



ESTRATEGIAS FOTOSINTÉTICAS Y MORFO-ANATÓMICAS FOLIARES DE *LIGUSTRUM SINENSE* (OLEACEAE), UNA ESPECIE EXÓTICA INVASORA EN EL SOTOBOSQUE DE LA SELVA DE YUNGAS

PHOTOSYNTHETIC AND FOLIAR MORPHO-ANATOMICAL STRATEGIES OF *LIGUSTRUM SINENSE* (OLEACEAE), AN INVASIVE EXOTIC SPECIES IN THE YUNGAS FOREST UNDERSTORY

María I. Mercado¹, Sebastián E. Buedo², Daniela A. González³,
Priscila A. Powell⁴ & Juan A. González^{2*}

1. Instituto de Morfología Vegetal, Área Botánica, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina
2. Instituto de Ecología, Comportamiento y Conservación, Área de Biología Integrativa, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina
3. Instituto de Bioprospección y Fisiología Vegetal (INBIOFIV), CONICET-UNT; Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina
4. Instituto de Ecología Regional (UNT CONICET) & Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina

*jalules54@gmail.com

Citar este artículo

MERCADO, M. I., S. E. BUEDO, D. A. GONZÁLEZ, P. A. POWELL & J. A. GONZÁLEZ. 2023. Estrategias fotosintéticas y morfo-anatómicas foliares de *Ligustrum sinense* (Oleaceae), una especie exótica invasora en el sotobosque de la selva de Yungas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 58: 229-242.

DOI: <https://doi.org/110.31055/1851.2372.v58.n2.40335>

Recibido: 23 Feb 2023

Aceptado: 9 May 2023

Publicado impreso: 30 Jun 2023

Editor: Federico G. O. Mollard

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: *Ligustrum sinense* (Chinese privet) is a recognized invasive exotic species. The objective of this study was to determine the physiological and foliar anatomical traits of Chinese privet saplings that would give it an advantage for its establishment in the understory of the Yungas forest environment.

M&M: This study was conducted in Parque Nacional Aconquija (Tucumán, Argentina). The foliar physiological and morpho-anatomical traits deployed were investigated in an understory environment during spring-summer and winter. The anatomical features of the leaf blade and physiological variables related to gas exchange were analyzed. Also, the specific leaf area, leaf density, leaf nitrogen content and photosynthetic nitrogen-use efficiency were calculated.

Results: During spring-summer *L. sinense* displays a higher photosynthetic assimilation rate and a better photosynthetic nitrogen-use efficiency. Carboxylation efficiency, intrinsic water use efficiency, and leaf thickness were 26%, 34%, and 41% higher, respectively, during winter in contrast to spring-summer. In the winter an increase in leaf thickness contributed to improved CO₂ incorporation under suboptimal conditions for photosynthesis.

Conclusions: Chinese privet undergoes photosynthesis throughout the year and its success as an invasive species in the Yungas forest understory could be attributed at least in part to morpho-anatomical and physiological strategies.

KEY WORDS

Biological invasion, Chinese privet, leaf anatomy, Northwestern Argentine, photosynthesis, subtropical forest, water use efficiency.

RESUMEN

Introducción y objetivos: *Ligustrum sinense* (ligustrina) es una reconocida especie exótica invasora. El objetivo de este trabajo fue estudiar los rasgos fisiológicos y anatómicos foliares de renovales de ligustrina que podrían otorgarle ventajas para su establecimiento en un ambiente de sotobosque de la selva de Yungas.

M&M: Este estudio se realizó en el Parque Nacional Aconquija (Tucumán, Argentina). Se evaluaron los rasgos morfo-anatómicos foliares y fisiológicos en un ambiente de sotobosque durante primavera-verano e invierno. Se analizaron las características anatómicas de la lámina foliar y variables fisiológicas relacionadas al intercambio de gases. Además, se calculó el área foliar específica, densidad de hojas, contenido de nitrógeno foliar y eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno foliar.

Resultados: Durante primavera-verano *L. sinense* muestra una mayor eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno foliar y una mayor asimilación fotosintética en condiciones saturantes. La eficiencia de carboxilación, eficiencia intrínseca del uso del agua y espesor de hoja fueron 26%, 34% y 41% mayores en invierno con relación a primavera-verano. Durante el invierno se registró un aumento en el espesor de la lámina lo que contribuiría a mejorar el intercambio de CO₂ bajo condiciones subóptimas para la fotosíntesis.

Conclusiones: La ligustrina fotosintetiza todo el año y su éxito para establecerse en el sotobosque de la selva de Yungas podría explicarse en parte por las estrategias morfo-anatómicas y fisiológicas desplegadas.

PALABRAS CLAVE

Anatomía foliar, bosque subtropical, eficiencia en uso de agua, fotosíntesis, invasión biológica, ligustrina, Noroeste Argentino.

INTRODUCCIÓN

Muchas especies exóticas invasoras se han convertido en un problema mundial, ya que modifican la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas receptores (Pyšek *et al.*, 2020), alteran la biodiversidad, las propiedades edáficas, los ciclos biogeoquímicos y los servicios ecosistémicos (Vilà *et al.*, 2010; Milanović *et al.*, 2020) modificando y homogeneizando en muchos casos los paisajes (Parker *et al.*, 1999; Mack *et al.*, 2000; Brooks *et al.*, 2004; Simberloff, 2004) e incluso ocasionado costos económicos a la población humana (Reynolds *et al.*, 2020).

Tal es el caso de varios representantes del género *Ligustrum* L. (Oleaceae), el cual comprende alrededor de 50 especies de Europa, norte de África, Asia y Australia, con su centro de diversidad en China, Himalaya, Japón y Taiwán (Mack *et al.*, 2000; Theoharides & Dukes, 2007). Entre ellas, la ligustrina (*Ligustrum sinense* Lour.) es una especie arbustiva o arbórea de origen asiático, nativa de China, Vietnam y Laos, que crece en valles, bordes de arroyos, quebradas y en bosques mixtos entre los 200 y 2700 m s.n.m. (Batcher, 2000). Fue introducida en Europa, África, América y Australia con fines ornamentales (Weber, 2003). En Argentina, junto a otras especies leñosas como el ligustro (*L. lucidum* W. T. Ait.) (Fernández *et al.*, 2020), la acacia negra (*Gleditsia triacanthos* L.) (Ceballos *et al.*, 2020), los espinillos (*Pyracantha coccinea* M. Roem y *Cotoneaster horizontalis* Decne.), la mora blanca (*Morus alba* L.) y la zarzamora (*Rubus ulmifolius* Schott), es considerada invasora sobre áreas nativas y protegidas (Giorgis *et al.*, 2011; Montti *et al.*, 2017; Cash *et al.*, 2020; Yansen & Biganzoli, 2022).

La ligustrina ha sido poco estudiada en ambientes naturales de nuestro país (Lacoretz *et al.*, 2022). En el Parque Nacional Aconquija (provincia de Tucumán, Argentina) convive con otras especies del bosque nativo, ocupando la denominada franja de la selva basal (provincia fitogeográfica de las Yungas) hasta aproximadamente los 1000 m s.n.m. (Cabrera, 1976). En este ambiente la tala selectiva eliminó ejemplares adultos de cedros (*Cedrela angustifolia* DC.) y tipas (*Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze), entre otras especies maderables, creando claros donde la ligustrina se desarrolla con éxito y dando lugar a la formación de bosques secundarios de esta especie introducida (APN,

2016). Justamente en estos sitios se ha registrado una densidad de entre 4-10 renovales de ligustrina m⁻² (Podazza, 2019). También en el sotobosque nativo, donde la radiación incidente es muy baja tanto en verano como en invierno, se desarrollan renovales y ejemplares adultos de ligustrina, compitiendo con especies nativas (deciduas y perennes) como el nogal criollo (*Juglans australis* Griseb.), el chal-chal (*Allophylus edulis* (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.), cedros y tipas (Podazza, 2019). Sin embargo, hasta la fecha se desconoce la superficie afectada y la velocidad de expansión de la especie.

