardo et al. 2009). Por todo ello, la invasión por acacias australianas representa una buena oportunidad para estudiar el impacto de la invasión en los ciclos biogeoquímicos y en las comunidades microbianas del suelo así como el efecto de estos impactos sobre la vegetación nativa. Los impactos de las acacias australianas sobre el suelo han sido estudiados para aproximadamente un tercio de las especies consideradas invasoras (Tabla 2), pero sería esperable que estos impactos fueran semejantes para el resto de las acacias invasoras.

En esta revisión resumimos la bibliografía disponible sobre los impactos que las acacias australianas provocan en los suelos de las áreas donde son introducidas. El trabajo se divide en tres secciones que tratan los impactos en (I) la disponibilidad de agua; (II) la concentración y reciclado de nutrientes; y (III) las comunidades microbianas edáficas, con una reseña especial a las bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno.

Impactos en la disponibilidad hídrica

Uno de los procesos más afectados en los ecosistemas invadidos por acacias australianas es el ciclo del agua (Morris et al. 2011). Este impacto se ha estudiado principalmente en Sudáfrica, donde la magnitud del problema de pérdida de agua provocado por la invasión de acacias exóticas llevó al establecimiento a nivel nacional en 1995 del programa "Working for Water" con el fin de implicar a diferentes sectores sociales para controlar la expansión de estas especies y reducir sus impactos (van Wilgen et al. 2011).

La invasión por acacias australianas afecta tanto al uso del agua por la vegetación como a la cantidad y calidad de agua disponible (Tabla 2). En general, las acacias forman doseles vegetales densos que aumentan la pérdida del agua en el suelo debido a las altas tasas de transpiración. Estudios en distintos ecosistemas invadidos en Sudáfrica (*fynbos*) y en Portugal (pinares en dunas costeras) han detectado que las acacias presentan una mayor evapotranspiración que la vegetación nativa (Dye et al. 2001; Rascher et al. 2011). Esta mayor evapotranspiración puede reducir el agua disponible para las especies nativas limitando su crecimiento (Rascher et al. 2011). Cuando las acacias invaden zonas de ribera estas elevadas tasas de evapotranspiración provocan una reducción de la cantidad de agua en las cuencas hidrográficas (Chamier et al. 2012). Al mismo tiempo, la invasión reduce la calidad del agua de ríos y riachuelos por la eutrofización derivada de una entrada muy elevada de nutrientes y materia orgánica provenientes de la gran cantidad de hojarasca producida por las acacias (Dye et al. 2001). Por otra parte, la invasión por acacias puede aumentar el riesgo de inundaciones incluso a niveles moderados de precipitación (Le Maitre et al. 2014). Esto se debe a que la gran cantidad de hojarasca acumulada en las zonas invadidas aumenta la intensidad de los incendios (Le Maitre et al. 2011, 2014) lo que está directamente relacionado con la repelencia al agua del suelo (MacDonald y Huffman, 2004). Por tanto, incendios más intensos provocan que exista una menor infiltración aumentando la escorrentía, la erosión y las inundaciones (Le Maitre et al. 2014).

Impactos en el contenido y reciclado de nutrientes del suelo

Una característica que comparten la mayoría de las invasiones por acacias australianas es la alteración de los niveles de nutrientes, fundamentalmente carbono y nitrógeno, en el suelo. Este proceso, que ocurre también con otras especies invasoras (Liao et al. 2008), se ve agravado por el hecho de ser especies que establecen simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno. La fijación de nitrógeno es generalmente mucho más eficiente en las acacias australianas que en las leguminosas leñosas nativas de los sitios invadidos, lo que hace que el contenido foliar en nitrógeno sea también más elevado (Rodríguez-Echeverría et al. 2009; Hellmann et al. 2011; Tye y Drake 2012). Esto unido a la gran cantidad de hojarasca de descomposición lenta producida por estas especies (Marchante et al. 2008a; Castro-Díez et al. 2012), explica el gran aumento de los niveles de materia orgánica y nutrientes detectados en las zonas invadidas por acacias. El efecto de la invasión en el contenido de nutrientes en suelo se ha documentado fundamentalmente para *A. longifolia* y *A. dealbata*, que invaden dunas costeras y zonas de bosque o matorral respectivamente, aunque también hay algunos estudios con *A. cyclops*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon* y *A. saligna* (Tabla 2). Todas estas especies, aunque invaden suelos muy diferentes, conducen a un aumento en los niveles edáficos de materia orgánica, nitrógeno y carbono totales, nitrato, amonio, calcio, sodio, fósforo intercambiable y potasio disponible (Stock et al. 1995; Power et al. 2003; Yelenik et al. 2004; Marchante et al. 2008a; Lorenzo et al. 2010b; Hellmann et al. 2011; Lorenzo y Rodríguez-Echeverría 2012; González-Muñoz et al. 2012; Boudiaf et al. 2013; Souza-Alonso et al. 2014). En cambio, el efecto de la invasión sobre el pH edáfico no es tan uniforme. Tanto *A. longifolia* como *A. mearnsii* reducen el pH (Sercu 2011; Boudiaf et al. 2013), sin embargo, el efecto de *A. dealbata* depende del tipo de suelo invadido (Lorenzo et al. 2010b; Castro-Díez et al. 2012; Souza-Alonso et al. 2014).

