



---

*Bases ecológicas para el control integral de la especie exótica invasora *Gleditsia triacanthos* (Fabaceae) en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay*

---

**Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas  
Universidad de la República**

**2021**

**Msc. Beatriz Sosa**  
**Tutor: Dr. Alejandro Brazeiro**  
**Cotutor: Dr. Marcel Achkar**

## AGRADECIMIENTOS

*Quiero agradecer sinceramente a todos quienes me han acompañado y apoyado durante este proceso. Muchas gracias!!!!*

*a mis compañeros del Laboratorio:*

*a Marcel Achkar gracias por todo; por el apoyo académico, por tu paciencia infinita y sobre todo por tu orientación más allá de lo académico.....gracias!!!!*

*a Gabriela Fernández por su apoyo incondicional compartiendo siempre el entusiasmo y bancando mi mal humor por estar siempre..... gracias!!!!*

*a Víctor Cantón siempre atento a que lograra llegar a puerto, por tu respaldo de siempre.....gracias!!!!*

*a David Romero por todas las tardes compartidas, por toda tu paciencia para aterrizar y hacer leíbles las ideas iniciales de la tesis....gracias!!!*

*a José Guerreo, siempre atento a mis comentarios apoyándome con bibliografía y bancando tanta charla.....gracias!!!!*

*a las chiquis: Lucía Eluen, Aline Da Fonseca y Feline Schön siempre dispuestas a compartir un mate cuando se lo necesita.....gracias!!!!*

*a Ana Dominguez, Fernando Pesce e Ismael Díaz siempre dispuestos a compartir sus conocimientos en cualquier momento.....gracias!!!!*

*a mis compañeros en el Parque Nacional Esteros de Farrapos:*

*Fabrizio Mendieta, Ricardo Merni, Angel Rossano y Graciela Viera por su apoyo incondicional en los muestreos con frío, lluvia o calor, por su atención y comentarios sobre los resultados obtenidos y sobre todo por enseñarme a mirar.....gracias!!!!*

*a Carmen Olivera por tu sincero interés.....gracias!!! a Daniel Jaso que no está; pero está gracias!!!!*

*a Moira Zellner, por tu confianza, por la generosidad en compartir tus conocimientos.....gracias!!!!*

*a Carlos Chiale, por tomar el riesgo de hacer cosas nuevas.....gracias!!!!*

*a Gabriela Jorge, que fue mis brazos en mi momento de quiebre.....gracias!!!!*

*a mis padres Mabel Calleja y Sergio Sosa siempre allí, siempre.....gracias!!!!*

*a mi hermana Claudia Sosa y mi prima Ana Calleja con su infinito aguante de cabeza*

*a mi compañero Exequiel Fontáns por todo tu apoyo, en todos los segundos, en todas las canciones, compartiendo el camino.....gracias!!!!*

*a mi hija Pilar Fontáns, por tu gran entusiasmo, por todas tus ideas, por todo los "Tu puedes mamá".....gracias!!!!*

# TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	i
TABLA DE CONTENIDO .....	ii
RESUMEN .....	v
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
EFECTOS DE LAS ESPECIES EXÓTICAS INVASORAS .....	1
LEÑOSAS INVASORAS .....	2
SISTEMAS RIPARIOS.....	2
SISTEMAS RIPARIOS EN URUGUAY.....	4
<i>GLEDITSIA TRIACANTHOS</i> , GENERALIDADES Y DISTRIBUCIÓN Y POSIBLES EFECTOS EN EL BOSQUE NATIVO EN URUGUAY .....	4
INVASIÓN DE <i>GLEDITSIA TRIACANTHOS</i> EN EL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS E ISLAS DEL RÍO URUGUAY .....	10
OBJETIVO.....	11
ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	11
ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN .....	12
BIBLIOGRAFÍA.....	14
CAPÍTULO 1 .....	23
ANÁLISIS ESPACIAL para LA IDENTIFICACIÓN DE ESTRATEGIAS DE COLONIZACIÓN de invasoras Y DEFINICIÓN DE PRIORIDADES DE MANEJO EN ECOSISTEMAS RIPARIOS.....	23
RESUMEN .....	23
1.1 INTRODUCCIÓN.....	24
1.2. METODOLOGÍA.....	26
1.2.1 Diseño de muestreo .....	26
1.2.2 Caracterización del patrón de invasión.....	27
1.3. RESULTADOS .....	29
1.4. DISCUSIÓN.....	32
1.4.1 Patrón de distribución de <i>G. triacanthos</i> sobre la costa del río Uruguay.....	32
1.4.2 Efectos de la posición en el banco fluvial.....	34
1.4.3 Estrategias de manejo .....	35
1.5. CONCLUSIÓN .....	36
1.6. BIBLIOGRAFÍA.....	37