El éxito de *L. lucidum* y *L. sinense* en la conquista de diferentes espacios estaría relacionado a altas tasas de dispersión de semillas mediada por animales (Montaldo, 1993), a su elevado poder germinativo (Aragón & Groom, 2003; Lichstein *et al.*, 2004; Tecco *et al.*, 2007) y a su gran plasticidad bajo diferentes condiciones ambientales de baja intensidad lumínica (Vergara-Tabares *et al.*, 2016) y de estrés hídrico (Toscano *et al.*, 2018), entre otras causas (Fernández *et al.*, 2020).

Se postuló que en general las especies invasoras deben gran parte de su éxito competitivo a una alta tasa de asimilación fotosintética (Pattison *et al.*, 1998), a una alta eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno (ganancia de carbono por unidad de nitrógeno foliar) (Poorter & Evans, 1998; Funk *et al.*, 2013) y a una alta eficiencia en el uso de los nutrientes y el agua (Matzek, 2011), lo cual se reflejaría a su vez en altas tasas de crecimiento (Kirschbaum, 2011). Estudios existentes para la Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina), utilizando una estimación indirecta de la actividad fotosintética por medios satelitales (Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada, NDVI), indican que los bosques dominados por *L. lucidum*, fotosintetizan todo el año, con una mayor actividad en los meses de verano (Zamora Nasca *et al.*, 2014). Sin embargo, para el género *Ligustrum*, incluso para especies muy estudiadas como *L. lucidum*, existen pocas mediciones directas de fotosíntesis que permitan conocer su asimilación fotosintética neta u otras variables como la conductancia estomática y la transpiración foliar.

Teniendo en cuenta la relación estructura-función es interesante realizar estudios anatómicos foliares que permitan evaluar la asociación de características estructurales con las funciones de intercambio

gaseoso y la captación de la luz, indispensables para el proceso fotosintético. Bajo condiciones hídricas, lumínicas y térmicas contrastantes, numerosas especies tienen la capacidad de aclimatarse desplegando una plasticidad fisiológica y anatómica estacional para mejorar la eficiencia en el intercambio de gases y en el uso del agua y el nitrógeno foliar. Con esto se lograría reducir la pérdida de agua por evapotranspiración y mantener un balance positivo de carbono (Terashima *et al.*, 2006; Aranda *et al.*, 2007; Dong *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2022; Zou *et al.*, 2022).

En la región del Noroeste Argentino, no se han realizado estudios ecofisiológicos de ligustrina que permitan identificar su comportamiento fotosintético a lo largo del año. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es determinar si los renovales de *L. sinense*, que compiten por su establecimiento en un ambiente de sotobosque de selva basal de Yungas, exhiben plasticidad fisiológica (en términos de intercambio de gases, asimilación fotosintética, eficiencia en el uso del agua y del nitrógeno foliar) y morfo-anatómica foliar para mantener un balance positivo de carbono durante estaciones contrastantes en luz, temperatura y humedad, como lo son la primavera-verano (PV) y el invierno (INV).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio, clima y material vegetal

Sitio de estudio: El estudio se realizó en el Parque Nacional Aconquija, Tucumán (Argentina). El sitio seleccionado (Puesto Santa Rosa, 27° 17' 07" S, 65° 52' 20" O) se halla en la selva basal a 930 m s.n.m. en la provincia fitogeográfica de las Yungas (Cabrera, 1976), en la localidad de Alpachiri, departamento Chicligasta, provincia de Tucumán.

Clima de la zona: El clima del área de estudio es subtropical con estación seca. La temperatura media anual es de 19 °C. La temperatura promedio del mes más caliente (enero) es de 25 °C y la del mes más frío (julio) de 12 °C. La precipitación media histórica (1900-2001) es de 1385 mm anuales (Busnelli, 2009). La selva basal presenta un régimen pluvial monzónico (Bianchi & Yáñez, 1992), con un máximo en el verano y un mínimo invernal. El 85% del total de las precipitaciones

anuales se concentra en el trimestre de verano (diciembre-marzo) y primavera (septiembre-diciembre). La evapotranspiración anual es de 900 mm con lo que la zona resulta con balance hídrico positivo. En condiciones de sotobosque, la radiación incidente medida al momento de la toma de datos de intercambio gaseoso fue muy baja tanto en verano con 126 (\pm 22) $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$, como en invierno con 95,6 (\pm 22,4) $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Características de los ejemplares utilizados en el estudio: Para las mediciones del intercambio de gases se seleccionaron cinco ejemplares (renovales) de ligustrina (*L. sinense*) en una zona de sotobosque. Cada ejemplar fue identificado mediante etiquetas plásticas para realizar las mediciones y tomas de muestras sobre los mismos ejemplares y ramas a lo largo del estudio. Todos los ejemplares seleccionados poseían un porte aproximado de 2-2,5 m de altura, con un diámetro a la altura del pecho de aproximadamente 3-5 cm y se concentraban en un radio no mayor de 15 m. Dado que los ejemplares se encontraban dentro del bosque, cubiertos por el dosel superior, se los considera desarrollados en condiciones de sombra. Estos ejemplares crecían junto a otras especies juveniles de *Eugenia uniflora* L. (arrayán), *Myrcianthes pseudomato* (D. Legrand) McVaugh (pseudomato) y *J. australis* (nogal criollo), entre otras.

Época de medición: Las mediciones se realizaron en primavera-verano (noviembre) y en invierno (agosto). En los cinco ejemplares seleccionados, todas las mediciones de intercambio gaseoso se realizaron en al menos tres hojas completamente desarrolladas ubicadas a una altura entre 1,7 y 2 metros de altura, con orientación norte (N). Para asegurar la selección de hojas en edad similar, en los ejemplares seleccionados, se usó el criterio el color de la hoja, sanidad y su ubicación en la rama. En todos los casos se escogió el segundo par de hojas contando desde la porción apical de la rama.

Parámetros relacionados con el intercambio de gases y nitrógeno foliar

Variables medidas y equipamiento utilizado: Se midió asimilación fotosintética neta (A_n , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), conductancia estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiración foliar (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y concentración interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), utilizando un analizador infrarrojo de CO_2 portátil (LI-6400

XT, LiCor Inc. Nebraska, USA), equipado con una fuente de luz interna (10% azul y 90% rojo). Todas las mediciones mencionadas se realizaron en los meses de agosto (INV) y noviembre (PV) en diferentes días soleados y entre las 9:00 y 13:00 h. La asimilación fotosintética máxima ($A_{\max \text{ sat}}$) se midió bajo condiciones saturantes de luz y CO_2 (1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 400 $\mu\text{mol CO}_2$ respectivamente) y temperatura foliar constante ($25 \pm 0,5 \text{ }^\circ\text{C}$). La humedad relativa de la cámara se mantuvo dentro de 50 a 60% durante todas las mediciones. Tanto la eficiencia de carboxilación máxima (EC, $A_{\max \text{ sat}}/C_i$) como la eficiencia intrínseca en el uso del agua (EUA_i) ($A_{\max \text{ sat}}/g_s$) se calcularon a partir de los parámetros medidos (Rawson *et al.*, 1977).

El contenido de N_f se determinó por el método de micro Kjeldahl y se lo expresó en mmol N m^{-2} de superficie foliar. Por otro lado, la eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno foliar (EFUNf) se calculó como la relación entre $A_{\max \text{ sat}}/N_f$.

Para conocer el efecto del aumento de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) sobre la asimilación fotosintética neta (A_n) se expusieron las hojas a diferentes intensidades de radiación (1000, 750, 500, 400, 300, 200, 100, 50 y 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Este procedimiento genera curvas de respuestas (curvas A_n -RFA) que, analizadas mediante el procedimiento descrito por Schulte *et al.* (2003), permiten calcular la fotosíntesis máxima teórica (A_{\max}), el punto de saturación por luz (PSL), el punto de compensación lumínica (PCL), la respiración nocturna (R_n) y la eficiencia cuántica de la fotosíntesis (ΦCO_2).