El aumento de nitrógeno en suelo debido a la invasión por *A. longifolia* no está restringido al espacio ocupado por las acacias sino que puede ser detectado en un área muy superior (Rascher et al. 2012). Esto hace que el aumento en el contenido de nitrógeno debido a la invasión pueda ser detectado en sitios con una baja densidad de individuos de *A. longifolia* (Rascher et al. 2012). En el caso de *A. dealbata* también se puede detectar un aumento evidente en materia orgánica, nitrógeno y carbono en áreas de

Tabla 1. Distribución y estado actual de las acacias australianas introducidas en otras partes del mundo, modificada de [Richardson and Rejmanek \(2011\)](#). I: invasora; PI: potencialmente invasora; E: erradicada; SC: sin clasificar.

Table 1. Current distribution and invasive status of Australian acacias introduced worldwide modified from [Richardson and Rejmanek \(2011\)](#). I: invasive; PI: potentially invasive; E: eradicated; SC: unclassified.

Especies	Europa	Norteamérica	América Central	Sudamérica	África (Sur)	África (Resto)	Oriente Medio	Asia	Indonesia	Australia	Nueva Zelanda	Islas Atlánticas	Islas del Caribe	Islas del Pacífico	Islas del Índico (incl. Madagascar)	Lugares de introducción	Lugares invadidos	n° de estudios (Scopus: sp + invasion)
<i>A. auriculiformis</i>	-	I	-	-	-	I	-	I	-	-	-	-	-	-	I	4	4	1
<i>A. baileyana</i>	-	-	-	-	I	-	-	-	-	I	SC	-	-	-	-	3	2	1
<i>A. crassicarpa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	1	1	0
<i>A. cyclops*</i>	I	PI	-	-	I	-	I	-	-	I	-	-	-	-	-	5	4	21
<i>A. dealbata*</i>	I	I	-	I	I	-	-	-	-	I	I	-	-	-	I	6	6	27
<i>A. decurrens*</i>	-	-	-	-	I	I	-	-	-	I	PI	-	-	-	-	4	3	0
<i>A. elata*</i>	-	-	-	-	I	-	-	-	-	SC	-	-	-	-	-	2	1	2
<i>A. farnesiana</i>	-	PI	I	I	-	-	I	I	I	I	-	I	I	I	I	11	10	2
<i>A. holosericea</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2
<i>A. implexa</i>	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>A. iteaphylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	1	1	0
<i>A. longifolia*</i>	I	I	-	-	I	-	SC	-	-	I	I	I	-	-	-	7	6	46
<i>A. mangium</i>	-	-	-	I	SC	-	-	I	I	-	-	-	-	I	I	6	5	6
<i>A. mearnsii*</i>	I	PI	-	I	I	I	-	I	I	I	I	I	I	I	I	13	12	25
<i>A. melanoxylon*</i>	I	I	-	SC	I	I	-	-	-	I	I	I	-	I	-	9	8	12
<i>A. paradoxa*</i>	-	I	-	-	I	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	3	3	3
<i>A. podalyrifolia*</i>	-	-	-	I	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	0
<i>A. pycnantha*</i>	I	-	-	-	I	-	-	-	-	SC	I	-	-	-	-	4	3	11
<i>A. retinoides</i>	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	E	-	2	1	0
<i>A. salicina</i>	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	I	-	-	-	2	2	0
<i>A. saligna*</i>	I	-	-	-	I	I	I	-	-	I	-	-	-	-	-	5	5	41
<i>A. stricta</i>	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>A. verticillata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	I	-	-	-	2	2	0
<i>A. victoriae</i>	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0

*Especies clasificadas como transformadoras por [Richardson and Rejmanek \(2011\)](#).

*Species classified as transformers by [Richardson and Rejmanek \(2011\)](#).

Tabla 2. Resumen de los impactos producidos por siete especies de acacias australianas invasoras sobre diferentes características del suelo. Las especies están ordenadas de mayor a menor según el número de impactos documentados. Para impactos cuantitativos: +: incremento; -: descenso; +/-: incremento o descenso según tipo de suelo o ecosistema. Para impactos cualitativos: X significa que se ha documentado el impacto y 0 que no se ha podido demostrar. La ausencia de símbolo en la tabla no significa que no haya impacto sino que no se ha encontrado información al respecto.

Table 2. Summary of the impact of seven Australian invasive acacias on different soil properties. Species are sorted according to the number of documented impacts. For quantitative information: +: increase; -: decrease; +/-: increase or decrease depending on soil or ecosystem type. For qualitative information: X means that the species produced an impact in that process; 0 means that no impact was detected. No symbol means that there is no information available.