CAPÍTULO 2 .....	43
RELACIÓN ENTRE LA PROPAGACIÓN DEL PROCESO INVASIVO DE <i>G. TRIACANTHOS</i> Y LA DEPOSICIÓN DE ARENA EN BOSQUES DEL RÍO URUGUAY .....	43
RESUMEN .....	43
2.1 INTRODUCCIÓN .....	44
2.2 METODOLOGÍA.....	45
2.2.1 Diseño de muestreo .....	45
2.2.2 Análisis de datos.....	47
2.3 RESULTADOS .....	49
2.4 DISCUSIÓN.....	55
2.5 CONCLUSIÓN .....	58
2.6 BIBLIOGRAFÍA.....	59
CAPÍTULO 3 .....	65
PROPAGACIÓN ESTRATIFICADA EN SISTEMAS RIPARIOS: SIMULACIÓN DE LA PROPAGACIÓN DE LA LEÑOSA INVASORA <i>GLEDITSIA TRIACANTHOS</i> EN EL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS MEDIANTE MODELOS BASADOS EN AGENTES.....	65
RESUMEN .....	65
3.1 INTRODUCCIÓN.....	66
3.2 METODOLOGÍA.....	68
3.2.1 Descripción del modelo.....	68
3.2.2 Patrón de propagación espacio-temporal de <i>G. triacanthos</i> y propagación estratificada.....	75
3.2.3 Eventos de inundación de gran magnitud en la propagación del proceso invasivo ..	78
3.3 RESULTADOS .....	79
3.4 DISCUSIÓN.....	82
3.5 CONCLUSION .....	85
3.6 BIBLIOGRAFÍA.....	86
CAPÍTULO 4 .....	93
EVALUACIÓN DE ESTRATEGIAS DE CONTROL PARA RESTRINGIR EL AVANCE DEL PROCESO INVASIVO DE <i>G. TRIACANTHOS</i> EN EL BOSQUE RIBEREÑO DEL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS .....	93
RESUMEN .....	93
4. 1 INTRODUCCION .....	94
4.2 METODOLOGÍA.....	95
4.2.1 Simulaciones y estrategias de control.....	95



4.3 RESULTADOS .....	98
4.3.1 Acción de control puntual con máxima mortalidad .....	98
4.4 DISCUSIÓN .....	103
4.5 CONCLUSION .....	106
4.6 BIBLIOGRAFÍA .....	107
CAPÍTULO 5 .....	110
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES .....	110
5.1 BIBLIOGRAFÍA .....	117
ANEXO 1 .....	121
Inundación EN EL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS E ISLAS DEL RIO URUGUAY....	121
ANEXO 2 .....	122
PATRÓN DE PROPAGACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE <i>G. TRIACANTHOS</i> Y PROPAGACIÓN ESTRATIFICADA.....	122
ANEXO 3 .....	133
ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD PARA EL MODELO DE PROPAGACIÓN DE <i>G. TRIACANTHOS</i> EN EL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS .....	133

# Bases ecológicas para el control integral de la especie exótica *Gleditsia triacanthos* (Fabaceae) en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay

## RESUMEN

Las invasiones biológicas causan importantes efectos negativos en la composición de las comunidades y en el funcionamiento ecosistémico. En este marco, la ecología de invasiones se entiende como una disciplina que tiene por objeto avanzar en la comprensión de estos procesos y brindar elementos que orienten la definición de estrategias de control. Los sistemas riparios son altamente vulnerables al desarrollo de los procesos invasivos. Debido a su gran heterogeneidad espacio-temporal resulta muy difícil realizar experimentos de campo que permitan avanzar en la comprensión de la propagación espacio-temporal de las invasiones. Alternativamente, la inferencia de procesos a partir de patrones espaciales constituye una aproximación viable. En el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay, la invasión de la especie leñosa *Gleditsia triacanthos* constituye una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad. Este proceso invasivo ha degradado muchos de sus ambientes, entre los que destaca el bosque ribereño. Este trabajo se desarrolló con el objetivo de explicar la dinámica de propagación espacio-temporal de la invasora *Gleditsia triacanthos* en bosques fluviales del Parque Nacional Esteros de Farrapos, para avanzar en el diseño de estrategias de control viables. Se utilizó un abordaje basado en la inferencia deductiva al cuestionarse sobre los posibles mecanismos explicativos que podrían generar el patrón de distribución de *G. triacanthos* en el área de estudio. Como hipótesis explicativa se postuló que la propagación de *G. triacanthos* se desarrolla conforme con una estrategia de invasión limitada por el establecimiento. Este mecanismo está mediado por la ocurrencia de “ventanas de oportunidad” espacio-temporales que permiten el desarrollo del proceso invasivo. Los patrones espaciales resultantes de esta hipótesis fueron contrastados con los patrones identificados mediante trabajo de campo utilizando técnicas de análisis espacial. Además, se desarrolló un modelo de simulación basado en agentes para detectar la dinámica de propagación espacio-temporal y contrastarla con el patrón esperado según la hipótesis planteada. Los resultados señalan que en el área de estudio *G. triacanthos* presenta un patrón de propagación estratificado por coalescencia determinante de una rápida expansión. Las ventanas espacio-temporales que determinan el desarrollo de la invasión se asociaron a los procesos hidro-geomorfológicos de erosión-deposición y a la ausencia de inundaciones. Finalmente, se simuló modelos de control para evaluar los resultados de su implementación. Los resultados de estas simulaciones señalan la infactibilidad de erradicación de esta especie en el área de estudio y que las acciones de control deberán ejecutarse en forma constante a los efectos de evitar la posterior propagación de la invasión con la consecuente degradación en los ecosistemas nativos.

# INTRODUCCIÓN GENERAL

## EFFECTOS DE LAS ESPECIES EXÓTICAS INVASORAS

Las especies invasoras se definen como aquellas que intencional o accidentalmente se han introducido por la acción humana fuera de su área de distribución natural (IUCN 2000). La relevancia de los impactos de las invasiones biológicas se explicita y sistematiza a finales de la década del 50 con la publicación del libro *The ecology of invasions by animals and plants* (Elton 1958). Su importancia fue destacada a nivel internacional veinte años más tarde a través del Comité Científico sobre Problemas del Ambiente (SCOPE, por sus siglas en inglés) quien articuló un programa de investigación sobre especies invasoras con el fin de (1) identificar los atributos que determinan el potencial invasor de un organismo (2) identificar los atributos que determinan la vulnerabilidad de los ecosistemas al desarrollo de los procesos invasivos (3) cuantificar los impactos de las especies invasoras (4) comprender como afectan los puntos anteriores a las estrategias de gestión y conservación (Huenneke et al. 1988).

Actualmente las invasiones biológicas constituyen una parte importante del llamado “cambio global” (Alonso & Casto-Diez 2015) siendo reconocido su potencial para afectar directa e indirectamente a las sociedades humanas y a los ecosistemas. Ocasionalmente ocasionan importantes impactos sobre la salud transmitiendo enfermedades, produciendo biotoxinas o produciendo alergias (Mazza et al. 2014), pueden causar notables pérdidas económicas (Pimentel 2005, Andreu et al. 2009). Constituyen también una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad y homogeneización de los ecosistemas a nivel mundial (Williamson 1996). En la actualidad se reconoce que las especies exóticas invasoras afectan la riqueza y la abundancia de las comunidades, incrementan el riesgo de extinción de las especies nativas, afectan la composición genética de las poblaciones nativas, modifican el comportamiento de los animales nativos, alteran la diversidad filogenética entre comunidades, modifican las redes tróficas, modifican la función ecosistémica y la provisión de servicios ecosistémicos alterando el ciclo de nutrientes, el ciclo hidrológico, la estructura del hábitat y el régimen de perturbaciones; se ha advertido además que estos impactos se han acelerado proyectándose una aceleración aún mayor (Pyšek et al. 2020).

Recientemente se ha planteado la discrepancia en relación al potencial de las especies de plantas exóticas invasoras para determinar la extinción de especies nativas (Sagoff, 2020). Para evidenciar la importancia de las plantas exóticas invasoras en la extinción de especies nativas Blackburn et al (2020) compararon la frecuencia en que las plantas exóticas invasoras y las plantas nativas se identificaron como causantes de la extinción de plantas en la lista roja de especies amenazadas de UICN; según estos autores las plantas exóticas invasoras se asociaron al 25% de las extinciones mientras que las plantas nativas fueron relacionadas al 5% de las mismas. Estos resultados destacan el

importante potencial de las plantas exóticas invasoras en afectar negativamente a la diversidad de especies.