Área foliar específica (AFE) y densidad de las hojas (DH): Para obtener el AFE, de las hojas utilizadas para medir las variables de intercambio gaseoso, se tomaron diez discos foliares de diámetro conocido a partir de dos hojas opuestas de cinco plantas diferentes. Los discos foliares se secaron en una termobalanza (Ohaus MB35) la cual permite evaporar el agua de los tejidos de manera continua y el registro continuo de la pérdida de peso, hasta que la muestra alcanza un peso constante registrado como peso seco (PS). El AFE resulta de dividir el valor del área foliar (AF) por el correspondiente valor de PS (AF/PS) expresándose en $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$. La masa foliar específica (MFE) resulta de la relación $1/\text{AFE}$ y se expresa en mg PS cm^{-2} , es un indicador de la inversión en carbono que la planta hace para obtener una superficie determinada de área foliar.

La densidad de las hojas (DH, expresada en g/cm^3) se calculó como el producto de la MFE expresada en g cm^{-2} x el espesor promedio de la lámina foliar expresado en centímetros (Wright & Westoby, 2002).

Anatomía foliar

Para los estudios anatómicos, se fijaron porciones de hoja (tercio medio de la semilámina) en glutaraldehído (Karnovsky, 1965), y FAA (formaldehído, alcohol etílico, ácido acético, agua; 10:50:5:35), cuidando que fuesen las mismas hojas seleccionadas para las mediciones de AFE y variables fotosintéticas. El material fijado en glutaraldehído fue sometido a deshidratación en una serie de alcoholes y acetona y posteriormente incluido en resina tipo Spurr. Se realizaron cortes gruesos de 5 a 7 μm de espesor en ultramicrotomo con cuchilla de diamante, los cuales fueron posteriormente teñidos con azul de toluidina para la cuantificación del espesor de tejidos en la lámina foliar. El material fijado en FAA se utilizó para la determinación de la densidad estomática (DE), tamaño de las estomas (longitud por ancho) y superficie estomática. Para ello secciones de lámina de aproximadamente 3 cm^2 fueron diafanizadas según Dizeo De Strittmatter (1973) y clarificados con hipoclorito de Na 50%, lavados y teñidos con el colorante metacromático violeta de cresil (Zarlavsky, 2014). Los cortes y diafanizados realizados fueron observados en un microscopio óptico binocular Carl Zeiss Lab. A1 Axiolab con polarizador y cámara AxioCam ERc 5s Zeiss adosada (Carl Zeiss, Oberkochen, Germany). Las mediciones de espesores de tejidos se realizaron utilizando el programa Axio Vision release 4.8.2 ($n=25$ para cada parámetro analizado por muestra).

El porcentaje de mesófilo ocupado por espacios aéreos (% aire) se calculó para cinco individuos en cada estación, realizando cinco repeticiones por muestra, utilizando la herramienta de medición de superficies del software Axio Vision. Sobre microfotografías tomadas a idéntico aumento se calculó la superficie total ocupada por la lámina en transcorte (Slam) y luego la superficie ocupada por los espacios aéreos (Saire). Por la diferencia Slam-Saire se calculó la superficie ocupada por tejidos (Stej). Finalmente se transformó este valor utilizando la siguiente ecuación $\% \text{aire} = \text{Saire} * 100 / \text{Slam}$.

Análisis estadístico

Los resultados obtenidos fueron sometidos a un test de Shapiro para estudiar su distribución y luego una prueba F para conocer la homogeneidad de las varianzas. El análisis de la varianza (ANOVA), se aplicó a resultados obtenidos para las variables analizadas en las estaciones contrastantes PV e INV, utilizando el paquete estadístico Infostat (versión 1.1). Las curvas de relaciones entre las variables fotosintéticas se ajustaron a rectas (programa Sigma Plot 11.0), mientras que la curva que relaciona la A_n con RFA se ajustó con el procedimiento de Schulte *et al.* (2003).

RESULTADOS

Asimilación fotosintética máxima bajo condiciones saturantes de luz y CO_2

La $A_{\max \text{ sat}}$ (fotosíntesis máxima en condiciones de saturación) registrada en PV resultó significativamente mayor (24%) con respecto a la de INV (Tabla 1). Del mismo modo, los valores de g_s , C_i y E fueron mayores ($p \leq 0.05$) en PV que en INV. Mientras que la tanto EC como la EUA_i resultaron mayores (26,1 y 33,8 % respectivamente) en INV en relación con PV (Tabla 1). En cuanto a la relación entre las variables de intercambio gaseoso, la $A_{\max \text{ sat}}$ mostró una correlación significativa con g_s para las dos estaciones estudiadas, encontrándose una mayor correlación en PV ($r = 0,96$) (Fig. 1A). Se observó que la $A_{\max \text{ sat}}$ aumentó al incrementarse g_s pero, la relación de dicho aumento fue diferente según la estación analizada. La tasa de aumento (mayor pendiente) fue mayor en INV que en PV, mientras que el máximo observado fue mayor en PV (Fig. 1A, Tabla 1). Por otro lado, en ambas estaciones la E presentó una alta correlación con g_s (Fig. 1B). En tanto que la EUA_i mostró un alto coeficiente de regresión negativo con respecto a g_s tanto en INV como en PV (Fig. 1C). Finalmente, la concentración de nitrógeno foliar de ligustrina no difirió de forma significativa en INV respecto a PV. Mientras que la EFUNf fue mayor en PV, registrando un incremento del 29% con respecto a INV (Tabla 1).

Respuesta de la asimilación fotosintética neta (A_n) a la radiación fotosintéticamente activa (RFA)

Las curvas de respuesta de la A_n respecto de la RFA creciente permiten calcular la capacidad

Tabla 1. Valores obtenidos para variables de intercambio gaseoso bajo condiciones saturantes de radiación y CO_2 y asimilación fotosintética máxima (A_{\max}) calculada a partir de las curvas de fotosíntesis vs radiación fotosintéticamente activa (RFA) creciente en renovales de *L. sinense* creciendo en un ambiente de sotobosque en dos estaciones contrastantes.

Estaciones de crecimiento	PV	INV
$A_{\max \text{ sat}}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	11,8 (1,5) a	9,0 (0,9) b
g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,113 (0,04) a	0,053 (0,01) b
C_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	207,1 (31,5) a	117,9 (21,7) b
E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1,86 (0,5) a	0,73 (0,14) b
EC ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	59,0 (10,1) b	79,82 (24,5) a
EUA_i ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	112,4 (22,0) b	169,7 (13,6) a
N_f (mmol N/m^2)	63,9 (6,1) a	69,1 (5,7) a
EFUNf ($\mu\text{mol mol s}^{-1}$)	184,4 (12,5) a	130,3 (10,2) b
A_{\max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	12,75 (0,5) a	9,83 (1,1) b
PSL ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	454,8 (17,5) a	511,8 (54,1) a
PCL ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	20,98 (1,7) a	10,85 (1,8) b
Rn ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1,38 (0,7) a	0,52 (0,2) b
$\emptyset CO_2$ (mol mol^{-1})	0,073 (0,02) a	0,046 (0,01) a

Abreviaturas: $A_{\max \text{ sat}}$: asimilación fotosintética máxima calculada bajo condiciones saturantes; A_{\max} : Asimilación fotosintética máxima; C_i : concentración interna de CO_2 ; E: transpiración foliar; EC: eficiencia o capacidad de carboxilación; EFUNf: eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno foliar; EUA_i : eficiencia intrínseca en el uso del agua; g_s : conductancia estomática; N_f : contenido de nitrógeno foliar; $\emptyset CO_2$: eficiencia fotosintética; PCL: punto de compensación por luz; PSL: punto de saturación por luz; Rn: respiración nocturna; INV: invierno; PV: primavera-verano. Los datos representan la media de 4-5 individuos diferentes con 4-5 mediciones por planta. Los valores entre paréntesis corresponden a la desviación estándar. Letras diferentes entre estaciones corresponden a diferencias estadísticas significativas.

fotosintética o fotosíntesis máxima teórica (A_{\max}), el punto de saturación por luz (PSL), el punto de compensación lumínica (PCL), la respiración nocturna (Rn) y la eficiencia cuántica de la