Especies	Disponibilidad hídrica	pH	Materia orgánica	Carbono	Nitrógeno	NO ₃ -	NH ₄ ⁺	Otros nutrientes	Ciclo del carbono	Ciclo del nitrógeno	Estructura física del suelo	Comunidad bacteriana	Comunidad fúngica	Bacterias exóticas	Crecimiento plantas nativas por cambios en el suelo
<i>A. longifolia</i>	-	-	+	+	+	+	+	+	x	x		x	x	x	
<i>A. dealbata</i>	-	+/-	+	+	+/-	+	+	+	x	x	x	x	x	x	-
<i>A. mearnsii</i>	-		+/-	+/-	+/-			+/-				x	x		-
<i>A. saligna</i>			+		+					0				x	
<i>A. cyclops</i>			+		+					x				0	
<i>A. melanoxylon</i>					+									x	
<i>A. pycnantha</i>														x	
<i>A. holosericea</i>												x	x		

transición donde existe aún una baja densidad de acacias (Lorenzo et al. 2010b). La mayor disponibilidad de nitrógeno en zonas invadidas por acacias conduce a una disminución de la diversidad de plantas nativas (Lorenzo et al. 2010a; Hellmann et al. 2011). Sin embargo, la invasión también puede provocar un aumento del contenido foliar en nitrógeno de especies nativas, cuyo origen es el nitrógeno fijado en los nódulos radiculares de las acacias invasoras (observado para *Corema album* y *A. longifolia*; Hellmann et al. 2011; Rascher et al. 2012).

El efecto observado sobre los contenidos de nutrientes depende del tiempo de invasión. En los estadios muy iniciales de invasión no hay cambios en el nivel de nitrógeno inorgánico en suelo, como demuestran estudios de descomposición de hojarasca de *A. dealbata* en suelos no invadidos (Castro-Díez et al. 2012). Esto se debe a que la hojarasca de acacia contiene metabolitos secundarios que ralentizan su descomposición (Castro-Díez et al. 2012). Esto también implica que la eliminación de la hojarasca sea importante para la restauración de zonas invadidas, ya que así se evita una entrada continua de nutrientes en el suelo (Marchante et al. 2009). Asi-

mismo, en el caso de *A. longifolia*, los niveles totales de carbono orgánico y nitrógeno son significativamente mayores en áreas invadidas durante más de 20 años que en las áreas recientemente invadidas (por menos de 10 años) o en zonas no invadidas (Marchante et al. 2008a, 2009). Esto sugiere que tanto la acumulación de nutrientes como la modificación de ciclos biogeoquímicos es un proceso gradual que necesita de varios años para mostrar cambios importantes. De igual forma, la recuperación de los valores típicos de contenidos de nutrientes en el suelo no invadido tras el corte de las acacias depende del tiempo de invasión. Son necesarios más de cuatro años y medio para recuperar estos valores en dunas que han estado invadidas por *A. longifolia* durante más de 20 años (Marchante et al. 2009). Menos claro es el efecto del tiempo de invasión por *A. mearnsii* sobre los nutrientes del suelo. Como en el caso de otras acacias, *A. mearnsii* provoca un aumento de materia orgánica, carbono, nitrógeno y fósforo en bosques de *Quercus suber* en los primeros años de invasión pero estos niveles son significativamente menores en áreas invadidas por más de 20 años (Boudiaf et al. 2013).

La invasión por acacias no sólo modifica la concentración de nutrientes sino también los *ciclos biogeoquímicos* (Marchante et al. 2008a; Rascher et al. 2011, 2012). Los flujos de carbono y nitrógeno son los más afectados debido a la gran cantidad de hojarasca rica en nitrógeno que se acumula bajo el dosel de las acacias (Tabla 2). El aumento en carbono orgánico proveniente de la hojarasca de *A. longifolia* incrementa la actividad microbiana en el suelo (Marchante et al. 2008a,b) y por tanto modifica el proceso de reciclaje de nutrientes. Aunque se requieren unos 20 años para detectar diferencias significativas en los niveles de carbono y nitrógeno edáficos en los suelos invadidos por *A. longifolia* (Marchante et al. 2008a, 2009), en menos de 10 años se observa ya un descenso de la relación C/N y un incremento de la nitrificación potencial, de la actividad β -glucosaminidasa y de la respiración basal microbiana (Marchante et al. 2008a). *Acacia dealbata* también modifica de forma específica la actividad enzimática de la fosfatasa ácida, la β -glucosidasa, la ureasa y la N-acetyl-glucosaminidasa, enzimas relacionadas con los ciclos del fósforo, carbono y nitrógeno respectivamente (Souza-Alonso et al. 2015). Se ha encontrado que estas enzimas incrementan su actividad en suelos con diez años o menos de invasión por *A. dealbata* y que este aumento de actividad puede estar relacionado, en parte, con los altos niveles de fósforo, carbono y nitrógeno encontrado en esos mismos suelos (Souza-Alonso et al. 2015). Por otro lado, el aumento de los niveles de NH_4^+ y NO_3^- en suelos invadidos por *A. longifolia* y *A. dealbata* (Hellmann et al. 2011; González-Muñoz et al. 2012) sugiere que la invasión por estas especies produce una alteración de los procesos relacionados con la amonificación y la nitrificación (Tabla 2). Asimismo, la invasión por *A. cyclops* aumenta las tasas de mineralización de nitrógeno (Stock et al. 1995). En cuanto al carbono, el flujo de este elemento puede verse alterado a través de la reducción en la tasa de asimilación del carbono por la vegetación nativa en presencia de *A. longifolia* (Rascher et al. 2011). Estos datos demuestran que las acacias invasoras alteran tanto la dinámica del carbono como la del nitrógeno y que estos procesos pueden ser afectados desde etapas tempranas de la invasión. No obstante, el impacto de las invasoras en el ciclo del nitrógeno depende también de algunos atributos funcionales de la vegetación nativa, como son la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico y las características de las hojas (Castro-Díez et al. 2014). En los ecosistemas mediterráneos invadidos por *A. longifolia* y *A. dealbata* existen leguminosas arbustivas nativas, pero que tienen una menor capacidad de fijar nitrógeno, y, sobre todo, hojas más pequeñas y una producción de hojarasca mucho menor que las acacias introducidas (Rodríguez-Echeverría et al. 2009; Rascher et al. 2012; Castro-Díez et al. 2014). Por lo tanto, a pesar de existir leguminosas nativas en estos ecosistemas el impacto de las acacias en el ciclo del nitrógeno, y también del carbono, puede ser muy relevante.