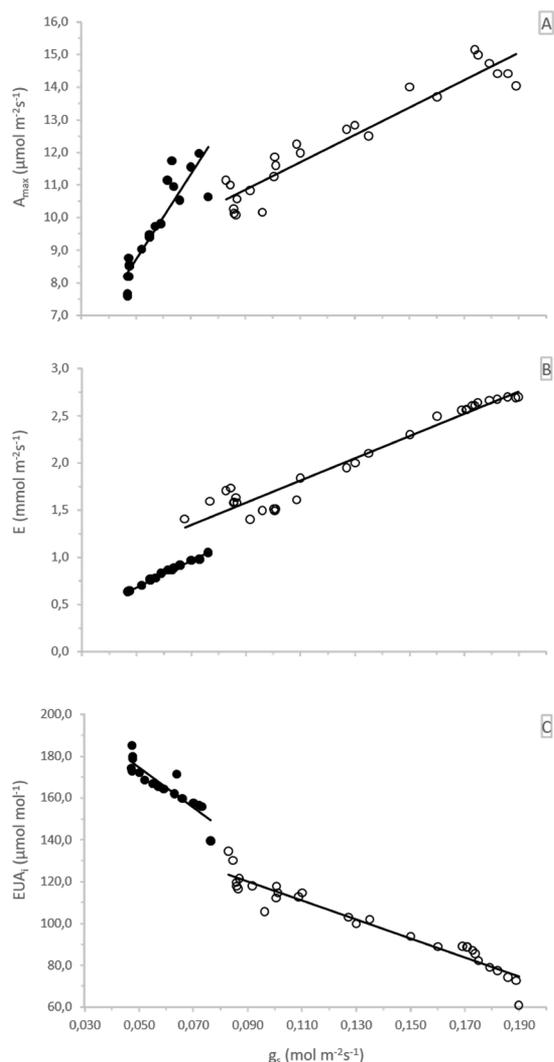


Fig. 1. Relación entre variables de intercambio gaseoso en renovales de *L. sinense* en un ambiente de sotobosque en dos estaciones contrastantes. Conductancia estomática (g_s) vs **A:** Asimilación fotosintética máxima bajo condiciones saturantes de radiación y CO_2 (A_{max}). **B:** Transpiración foliar (E). **C:** Eficiencia intrínseca del uso del agua (EUA_i). Los valores representados corresponden a los valores promedio obtenidos para 4-5 individuos diferentes. **Abreviaturas:** A_{max} : asimilación fotosintética máxima bajo condiciones saturantes; g_s : conductancia estomática; E : transpiración foliar; EUA_i : Eficiencia intrínseca del uso del agua. Símbolos= (●) INV: Invierno; $A_{max} = 131,01 \cdot g_s + 2,19$, $r = 0,91$; $E = 14,018 \cdot g_s - 0,0156$, $r = 0,99$; $EUA_i = -952,03 \cdot g_s + 221,99$, $r = 0,89$. (○) PV: Primavera-verano; $A_{max} = 42,103 \cdot g_s + 7,08$, $r = 0,96$; $E = 11,801 \cdot g_s + 0,5175$, $r = 0,97$; $EUA_i = -456,02 \cdot g_s + 161,4$, $r = 0,96$.

fotosíntesis (ΦCO_2). Tanto la A_{max} como el PCL y R_n presentaron diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre las estaciones analizadas, con valores mayores en PV que en INV (Fig. 2, Tabla 1). Sin embargo, la ΦCO_2 , definida como el número de moles de fotones necesarios para fijar un mol de CO_2 , y el PSL no presentaron diferencias entre las estaciones (Tabla 1).

Rasgos anatómicos y estructurales de las hojas

Tanto el AFE como la MFE calculadas para PV e INV no mostraron diferencias significativas ($p \leq 0,05$). Sin embargo, la DH resultó un 18% mayor en PV que en INV (Tabla 2).

El estudio anatómico foliar indicó que la ligustrina presenta hojas hipo-estomáticas (Fig. 3A y B), dorsiventrales con epidermis unistratas. Se observaron diferencias significativas en la densidad estomática, presentando una mayor densidad en PV (15% más que en INV) (Tabla 3). Las dimensiones estomáticas fueron similares considerando la longitud, aunque se registró un mayor ancho y en

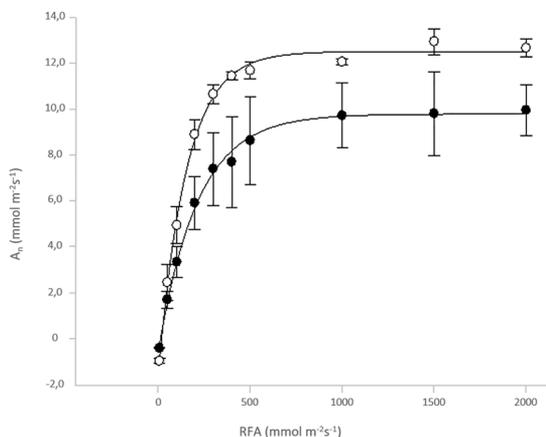


Fig. 2. Respuesta de la asimilación fotosintética neta a la radiación fotosintéticamente activa creciente en renovales de *L. sinense* en un ambiente de sotobosque en dos estaciones contrastantes. Los valores representados corresponden a los valores promedio obtenidos para 4-5 individuos diferentes. **Abreviaturas:** A_n : asimilación fotosintética neta; RFA: radiación fotosintéticamente activa. Símbolos= (●) INV: Invierno; $A_n = 9,82 - (\exp(-0,0047 \cdot RFA)) \cdot 10,35$, $r = 0,98$ $p \leq 0,01$; (○) PV: Primavera-verano; $A_n = 12,54 - (\exp(-0,0065 \cdot RFA)) \cdot 14,0895$, $r = 0,98$ $p \leq 0,01$.

Tabla 2. Parámetros morfológicos foliares en renovales de *L. sinense* creciendo en un ambiente de sotobosque en dos estaciones contrastantes.

	PV	INV
AFE (cm ² /gPS)	156,3 (6,2) a	134,5 (7,5) a
MFE (mgPS/cm ³)	6,40 (0,7) a	7,44 (0,8) a
DH (g/cm ³)	0,392 a	0,322 b

Abreviaturas: AFE: área foliar específica; DH: densidad de hojas; MFE: masa foliar específica; INV: invierno; PV: primavera-verano. Los datos representan la media de 4-5 individuos diferentes con 4-5 mediciones por planta. Los valores entre paréntesis corresponden a la desviación estándar (DS). Letras diferentes entre estaciones corresponden a diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

consecuencia una mayor área estomática en PV (Tabla 3). El espesor de la lámina foliar resultó mayor (41%) en INV (Fig. 4B) respecto del calculado para PV (Fig. 4A, Tabla 3). La Fig. 4 muestra claramente como hubo una redistribución de los tejidos entre ambas estaciones. En INV aumentaron en un 151% los espacios aéreos en el mesófilo y el número de células del tejido en empalizada, lo cual se vio reflejado en un mayor espesor foliar y una menor AFE con respecto a PV (Tabla 3).

Tabla 3. Parámetros anatómicos foliares en renovales de *L. sinense* creciendo en un ambiente de sotobosque en dos estaciones contrastantes.

	PV	INV
Ep. Sup. (μ)	20,83 (4,4) a	22,36 (3,6) a
Emp. (μ)	54,04 (6,4) a	136,07 (19,6) b
Esp. (μ)	89,55 (12,1) a	75,56 (13,5) b
Ep. Inf. (μ)	14,65 (2,9) a	16,27 (2,2) a
Lámina foliar (μ)	163,30 (13,9) b	231,28 (19,8) a
Tejidos (%)	75,4 (3,43) a	73,0 (1,20) a
Espacios aéreos (%)	24,6 (3,43) a	27,0 (1,20) a
DEI (estomas/mm ²)	325,5 (62) a	275,9 (71,7) b
LE (μ)	18,7 (1,3) a	19,8 (2,5) a
AE (μ)	16,6 (1,3) a	14,9 (1,6) b

Abreviaturas: Espacios aéreos: porcentaje de transcorte ocupado por espacios aéreos. Tejidos: porcentaje de transcorte ocupado por tejidos; AE: ancho de los estomas o latitud estomática; DEI: densidad estomática epidermis inferior; Emp.: espesor de empalizada; Ep. Sup.: espesor de epidermis superior; Ep. Inf.: espesor de epidermis inferior; Esp.: espesor de esponjoso; Lámina foliar: espesor de la lámina foliar; LE: largo de los estomas o longitud estomática. INV: invierno; PV: primavera-verano. Los datos representan la media de 4-5 individuos diferentes. Letras diferentes entre estaciones corresponden a diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

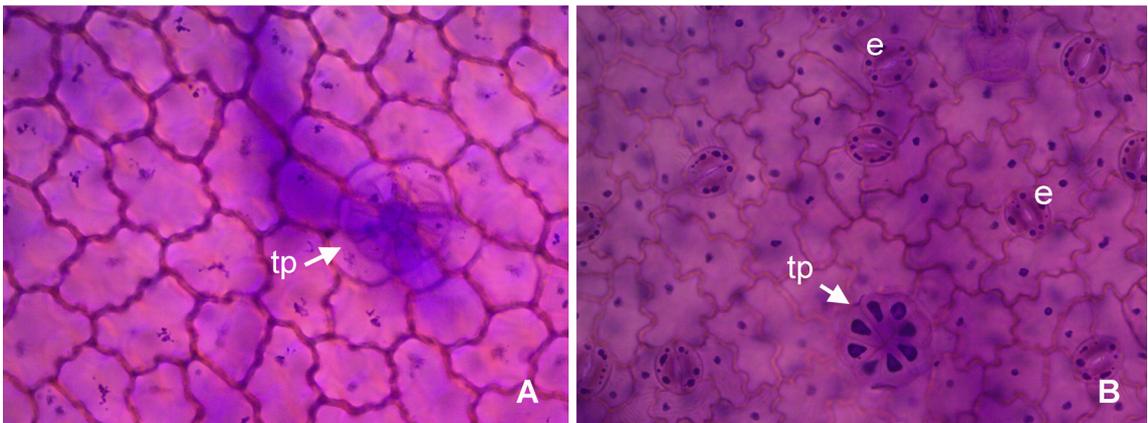


Fig. 3. Epidermis de *L. sinense*. **A:** Epidermis superior. **B:** Epidermis inferior. Abreviaturas= e: estoma; tp: tricoma peltado. Escalas= A-B: 50 μ m.

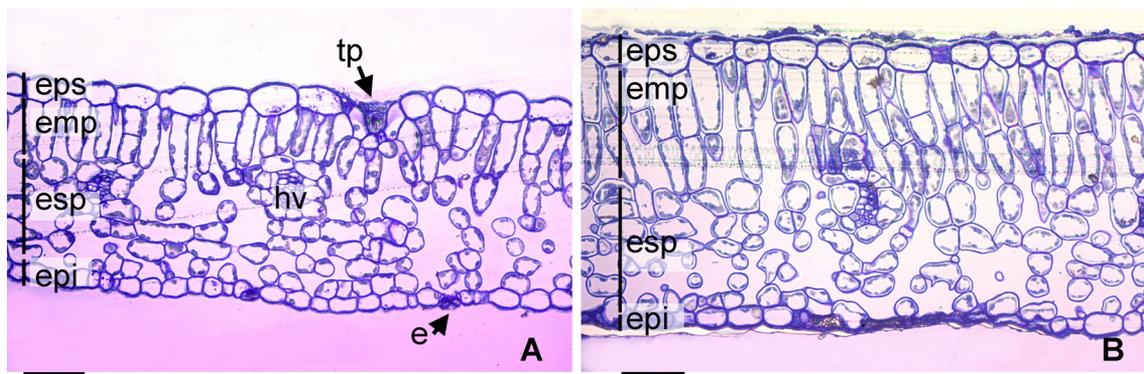


Fig. 4. Cortes transversales de renovales de *L. sinense* creciendo en un ambiente de sotobosque en dos estaciones contrastantes. **A:** Primavera-Verano (PV). **B:** Invierno (INV). Abreviaturas= e: estoma; emp: mesófilo en empalizada; epi: epidermis inferior; eps: epidermis superior; esp: mesófilo esponjoso; hv: haz vascular; tp: tricoma peltado. Escalas= A-B: 50 μm .

DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que los renovales de *L. sinense*, creciendo en un ambiente de sotobosque de la selva basal de Yungas, fotosintetizan todo el año manteniendo su capacidad de asimilar carbono en invierno, donde la temperatura, humedad e intensidades lumínicas son más bajas que en primavera-verano. Estos resultados coinciden con otras investigaciones donde se ha demostrado que algunas especies arbóreas exhiben una tasa fotosintética ligeramente inferior en invierno en comparación con la estación de crecimiento primavera-verano (Flexas *et al.*, 2001; Medlyn *et al.*, 2002; Awada *et al.*, 2003). En base a estos datos se considera que la fotosíntesis de las especies siempre-verdes en invierno, con condiciones de temperatura y radiación solar sub-óptimas, juega un rol importante en la ganancia anual de carbono para el mantenimiento del crecimiento entre otras funciones (Miyazawa & Kikuzawa, 2005). Si bien en nuestro estudio se describen los cambios morfológicos a nivel de hoja asociados a la función fotosintética que esta especie despliega en ambas estaciones (INV y PV) se desconocen otros detalles metabólicos que acompañarían a estos cambios como por ejemplo la actividad de las enzimas ligadas al ciclo de Calvin.

Según varios autores, las especies invasoras tendrían rasgos morfológicos (Van Kleunen *et al.*, 2010; Te Beest *et al.*, 2015; Kaushik *et al.*, 2022)

y fisiológicos (Lambers & Poorter, 1992; Baruch & Goldstein, 1999; Durand & Goldstein, 2001; Stratton & Goldstein, 2001; Cavaleri & Sack, 2010) particulares entre los que destacan una mayor área foliar específica (AFE), mayor velocidad de crecimiento y altura de las plantas, mayor densidad de las hojas (DH), altas tasas de asimilación fotosintética neta (A_n), una mayor conductancia estomática (g_s) y una mayor eficiencia intrínseca en el uso del agua (EUA_i), entre otros, que influirían en su capacidad competitiva (Drake *et al.*, 1989). Sin embargo, datos obtenidos para otras especies arbóreas que crecen en las Yungas demuestran que estas premisas no siempre son válidas. Así, la ligustrina manifestó una A_n en PV similar a la del nogal criollo (*J. australis*) (A_{max} entre 10 y 11 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, datos propios), pero menor que las registradas para ejemplares jóvenes de aliso (*Alnus acuminata* Kunth) de 14 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (González *et al.*, 2017). Cabe aclarar que tanto *J. australis* como *A. acuminata* son especies caducifolias frente a *L. sinense* que es una especie perennifolia, por lo que la comparación sólo es válida para la etapa de crecimiento en PV.

Bajo condiciones saturantes de luz y CO_2 , las plantas expresan su máxima asimilación fotosintética ($A_{max \text{ sat}}$) por lo que este parámetro puede ser utilizado para comparaciones rápidas de eficiencia fotosintética entre especies, de la misma edad y bajo el mismo hábitat (Ainsworth *et al.*, 2003). Sin embargo, dadas las interacciones existentes

entre las diferentes variables que intervienen en el intercambio de gases, se estima que un mejor análisis surge de estudiar las relaciones entre las variables. Si se analizan la eficiencia intrínseca en el uso del agua (EUAi; resultante de $A_{\max \text{ sat}}/g_s$) y la eficiencia de carboxilación (EC; resultante de $A_{\max \text{ sat}}/C_i$), *L. sinense* ajusta estas variables para enfrentar el cambio de las condiciones micro meteorológicas y sus efectos sobre la fotosíntesis y transpiración en los meses de INV con respecto a los de PV.