Impactos sobre las comunidades microbianas edáficas

La invasión por *A. longifolia*, *A. dealbata* y *A. mearnsii* provoca cambios en la estructura de las comunidades edáficas bacterianas y fúngicas a nivel tanto genético como funcional (Lorenzo et al. 2010b, 2013a; Marchante et al. 2008b; Sercu 2011; Boudiaf et al. 2013) (Tabla 2). Estos cambios comienzan a ser detectables en etapas de invasión intermedias, observándose un gradiente de transformación desde zonas no invadidas a zonas muy invadidas. Si comparamos el efecto de estas especies en la estructura de las comunidades microbianas, *Acacia longifolia* tiene un mayor efecto que *A. dealbata* (Lorenzo et al. 2010b; Sercu 2011). Esta diferencia podría ser debida a que *A. longifolia* invade dunas costeras con suelos arenosos que tienen comunidades microbianas menos complejas. A nivel genético los efectos de la invasión por *A. dealbata* son más importantes en la diversidad y estructura de la comunidad de hongos que en las bacterianas (Lorenzo et al. 2010b). Este efecto también depende del tipo de ecosistema invadido. Así, la invasión por *A. dealbata* tiene un mayor impacto en las comunidades

bacterianas en las zonas de pasto y en las comunidades edáficas de hongos en las zonas de matorral (Lorenzo et al. 2010b). La invasión de una zona de pastos por una especie leñosa con hojarasca rica en nitrógeno provoca una gran modificación en las entradas y ciclos de nutrientes, y por tanto, puede alterar la actividad y composición de las comunidades bacterianas implicadas en la descomposición y reciclado de nutrientes. El efecto sobre los hongos encontrado en la zona de matorral probablemente se pueda explicar por una reducción en la riqueza y diversidad de hongos ectomicorrícicos que se asocian a especies arbustivas pero no a *A. dealbata*.

La invasión por *A. longifolia*, *A. dealbata*, *A. holosericea* y *A. mearnsii* también provoca alteraciones significativas en la *diversidad funcional bacteriana* edáfica, incluso en etapas iniciales de la invasión (Marchante et al. 2008b; Remigi et al. 2008; Boudiaf et al. 2013; Lorenzo et al. 2013a). El perfil metabólico de la comunidad bacteriana cambia por la invasión de estas especies debido principalmente a la gran acumulación de hojarasca con alto contenido en nitrógeno, ya que en general, la invasión favorece aquellos grupos que degradan material complejo y rico en nitrógeno (Marchante et al. 2008b; Lorenzo et al. 2013a).

Hay otros factores que pueden afectar a las comunidades edáficas independientemente de los cambios en la calidad y cantidad de materia orgánica debidos a la invasión. Se ha postulado que la liberación de *compuestos alelopáticos* por acacias podría contribuir de forma significativa a las modificaciones observadas tanto en la vegetación nativa como en los suelos. No obstante, este mecanismo sólo se ha demostrado de forma experimental para compuestos liberados por *A. dealbata* (Lorenzo et al. 2011, 2013a). Estos autores comprobaron que los lixiviados naturales obtenidos bajo la copa de *A. dealbata* modifican las comunidades edáficas de bacterias y hongos de suelos con vegetación nativa. Además, se demostró que las comunidades edáficas de bosques mixtos, con una vegetación más diversa que los pinares, son más resistentes a la acción de los compuestos alelopáticos (Lorenzo et al. 2013a). El impacto de los compuestos alelopáticos es más rápido y mayor en las comunidades bacterianas que en las fúngicas, aunque varía con el tipo de suelo ensayado. En este caso, los lixiviados de *A. dealbata* no tuvieron ningún efecto sobre el potencial micorrícico de los suelos de los bosques muestreados (Lorenzo et al. 2013b). Sin embargo, sí existen otros estudios que demuestran que la introducción de acacias australianas provoca una reducción de la equitabilidad de la comunidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares (*A. holosericea* en Senegal, Remigi et al. 2008).

Los cambios producidos en las comunidades microbianas del suelo pueden tener un *impacto en el establecimiento y crecimiento de las plantas* nativas y también en la propia acacia invasora. Así, se ha comprobado que en suelo invadido por *A. mearnsii* hay una reducción del crecimiento de plántulas de la especie nativa *Quercus suber*, y que este efecto está directamente relacionado con la menor diversidad y abundancia de hongos ectomicorrícicos en la zona invadida (Boudiaf et al. 2013). La invasión de pinares de *P. pinaster* por *A. dealbata* también provoca cambios en el suelo que alteran tanto el establecimiento y crecimiento de estas especies como el resultado de su interacción (Rodríguez-Echeverría et al. 2013b). En el suelo del pinar las plántulas de *A. dealbata* son más competitivas que las de *P. pinaster* y crecen más rápidamente que éstas. Una vez que se produce la invasión, los cambios producidos en el suelo tienen como resultado una estimulación del crecimiento de la propia acacia y un aumento de la mortalidad de plántulas de *P. pinaster* (Rodríguez-Echeverría et al. 2013b). En general, en todos los casos estudiados, las acacias crecen mejor en el suelo invadido que en el suelo de otras especies nativas, por lo que se puede deducir que se establecen ciclos de retroalimentación positivos entre la planta y el suelo que contribuyen a la invasión (Afonso 2012; Lorenzo y Rodríguez-Echeverría 2012; Rodríguez-Echeverría et al. 2009, 2013b).