Los datos obtenidos a partir de las mediciones realizadas indican que la $A_{\max \text{ sat}}$ en ambas estaciones se encuentra limitada en parte por la g_s , lo que es esperable, ya que la disminución en el valor de este factor implica una menor captación de CO_2 . Sin duda, esta no es la única interpretación ya que podría haber también otras limitantes, como las metabólicas, que surgirían a partir de otras mediciones, como por ejemplo del estudio de la respuesta de la asimilación fotosintética en función de distintas concentraciones internas de CO_2 (curvas A-C_i) que no fue el objetivo de este estudio. Por otro lado, los coeficientes de regresión altos encontrados entre E/g_s demostraron un fuerte control estomático en la pérdida de agua por transpiración. El rango de variación en la variable g_s fue mayor en PV respecto a INV, resultando que a medida que la g_s incrementaba, se perdía más agua por transpiración en PV que en INV, esto significaría que la ligustrina puede capturar más moléculas de CO_2 por molécula de agua pérdida en la estación fría que en la cálida. Los datos de transpiración foliar (E) corroboran esta hipótesis ya que en INV transpira casi la mitad que en PV. Estas diferencias se encuentran asociadas también a otros factores como la demanda atmosférica relacionada con la temperatura y la humedad ambiental. Por ejemplo, en invierno, cuando existe una menor disponibilidad de agua (Busnelli, 2009), g_s disminuyó, en consecuencia, disminuyó E y el valor de la EUAi se incrementó. De forma contraria en PV, se observó una menor pendiente de la recta de la relación $A_{\max \text{ sat}}/g_s$ posiblemente por la demanda atmosférica, la mayor humedad relativa ambiental influyó en el aumento de la g_s , pero las temperaturas mayores propias de la estación aumentaron la E, disminuyendo la EUAi y por consiguiente aumentando el riesgo de desecación al mantener los estomas abiertos.

Por otro lado, la eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno foliar (EFUNf) fue mayor en PV que en INV, lo que se relaciona de forma directa con la mayor $A_{\max \text{ sat}}$ de la estación.

Los datos derivados de las curvas de asimilación fotosintética neta (A_n) indican que en PV, al aumentar la radiación incidente (RFA), la ligustrina posee una A_{\max} mayor que en INV. Los datos bibliográficos para A_{\max} de otras especies de *Ligustrum* en diferentes condiciones ambientales, difieren ampliamente con los valores registrados en las estaciones bajo estudio. Así, por ejemplo, plántulas de *L. lucidum*, cultivadas bajo condiciones controladas presentaron valores de $5,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Zhou *et al.*, 2018; Liang *et al.*, 2019), mientras que en condiciones de campo y bajo dos regímenes de luz (sol y sombra) se informaron valores entre $3,4$ y $1,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente (Larcher *et al.*, 2015). Zhang *et al.* (2013), informaron para *L. lucidum* valores de campo de $9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en los meses junio-julio correspondientes a la temporada de primavera-verano en China.

Se conoce que, en las especies tolerantes de sombra, tanto el PCL como la respiración nocturna (Rn) presentan valores muy bajos (Craine & Reich, 2005). En *Swietenia macrophylla* King y *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Marenco *et al.*, 2001) se encontró que el PCL resultó ser más elevado en “hojas de sol” que en “hojas de sombra”. En nuestro estudio en un ambiente de sotobosque, quizás equivalente a una condición de sombra o semisombra aún más pronunciada en invierno, el valor de PCL de INV fue 48% menor que en PV, mientras que la Rn disminuyó en un 62%. La disminución del PCL y de la Rn, en ambientes de sombra y en INV, podría ser interpretada como un cambio que experimenta la especie para lograr un mayor aprovechamiento de la menor radiación solar incidente en el sotobosque, así como para lograr un manejo más eficiente en el balance de carbono.

Desde una perspectiva estructural y funcional, se conoce que la difusión de CO_2 dentro de la hoja depende de forma directa de la estructura interna de la misma, siendo una limitante importante para la fotosíntesis (Parkhurst, 1986; Mo *et al.*, 2020; Whitewoods, 2021). La variación en el tamaño de las células del mesófilo y en el tamaño y la arquitectura de los espacios aéreos influyen en la superficie efectiva de intercambio gaseoso de las células (Ren *et al.*, 2019) y en la conductancia del

CO₂ en este tejido (Flexas *et al.*, 2012; Lundgren & Fleming, 2020). Se ha establecido que los espacios aéreos favorecen el intercambio gaseoso al presentar un mayor coeficiente de difusión del CO₂ (aproximadamente 10.000 veces mayor), respecto a la barrera que ofrece la fase líquida contenida en las paredes celulares, las membranas plasmáticas, el citoplasma celular y el estroma de los cloroplastos (Théroux-Rancourt *et al.*, 2021). En las hojas de INV de ligustrina reducir el tamaño de las células del mesófilo y aumentar el volumen de los espacios aéreos permitiría una difusión facilitada del CO₂ y una mayor relación de superficie de intercambio disponible, resultando en un aumento neto en las tasas de suministro de CO₂ a los cloroplastos (Théroux-Rancourt *et al.*, 2021). Estos importantes factores estructurales podrían explicar, al menos en parte, la mayor eficiencia de carboxilación (EC) observada en INV (35% mayor) con respecto a PV. Al mismo tiempo, el desarrollo de un mesófilo esponjoso con grandes cavidades de aire en INV mejoraría la difusión de la luz dentro de la hoja. Según Niinemets (1999) y Vogelmann & Gorton (2014) este cambio estructural favorece la reflexión de la luz dentro del tejido, lo que facilitaría la fotosíntesis.

Frente al escenario invernal de bajas temperaturas, baja humedad e intensidades lumínicas, *L. sinensis* debe maximizar la toma de CO₂ atmosférico para mantener un cierto flujo de C. Al menos dos estrategias parecen haber sido desarrolladas para enfrentar esta situación, una fisiológica relacionada al manteniendo de la actividad fotosintética optimizando su eficiencia intrínseca en el uso del agua, su eficiencia en la carboxilación y ajustando el punto de compensación lumínica; y una morfológica, relacionada con el incremento en el espesor del mesófilo caracterizado por una disminución del tamaño celular, un aumento en el número de capas de células en la empalizada y un aumento de los espacios aéreos que favorecerían una mayor superficie de intercambio de CO₂ y de reflexión de la luz.

CONCLUSIONES

Se ha demostrado que *L. sinensis* presenta una plasticidad morfológica y fisiológica foliar, la cual le permite mantenerse fotosintéticamente activa

a lo largo de las cuatro estaciones del año en el ambiente de sotobosque de selva basal de Yungas. Aunque las tasas de asimilación fotosintética son ligeramente menores en invierno, las hojas de esta especie invasora ajustan su anatomía y metabolismo fotosintético para maximizar la toma de C atmosférico por unidad de agua perdida por transpiración. Esto le otorgaría una ventaja competitiva bajo condiciones de baja radiación solar en el ambiente de sotobosque y en la estación invernal cuando la baja intensidad lumínica, humedad y temperatura se convierten en factores limitantes.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

MIM, SEB y JAG: diseño de la investigación, toma de datos, elaboración de figuras y análisis estadístico. DG, PP, MIM, SEB y JAG participaron en la interpretación de datos y redacción del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Miguel Lillo (FML) por el apoyo a este tipo de investigaciones bajo el proyecto “Estudios ecofisiológicos en especies que se repiten en gradientes altitudinales y latitudinales” (B-0005-1). A la Administración de Parques Nacionales que concedió el permiso para poder realizar los estudios planificados. A la Dra. Daniela Cano, Parque Nacional Aconquija, por su apoyo en las tareas de campo. A los guardaparques del Puesto Santa Rosa.

BIBLIOGRAFÍA

- AINSWORTH, E. A., P. A. DAVEY, G. J. HYMUS, C. P. OSBORNE, ... & S. P. LONG. 2003. Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Lolium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air CO₂ Enrichment (FACE). *Plant Cell Environ.* 26: 705-714.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01007.x>
- APN. 2016. Plan de Gestión Parque Nacional Campo de los Alisos [online]. Disponible en: <https://sib.gob>.

- ar/archivos/PG_PNCAlisos_julio_2016_comp.pdf [Acceso: 20 marzo 2023].
- ARAGÓN, R. & M. GROOM. 2003. Invasion by *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in NW Argentina: Early stages characteristics in different habitat types. *Rev. Biol. Trop.* 51: 59-70.
- ARANDA, I., M. PARDOS, J. PUERTOLAS, M. D. JIMENEZ & J. A. PARDOS. 2007. Water-use efficiency in cork oak (*Quercus suber*) is modified by the interaction of water and light availabilities. *Tree Physiol.* 27: 671-677. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.5.671>
- AWADA, T., K. RADIOGLOU, M. N. FOTELLI & H. I. A. CONSTANTINIDOU. 2003. Ecophysiology of seedlings of three Mediterranean pine species in contrasting light regimes. *Tree Physiol.* 23: 33-41. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.1.33>
- BARUCH, Z. & G. GOLDSTEIN. 1999. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia* 121: 183-192. <https://doi.org/10.1007/s004420050920>
- BATCHER, M. S. 2000. Element stewardship abstract for *Ligustrum* spp., privet. *The Nature Conservancy, Arlington, Virginia* [online]. Disponible en: https://www.invasive.org/weedcd/pdfs/tncweeds/ligu_sp.pdf. [Acceso: 20 marzo 2023].
- BIANCHI, A. R. & C. E. YÁÑEZ. 1992. *Las precipitaciones en el Noroeste Argentino*. 2° Ed. INTA EEA Salta, Salta.
- BROOKS, M. L., C. M. D'ANTONIO, D. M. RICHARDSON, J. B. GRACE, ... & D. PYKE. 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience* 54: 677-688. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0677:EOIAP0\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0677:EOIAP0]2.0.CO;2)
- BUSNELLI, J. 2009. *Evolución histórica, situación actual y perspectivas futuras del riesgo de inundación en la cuenca del Río Gastona*, Tucumán, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- CABRERA, A. 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 2° Ed. Editorial ACME SACI, Buenos Aires.
- CASH, J. S., C. J. ANDERSON & W. D. GULSBY. 2020. The ecological effects of Chinese privet (*Ligustrum sinense*) invasion: a synthesis. *Invasive Plant Sci. Manag.* 13: 3-13. <https://doi.org/10.1017/inp.2020.4>
- CAVALERI, M. A. & L. SACK. 2010. Comparative water use of native and invasive plants at multiple scales: a global meta-analysis. *Ecology* 91: 2705-2715. <https://doi.org/10.1890/09-0582.1>
- CEBALLOS, S. J., Y. JIMÉNEZ & R. FERNÁNDEZ. 2020. Estructura de los bosques de *Gleditsia triacanthos* en función de la edad (valle de La Sala, Tucumán, Argentina). *Ecol. Austral* 30: 251-259. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1083>
- CRAINE, J. M. & P. B. REICH. 2005. Leaf-level light compensation points in shade-tolerant woody seedlings. *New Phytol.* 166: 710-713. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01420.x>
- DIZEO DE STRITTMATTER, C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15: 126-129. <https://botanicaargentina.org.ar/wp-content/uploads/2018/09/126-129013.pdf>
- DONG, T., J. LI, Y. ZHANG, H. KORPELAINEN, ... & C. LI. 2015. Partial shading of lateral branches affects growth, and foliage nitrogen- and water-use efficiencies in the conifer *Cunninghamia lanceolata* growing in a warm monsoon climate. *Tree Physiol.* 35: 632-643. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv036>
- DRAKE, J. A., H. A. MOONEY, F. DI CASTRI, R. GROVES, ... & M. WILLIAMSON. 1989. *Biological invasion. A global perspective*. Scientific Committee on Problems of the Environment, International Council of Scientific Unions. Wiley, New York.
- DURAND, L. Z. & G. GOLDSTEIN. 2001. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia* 126: 345-354. <https://doi.org/10.1007/s004420000535>
- FERNÁNDEZ, R. D., S. J. CEBALLOS, R. ARAGÓN, A. MALIZIA, ... & H. R. GRAU. 2020. A global review of *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) invasion. *Bot. Rev.* 86: 93-118. <https://doi.org/10.1007/s12229-020-09228-w>
- FLEXAS, J., J. GULÍAS, S. JONASSON, H. MEDRANO & M. MUS. 2001. Seasonal patterns and control of gas exchange in local populations of the Mediterranean evergreen shrub *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecol.* 22: 33-43. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(00\)01099-7](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(00)01099-7)
- FLEXAS, J., M. M. BARBOUR, O. BRENDEL, H. M. CABRERA, ... & C. R. WARREN. 2012. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science* 193-194: 70-84. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.05.009>

- FUNK, J. L., L. A. GLENWINKEL & L. SACK. 2013. Differential allocation to photosynthetic and non-photosynthetic nitrogen fractions among native and invasive species. *PLoS ONE* 8: e64502. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064502>
- GIORGIS, M. A., P. A. TECCO, A. M. CINGOLANI, D. RENISON, ... & V. PAIARO. 2011. Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biol. Invasions* 13: 1423-1434. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9900-y>
- GONZÁLEZ, J. A., S. E. BUEDO & F. E. PRADO. 2017. Caracterización fotosintética en plantas jóvenes y adultas de *Alnus acuminata* ("aliso del cerro") en las Yungas (Tucumán, Argentina). *Lilloa* 54: 41-57. <https://www.lilloa.org.ar/journals/index.php/lilloa/article/view/80>
- KARNOVSKY, M. J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 27: 137-138.
- KAUSHIK, P., P. K. PATI, M. L. KHAN & P. K. KHARE. 2022. Plant functional traits best explain invasive species' performance within a dynamic ecosystem-A review. *Trees, Forests and People* 8: 100260. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100260>
- KIRSCHBAUM, M. U. 2011. Does enhanced photosynthesis enhance growth? Lessons learned from CO₂ enrichment studies. *Plant Physiol.* 155: 117-124. <https://doi.org/10.1104/pp.110.166819>
- LACORETZ, M. V., C. MALAVERT, N. MADANES, P. CRISTIANO & P. M. TOGNETTI. 2022. Seed dormancy and germination of native and invasive alien woody species of an endangered temperate forest in the Argentine Pampas. *For. Ecol. Manag.* 526: 120577. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120577>
- LAMBERS, H. & H. POORTER. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 23: 187-261. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60148-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60148-8)
- LARCHER, L., G. NOGUEIRA & M. R. BOEGER. 2015. Morphological plasticity and gas exchange of *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton in distinct light conditions. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 58: 877-885. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132015060439>
- LIANG, H.-Z., F. ZHU, R.-J. WANG, X.-H. HUANG & J.-J. CHU. 2019. Photosystem II of *Ligustrum lucidum* in response to different levels of manganese exposure. *Sci. Rep.* 9: 12568. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48735-8>
- LICHSTEIN, J. W., H. R. GRAU & R. ARAGÓN. 2004. Recruitment limitation in secondary forests dominated by an exotic tree. *J. Veg. Sci.* 15: 721-728. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02314.x>
- LUNDGREN, M. R. & A. J. FLEMING. 2020. Cellular perspectives for improving mesophyll conductance. *Plant J.* 101: 845-857. <https://doi.org/10.1111/tpj.14656>
- MACK, R. N., D. SIMBERLOFF, W. M. LONSDALE, H. EVANS, ... & F. A. BAZZAZ. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10: 689-710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- MARENCO, R. A., J. F. DE C. GONCALVES & G. VIEIRA. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiol.* 21: 1311-1318. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.18.1311>
- MATZEK, V. 2011. Superior performance and nutrient-use efficiency of invasive plants over non-invasive congeners in a resource-limited environment. *Biol. Invasions* 13: 3005-3014. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9985-y>
- MEDLYN, B. E., E. DREYER, D. ELLSWORTH, M. FORSTREUTER, ... & D. LOUSTAU. 2002. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant Cell Environ.* 25: 1167-1179. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00891.x>
- MILANOVIĆ, M., S. KNAPP, P. PYŠEK & I. KÜHN. 2020. Linking traits of invasive plants with ecosystem services and disservices. *Ecosyst. Serv.* 42: 101072. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101072>
- MIYAZAWA, Y. & K. KIKUZAWA. 2005. Winter photosynthesis by saplings of evergreen broad-leaved trees in a deciduous temperate forest. *New Phytol.* 165: 857-866. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01265.x>
- MO, L., J. CHEN, X. LOU, Q. XU, ... & E. LIN. 2020. Colchicine-induced polyploidy in *Rhododendron fortunei* Lindl. *Plants* 9: 424. <https://doi.org/10.3390/plants9040424>
- MONTALDO, N. H. 1993. Dispersión por aves y éxito reproductivo de dos especies de *Ligustrum* (Oleaceae) en un relicto de selva subtropical en la Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 66: 75-85. http://rchn.biologichile.cl/pdfs/1993/1/Montaldo_1993.pdf