Co-invasión por bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno

Todas las especies australianas estudiadas establecen simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno que les permiten utilizar el nitrógeno atmosférico. Sin embargo, la expansión de leguminosas con una mayor especificidad simbiótica puede estar limitado por la disponibilidad de bacterias compatibles (Parker 2001). En el caso de las especies de leguminosas invasoras se han propuesto dos mecanismos que explican su capacidad para nodular en nuevos rangos geográficos. Por un lado, especies más promiscuas pueden establecer nuevas relaciones simbióticas en el área introducida por lo que no estarían muy limitadas por la identidad de las bacterias residentes. En este caso, cuanto más proximidad filogenética haya entre la invasora y las leguminosas residentes más probabilidad habrá de que existan bacterias compatibles (Parker 2001; Rodríguez-Echeverría et al. 2011). Por otro lado, la co-introducción de microsimbiontes con las plantas exóticas puede permitir el establecimiento de éstas en nuevas áreas sin depender de las bacterias residentes (Rodríguez-Echeverría et al. 2011).

El origen de los microsimbiontes asociados con las acacias australianas invasoras está poco estudiado. Existe información para *A. longifolia*, *A. dealbata*, *A. melanoxylon*, *A. pycnantha* y *A. saligna* en Portugal (Crisóstomo et al. 2013a; Crisóstomo 2013; Rodríguez-Echeverría 2010, Rodríguez-Echeverría et al. 2011), para *A. pycnantha* en Sudáfrica (Ndlovu et al. 2013) y para *A. longifolia* y *A. saligna* en Australia (Birnbaum et al. 2012; Crisóstomo 2013). En todos estos casos las acacias australianas estaban asociadas preferencialmente a bacterias con genes de origen australiano, aunque en el caso de Sudáfrica también estaban noduladas por bacterias nativas. Por lo tanto, parecen existir diferentes grados de promiscuidad simbiótica entre las acacias australianas invasoras. Parece que *A. longifolia* y *A. melanoxylon* se asocian fundamentalmente con bacterias introducidas en áreas del rango invadido, mientras que *A. saligna*, *A. pycnantha* y *A. cyclops* son más promiscuas siendo noduladas tanto por bacterias australianas como nativas (Rodríguez-Echeverría 2010; Birnbaum et al. 2012; Ndlovu et al. 2013).

La introducción de microsimbiontes exóticos no sólo ayuda al establecimiento y crecimiento de las acacias sino que puede alterar la interacción entre leguminosas y bacterias nativas. En las dunas costeras portuguesas invadidas por *A. longifolia*, los microsimbiontes predominantes, tanto en nódulos de la invasora como de arbustos nativos, son de origen australiano, lo que indica que existe una co-invasión de acacia y de las bacterias exóticas (Rodríguez-Echeverría 2010). En un experimento en condiciones controladas se comprobó que la simbiosis entre plantas y bacterias de origen diferente es posible aunque las simbiosis más efectivas se establecen entre plantas y bacterias del mismo origen (Rodríguez-Echeverría et al. 2012). Esto implica que la invasión por bacterias australianas puede disminuir el desempeño de las leguminosas nativas reduciendo así la resistencia a la invasión. También tiene implicaciones para la recuperación de áreas invadidas por acacias exóticas ya que sería necesario restablecer las comunidades de bacterias simbióticas nativas para lograr una buena restauración de estas zonas.

Conclusiones

Este estudio resume los trabajos realizados sobre la invasión por acacias australianas y sus impactos en las propiedades y procesos del suelo. Las especies de acacias australianas para las que se ha descrito un mayor número de cambios en los suelos invadidos son *A. longifolia*, *A. dealbata* y *A. mearnsii* (Tabla 2). Estas especies forman parte del grupo de las acacias más extendidas y estudiadas (Tabla 1) y podrían considerarse como modelos para explicar las consecuencias ecosistémicas y ecológicas de la invasión por acacias australianas, aunque, indudablemente, habría que tener en cuenta siempre las características tanto bióticas como abióticas de los ecosistemas afectados.

El aumento del contenido en nutrientes y cambios en los ciclos de carbono y nitrógeno son impactos comunes a muchas especies de plantas invasoras (Liao et al. 2008; Castro-Díez et al. 2014). Sin embargo, la magnitud de estos impactos es mayor para especies de leguminosas leñosas invasoras, como es el caso de las acacias, debido a la alta eficiencia en la fijación de nitrógeno atmosférico y a la gran producción de hojarasca de descomposición lenta. La magnitud y relevancia de los cambios introducidos por las acacias australianas en los suelos de los ecosistemas invadidos (Tabla 2) contribuye a su clasificación como "transformadoras de ecosistemas" (Richardson y Rejmanek 2011). Los cambios en la fertilidad del suelo y la introducción de nuevos compuestos químicos tienen como resultado la modificación de las comunidades microbianas, tanto a nivel funcional como a nivel genético. El efecto de estos cambios en la capacidad descomponedora y de reciclado de nutrientes así como su persistencia después de eliminar las acacias depende tanto de la especie de acacia como del ecosistema invadido. Por ejemplo, la invasión convierte las dunas oligotróficas en sistemas ricos en materia orgánica y nutrientes, en un proceso que se agrava con el tiempo de invasión y dificulta la recuperación natural de los ecosistemas (Marchante et al. 2008a; 2009).

Generalmente, los cambios provocados por las acacias en el suelo son más intensos cuanto mayor es el tiempo transcurrido desde la invasión (Marchante et al. 2008a; Souza-Alonso et al. 2014). Estos cambios pueden alterar, a su vez, el crecimiento de las especies invasoras y de las especies nativas que compiten con ellas (Ehrenfeld et al. 2005; Bever et al. 2010; Rodríguez-Echeverría et al. 2013b). Además, los cambios producidos en el suelo pueden perdurar incluso varios años después de que se haya eliminado la especie invasora, pudiendo facilitar la re-invasión por acacias, promover el establecimiento de otras especies exóticas y dificultar la recolonización del suelo por las especies nativas previas a la invasión (Marchante et al. 2009).

Finalmente, una característica de la invasión por acacias australianas con importantes consecuencias tanto ecológicas como evolutivas es la invasión asociada de bacterias fijadoras de nitrógeno simbióticas. La asociación entre acacias y bacterias de origen australiano domina en los ecosistemas invadidos en Europa, y contribuye no sólo al rápido crecimiento de las acacias sino a la degradación de los ecosistemas invadidos al interferir en la asociación entre especies nativas de leguminosas y rizobios.

Referencias

- Afonso, C. 2012. *Plant-soil feedbacks and invasión by Australian acacia*. Msc thesis. Faculty of Sciences and Technology. University of Coimbra. University of Coimbra. Portugal.
- Bever, J.D., Westover, K.M., Antonovics, J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85:561–573.
- Bever, J.D., Dickie, I.A., Facelli, E., Facelli, J.M., Klironomos, J., Moora, M., Rillig, M.C., Stock, W.D., Tibbett, M., Zobel, M. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 25:468–478.
- Birnbaum, C., Barrett, L.G., Thrall, P.H., Leishman, M.R. 2012. Mutualisms are not constraining cross-continental invasion success of *Acacia* species within Australia. *Diversity and Distributions* 1:1–15.
- Birnbaum, C., Bissett, A., Thrall, P.H., Leishman, M.R. 2014. Invasive legumes encounter similar soil fungal communities in their non-native and native ranges in Australia. *Soil Biology & Biochemistry* 76:210–217.
- Boudiaf, I., Baudoin, E., Sanguin, H., Beddiar, A., Thioulouse, J., Galiana, A., Prin, Y., Le Roux, C., Lebrun, M., Duponnois, R. 2013. The exotic legume tree species, *Acacia mearnsii*, alters microbial soil functionalities and the early development of a native tree species, *Quercus suber*, in North Africa. *Soil Biology and Biochemistry* 65:172–179.
- Buscardo, E., Rodríguez-Echeverría, S., De Angelis, P., Freitas, H. 2009. Comunidades de hongos ectomicorrícicos en ambientes propensos al fuego: compañeros esenciales para el reestablecimiento de pinares mediterráneos. *Ecosistemas* 18:55–63.