- MONTTI, L., V. PIRIZ CARRILLO, J. GUTIÉRREZ-ANGONESE, N. I. GASPARRI, ... & H. R. GRAU. 2017. The role of bioclimatic features, landscape configuration and historical land use in the invasion of an Asian tree in subtropical Argentina. *Landscape Ecol.* 32: 2167-2185. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0563-2>.
- NIINEMETS, Ü. 1999. Research review. Components of leaf dry mass per area - thickness and density - alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytol.* 144: 35-47. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00466.x>
- PARKER, I. M., W. M. LONSDALE, K. GOODELL, M. WONHAM, ... & L. GOLDWASSER. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invasions* 1: 3-19. <https://doi.org/10.1023/A:1010034312781>
- PARKHURST, D. F. 1986. Internal leaf structure: a three-dimensional perspective. En: GIVNISH, T. J. (ed.), *On the Economy of Plant Form and Function*, pp. 215-250. Cambridge University Press, Cambridge.
- PATTISON, R. R., G. GOLDSTEIN & A. ARES. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia* 117: 449-459. <https://doi.org/10.1007/s004420050680>
- PODAZZA, G. 2019. Especies vegetales exóticas: el establecimiento de plántulas de *Ligustrum sinense* (Oleaceae) en selva basal fragmentada por explotación forestal (PN Aconquija, Tucumán) [online]. Disponible en: https://issuu.com/junazdg/docs/boletin_investigacion_y_monitoreo_noa_1 [Acceso: 20 marzo 2023].
- POORTER, H. & J. R. EVANS. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116: 26-37. <https://doi.org/10.1007/s004420050560>
- PYŠEK, P., P. E. HULME, D. SIMBERLOFF, S. BACHER, ... & D. M. RICHARDSON. 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biol. Rev.* 95: 1511-1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- RAWSON, H. M., J. E. BEGG & R. G. WOODWARD. 1977. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta* 134: 5-10. <https://doi.org/10.1007/BF00390086>
- REN, T., S. M. WERADUWAGE & T. D. SHARKEY. 2019. Prospects for enhancing leaf photosynthetic capacity by manipulating mesophyll cell morphology. *J. Exp. Bot.* 70: 1153-1165. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery448>
- REYNOLDS, C., N. VENTER, B. W. COWIE, D. MARLIN, ... & M. J. BYRNE. 2020. Mapping the socio-ecological impacts of invasive plants in South Africa: Are poorer households with high ecosystem service use most at risk? *Ecosyst. Serv.* 42: 101075. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101075>
- SCHULTE, M., C. OFFER & U. HANSEN. 2003. Induction of CO₂-gas exchange and electron transport: comparison of dynamic and steady-state responses in *Fagus sylvatica* leaves. *Trees* 17: 153-163. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0219-x>
- SIMBERLOFF, D. 2004. Community Ecology: Is it time to move on? *Am. Nat.* 163: 787-799. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdf/10.1086/420777>
- STRATTON, L. C. & G. GOLDSTEIN. 2001. Carbon uptake, growth and resource-use efficiency in one invasive and six native Hawaiian dry forest tree species. *Tree Physiol.* 21: 1327-1334. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.18.1327>
- TECCO, P. A., S. DÍAZ, D. E. GURVICH, N. PEREZ-HARGUINDEGUY, ... & G. A. BERTONE. 2007. Facilitation and interference underlying the association between the woody invaders *Pyracantha angustifolia* and *Ligustrum lucidum*. *Appl. Veg. Sci.* 10: 211-218. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00519.x>
- TE BEEST, M., K. J. ESLER & D. M. RICHARDSON. 2015. Linking functional traits to impacts of invasive plant species: a case study. *Plant Ecol.* 216: 293-305. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0437-5>
- TERASHIMA, I., Y. T. HANBA, Y. TAZOE, P. VYAS & S. YANO. 2006. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. *J. Exp. Bot.* 57: 343-354. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj014>
- THEOHARIDES, K. A. & J. S. DUKES. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol.* 176: 256-273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x>
- THÉROUX-RANCOURT, G., A. B. RODDY, J. M. EARLES, M. E. GILBERT, ... & C. R. BRODERSEN. 2021. Maximum CO₂ diffusion inside leaves is limited by the scaling of cell size and genome size. *Proc. Royal Soc. B* 288: 20203145. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3145>

- TOSCANO, S., A. FERRANTE, A. TRIBULATO & D. ROMANO. 2018. Leaf physiological and anatomical responses of *Lantana* and *Ligustrum* species under different water availability. *Plant Physiol. Biochem.* 127: 380-392.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.04.008>
- VAN KLEUNEN, M., E. WEBER & M. FISCHER. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecol. Lett.* 13: 235-245.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x>
- VERGARA-TABARES, D. L., J. BADINI & S. I. PELUC. 2016. Fruiting phenology as a “triggering attribute” of invasion process: Do invasive species take advantage of seed dispersal service provided by native birds? *Biol. Invasions* 18: 677-687.
<https://doi.org/10.1007/s10530-015-1039-4>
- VILÀ, M., C. BASNOU, P. PYŠEK, M. JOSEFSSON, ... & D. PARTNERS. 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front. Ecol. Environ.* 8: 135-144.
<https://doi.org/10.1890/080083>
- VOGELMANN, T. C. & H. L. GORTON. 2014. Leaf: light capture in the photosynthetic organ. En: HOHMANN-MARRIOTT, M. F (ed.), *The Structural Basis of Biological Energy Generation*, pp. 363-377. Springer, Netherlands.
- WEBER, E. 2003. *Invasive Plant Species of the World: A Reference Guide to Environmental Weeds*. CAB International Publishing, Wallingford.
- WHITEWOODS, C. D. 2021. Riddled with holes: Understanding air space formation in plant leaves. *PLOS Biology* 19: e3001475.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001475.g001>
- WRIGHT, I. J. & M. WESTOBY. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytol.* 155: 403-416.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00479.x>
- WU, J., J. WANG, W. HUI, F. ZHAO, ... & W. GONG. 2022. Physiology of plant responses to water stress and related genes: A review. *Forests* 13: 324.
<https://doi.org/10.3390/f13020324>
- YANSEN, M. V. & F. BIGANZOLI. 2022. Las especies arbóreas exóticas en Argentina: caracterización e identificación de las especies actual y potencialmente problemáticas. *Darwiniana* 10: 80-97.
<https://doi.org/10.14522/darwiniana.2022.101.1001>
- ZAMORA NASCA, L., L. MONTTI, R. GRAU & L. PAOLINI. 2014. Efectos de la invasión del ligustro, *Ligustrum lucidum*, en la dinámica hídrica de las Yungas del noroeste argentino. *Bosque (Valdivia)* 35: 195-205.
<http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002014000200007>
- ZARLAVSKY, G. E. 2014. *Histología Vegetal*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- ZHANG, S., D. FAN, Q. WU, H. YAN & X. XU. 2013. Eco-physiological adaptation of dominant tree species at two contrasting karst habitats in southwestern China. *F1000Research* 2: 122.
<https://doi.org/10.12688/f1000research.2-122.v2>
- ZHOU, J., Z. ZHANG, Y. ZHANG, Y. WEI & Z. JIANG. 2018. Effects of lead stress on the growth, physiology, and cellular structure of privet seedlings. *PLoS ONE* 13: e0191139.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191139>
- ZOU, J., W. HU, Y. LI, H. ZHU, ... & Z. ZHOU. 2022. Leaf anatomical alterations reduce cotton's mesophyll conductance under dynamic drought stress conditions. *Plant J.* 111: 391-405. <https://doi.org/10.1111/tpj.15794>