- Castro-Díez, P., Fierro-Brunnenmeister, N., González-Muñoz, N., Gallardo, A. 2012. Effects of exotic and native tree leaf litter on soil properties of two contrasting sites in the Iberian Peninsula. *Plant and Soil* 350: 179–191.
- Castro-Díez, P., Godoy, O., Alonso, A., Gallardo, A., Saldaña, A. 2014. What explains variation in the impacts of exotic plant invasions on the nitrogen cycle? A meta-analysis. *Ecology Letters* 17:1–12.
- Chamier, J., Schachtschneider, K., le Maitre, D.C., Ashton, P.J., van Wilgen, B.J. 2012. Impacts of invasive alien plants on water quality, with particular emphasis on South Africa. *Water SA* 38: 345–356.
- Crisóstomo, J.A., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H. 2013a. Co-introduction of exotic rhizobia to the rhizosphere of the invasive legume *Acacia saligna*, an intercontinental study. *Applied Soil Ecology* 64:118–126.
- Crisóstomo, J.A. 2013b. *Belowground mutualisms and plant genetic diversity: insights into the invasion process of Acacia dealbata and Acacia saligna*. PhD thesis. Faculty of Sciences and Technology. University of Coimbra. Portugal.
- Dye, P., Moses, G., Vilakazi, P., Ndlela, R., Royappen, M. 2001. Comparative water use of wattle thickets and indigenous plant communities at riparian sites in the Western Cape and KwaZulu-Natal. *Water SA* 27:529–538.
- Ehrenfeld, J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling. *Ecosystems* 6:503–523.
- Ehrenfeld, J.G., Ravit, B., Elgersma, K. 2005. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources* 30: 75-115
- Fuentes-Ramírez, A., Pauchard, A., García, R.A., Cavieres, L.A. 2011. Survival and growth of *Acacia dealbata* vs. native trees across an invasion front in south-central Chile. *Forest Ecology and Management* 261: 1003–1009
- González-Muñoz, N., Costa-Tenorio, M., Espigares, T. 2012. Invasion of alien *Acacia dealbata* on Spanish *Quercus robur* forests: Impact on soils and vegetation. *Forest Ecology and Management* 269:214–221.
- Hellmann, C., Sutter, R., Rascher, K.G., Maguas, C., Correia, O., Werner, C. 2011. Impact of an exotic N₂-fixing *Acacia* on composition and N status of a native Mediterranean community. *Acta Oecologica* 37:43–50.
- Hicks, D.L., Campbell, D.J., Atkinson, I.A.E. 2001. Options for managing the Kaimaumau Wetland, Northland, New Zealand. *Science for Conservation* 155:5–75.
- Inderjit, van der Putten, W.H. 2010. Impacts of soil microbial communities on exotic plant invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 25:512–9.
- Kaplan, H., van Niekerk, A., Le Roux, J.J., Richardson, D.M., Wilson, J.R.U. 2014. Incorporating risk mapping at multiple spatial scales into eradication management plans. *Biological Invasions* 16:691–703.
- Kull, C.A., Tassin, J., Rambeloirisoa G., Sarrailh, J-M. 2007. Invasive Australian acacias on western Indian Ocean islands: a historical and ecological perspective. *African Journal of Ecology* 46:684–689.
- Le Maitre, D.C., Gaertner, M., Marchante, E., Ens, E.-J., Holmes, P.M., Pauchard, A., O'Farrell, P.J., Rogers, A.M., Blanchard, R., Blignaut, J., Richardson, D.M. 2011. Impacts of invasive Australian acacias: implications for management and restoration. *Diversity and Distributions* 17:1015–1029.
- Le Maitre, D.C., Kotzee, I.M., O'Farrell, P.J. 2014. Impacts of land-cover change on the water flow regulation ecosystem service: Invasive alien plants, fire and their policy implications. *Land Use Policy* 36:171–181.
- Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., Chen, J., Li, B. 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist* 177:706–714.
- Lorenzo, P., González, L., Reigosa, M.J. 2010a. The genus *Acacia* as invader: the characteristic case of *Acacia dealbata* Link in Europe. *Annals of Forest Science* 67:101-1–101-11.
- Lorenzo, P., Rodríguez-Echeverría, S., Gonzalez, L., Freitas, H. 2010b. Effect of invasive *Acacia dealbata* Link on soil microorganisms as determined by PCR-DGGE. *Applied Soil Ecology* 44:245–251.
- Lorenzo, P., Palomera-Pérez, A., Reigosa, M.J., González, L., 2011. Allelopathic interference of invasive *Acacia dealbata* Link on the physiological parameters of native understory species. *Plant Ecology* 212:403–412.
- Lorenzo, P., Rodríguez-Echeverría, S. 2012. Influence of soil microorganisms, allelopathy and soil origin on the establishment of the invasive *Acacia dealbata*. *Plant Ecology and Diversity* 5:67–73.
- Lorenzo, P., Pereira, C.S., Rodríguez-Echeverría, S. 2013a. Differential impact on soil microbes of allelopathic compounds released by the invasive *Acacia dealbata* Link. *Soil Biology and Biochemistry* 57:156–163.
- Lorenzo, P., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H. 2013b. No allelopathic effect of the invader *Acacia dealbata* on the potential infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi from native soils. *European Journal of Soil Biology* 58:42–44.
- MacDonald, L.H., Huffman, E.L. 2004. Post-fire soil water repellency: persistence and soil moisture thresholds. *Soil Science Society of America Journal* 68:1729–1734.
- Mangla, S., Inderjit, Callaway, R.M. 2008. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology* 96:58–67.
- Marchante, E., Kjølter, A., Struwe, S., Freitas, H. 2008a. Short- and long-term impacts of *Acacia longifolia* invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Applied Soil Ecology* 40:210–217.
- Marchante, E., Kjølter, A., Struwe, S., Freitas, H. 2008b. Invasive *Acacia longifolia* induce changes in the microbial catabolic diversity of sand dunes. *Soil Biology and Biochemistry* 40:2563–2568.
- Marchante, E., Kjølter, A., Struwe, S., Freitas, H. 2009. Soil recovery after removal of the N₂-fixing invasive *Acacia longifolia*: consequences for ecosystem restoration. *Biological Invasions* 11:813–823.
- Morris, T.L., Esler, K.J., Barger, N.N., Jacobs, S.M., Cramer, M.D. 2011. Ecophysiological traits associated with the competitive ability of invasive Australian acacias. *Diversity and Distributions* 17:898–910.
- Ndlovu, J., Richardson, D.M., Wilson, J.R.U., Le Roux, J.J. 2013. Co-invasion of South African ecosystems by an Australian legume and its rhizobial symbionts. *Journal of Biogeography* 40:1240–1251.
- Parker, M.A. 2001. Mutualism as a constraint on invasion success for legumes and rhizobia. *Diversity and Distributions* 7:125–136.
- Power, I.L., Thorrold, B.S., Balks, M.R. 2003. Soil properties and nitrogen availability in silvopastoral plantings of *Acacia melanoxylon* in North Island, New Zealand. *Agroforestry Systems* 57:225–237.
- Poynton, R.J. 2009. *Tree planting in Southern Africa*. Volume 3: other genera. Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Pretoria, Sudáfrica.
- Pringle, A., Bever, J.D., Gardes, M., Parrent, J.L., Rillig, M.C., Klironomos, J.N. 2009. Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* 40:699–715.
- Rascher, K.G., Große-Stoltenberg, A., Maguas, C., Werner, C. 2011. Understorey invasion by *Acacia longifolia* alters the water balance and carbon gain of a Mediterranean pine forest. *Ecosystems* 14:904–919.
- Rascher, K.G., Hellmann, C., Maguas, C., Werner, C. 2012. Community scale ¹⁵N isoscapes: tracing the spatial impact of an exotic N₂-fixing invader. *Ecology Letters* 15:484–91.
- Reinhart, K.O., Callaway, R.M. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170:445–457.
- Remigi, P., Faye, A., Kane, A., Deruaz, M., Thioulouse, J., Cissoko, M., Prin, Y., Galiana, A., Dreyfus, B., Duponnois, R. 2008. The exotic legume tree species *Acacia holosericea* alters microbial soil functionalities and the structure of the arbuscular mycorrhizal community. *Applied and Environmental Microbiology* 74:1485–1493.
- Richardson, D.M., Rejmánek, M. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Diversity and Distributions* 17:788–809.
- Richardson, D.M., Carruthers, J., Hui, C., Impson, F.A.C., Miller, J.T., Robertson, M.P., Rouget, R., Le Roux, J.J., Wilson, J.R.U. 2011. Human-mediated introductions of Australian acacias—a global experiment in biogeography. *Diversity and Distributions* 17:771–787.
- Rodríguez-Echeverría, S. 2009. Organismos del suelo: la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas. *Ecosistemas* 18:32–43.
- Rodríguez-Echeverría, S. 2010. Rhizobial hitchhikers from down under: invasional meltdown in a plant-bacteria mutualism? *Journal of Biogeography* 37:1611–1622.
- Rodríguez-Echeverría, S., Crisóstomo, J.A., Nabais, C., Freitas, H. 2009. Belowground mutualists and the invasive ability of *Acacia longifolia* in coastal dunes of Portugal. *Biological Invasions* 11:651–661.
- Rodríguez-Echeverría, S., Le Roux, J.J., Crisóstomo, J.A., Ndlovu, J. 2011. Jack-of-all-trades and master of many? How does associated rhizobial diversity influence the colonization success of Australian *Acacia* species? *Diversity and Distributions* 17:946–957.
- Rodríguez-Echeverría, S., Fajardo, S., Ruiz-Díez, B., Fernández-Pascual, M. 2012. Differential effectiveness of novel and old legume-rhizobia mutualisms: implications for invasion by exotic legumes. *Oecologia* 70:253–261.

- Rodríguez-Echeverría, S., Armas, C., Piston, N., Hortal, S., Pugnaire, F.I. 2013a. A role of below-ground biota on plant-plant facilitation. *Journal of Ecology* 101:1420–1428.
- Rodríguez-Echeverría, S., Afonso, C., Correia, M., Lorenzo, P., Roiloa, S.R. 2013b. The effect of soil legacy on competition and invasion by *Acacia dealbata* Link. *Plant Ecology* 214:1139–1146.
- Sercu, B. 2011. *Soil mediated mechanisms and impacts of invasion of Acacia longifolia in the Portuguese dunes*. MsC thesis. Department of Biology. Faculty of Sciences, Ghent University, Bélgica.
- Souza-Alonso, P., Novoa, A., González, L. 2014. Soil biochemical alterations and microbial community responses under *Acacia dealbata* Link invasion. *Soil Biology and Biochemistry* 79: 100–108.
- Souza-Alonso, P., Guisande-Collazo, A., González, L. 2015. Gradualism in *Acacia dealbata* Link invasion: Impact on soil chemistry and microbial community over a chronological sequence. *Soil Biology and Biochemistry* 80: 315–323.
- Stinson, K.A., Campbell, S.A., Powell, J.R., Wolfe, B.E., Callaway, R.M., Thelen, G.C., Hallett, S.G., Prati, D., Klironomos, J.N. 2006. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology* 4:727–731.
- Stock, W.D., Wienand, K.T., Baker, A.C. 1995. Impacts of invading N₂-fixing acacia species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems: evidence from soil incubation studies and ¹⁵N natural abundance values. *Oecologia* 101:375–382.
- Tye, D.R.C., Drake, D.C. 2012. An exotic Australian *Acacia* fixes more N than a coexisting indigenous *Acacia* in a South African riparian zone. *Plant Ecology* 213:251–257.
- van Wilgen, B.W., Richardson, D.M. 1985. The effects of alien shrub invasion on vegetation structure and fire behaviour in South African fynbos shrublands: a simulation study. *Journal of Applied Ecology* 22: 955–966.
- van Wilgen, B.W., Khan, A., Marais, C. 2011. Changing perspectives on managing biological invasions: insights from South Africa and the Working for Water programme. En: Richardson, D.M. (ed.), *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*, pp. 377–393. Wiley-Blackwell Publishers, Oxford, Reino Unido.
- Yelenik, S.G., Stock, W.D., Richardson, D.M. 2004. Ecosystem level impacts of invasive *Acacia saligna* in the South African fynbos. *Restoration Ecology* 12:44–51.