## LEÑOSAS INVASORAS

Las invasiones mediadas por leñosas están incrementando su importancia; a nivel mundial se han identificado un total de 751 especies leñosas invasoras de las cuales 434 son árboles y 317 son arbustos (Rejmánek & Richardson 2013). Las especies pertenecientes a la familia de las fabáceas presentan un potencial invasor destacado (Richardson & Rejmánek 2011). Para Sudamérica se han listado un total de 43 plantas invasoras, 10 de éstas pertenecen a la familia de las fabáceas siendo la que presenta el mayor número de especies (Herrera et al. 2016). Otro grupo particularmente importante debido a la magnitud de su impacto como invasor está formado por las leñosas introducidas con fines forestales (Richardson 1998).

Las leñosas invasoras disminuyen la abundancia y la diversidad de las especies nativas (Vilá 2011). También pueden transformar ecosistemas de praderas y matorrales en tierras arboladas o bosques alterando concomitantemente el ciclo hidrológico, los ciclos de nutrientes y/o el régimen de perturbaciones (van Wilgen & Richardson 2013). Se ha reportado que en Sudáfrica las leñosas invasoras afectan a varios procesos ecosistémicos reduciendo el caudal en los cursos de agua (*Acacia sp*, *Pinus sp* y *Eucalyptus sp*), generando erosión en las playas (*Acacia cyclops*) e incrementando la intensidad del fuego y la erosión (*Hakea sp* y *Pinus sp*) (Richardson & van Wilgen 2004). Sin embargo, a nivel global, Castro-Díez et al. (2019) plantean que si bien estas especies afectan en forma negativa a los servicios de provisión en particular los asociados a la provisión de madera incrementan los servicios de regulación (regulación del clima, control de erosión fertilidad y formación del suelo).

Dada la amplia cantidad de usos asociados a las especies leñosas la mayor parte de estas invasoras pueden afectar negativamente a los ecosistemas pero también presentar diversos usos asociados (van Wilgen & Richardson 2013). Considerando sus usos potenciales y el nivel de impacto que generan se han clasificado en cuatro categorías: *inconsecuentes* no producen impactos y no se les asigna uso potencial, *dañinas* producen impactos negativos y no poseen uso potencial, *generadoras de conflicto* son especies que afectan negativamente a los ecosistemas pero que poseen usos potenciales y *benéficos* especies que no producen impacto y presentan beneficios asociados (van Wilgen & Richardson 2013). El número de las especies generadoras de conflicto se incrementa rápidamente ya que los impactos que generan contrabalancean sus potenciales beneficios por tanto la identificación de estrategias de manejo sustentable se considera actualmente un problema creciente (van Wilgen & Richardson 2013).

## SISTEMAS RIPARIOS

Los sistemas riparios se definen como sistemas que usualmente se extienden desde el borde de los cursos de agua hasta el comienzo de las tierras altas; son sistemas altamente dinámicos, caracterizados por regímenes de alta energía,

una alta heterogeneidad de hábitats y gran diversidad de procesos ecológicos (Naiman et al. 2005). Estos sistemas presentan una gran diversidad de funciones ecológicas que pueden sistematizarse en: (1) filtrado de contaminantes provenientes del uso agrícola intensivo en las tierras altas, (2) protección contra procesos erosivos e inundaciones, (3) control del crecimiento de macrófitas como resultado del sombreado del follaje, (4) control del microclima en las tierras adyacentes, (5) provisión de hábitats y (6) provisión de corredores ecológicos (Mander & Kuusemets 2005, EEM 2005).

Actualmente se los reconoce como uno de los ecosistemas más vulnerables a nivel mundial; se ha estimado que durante el siglo XX la pérdida a nivel mundial de estos ecosistemas osciló entre el 64% y el 71% (Davidson 2014). Entre las consecuencias de este deterioro cabe citarse la pérdida de reservas de agua subterránea, inundaciones repentinas, la destrucción de la línea de costa y la acumulación de contaminantes y la pérdida de la biodiversidad (Matthews 2013). Entre los principales factores causantes de esta degradación se encuentran la construcción de represas, la canalización y el dragado de ríos, el riego a gran escala, los desvíos de los ríos, la expansión agrícola, la contaminación agrícola, urbana e industrial, la tala de bosques, la construcción de infraestructura vial (EEM 2005) y las invasiones biológicas (Richardson et al. 2007, Vilá et al. 2007). Actualmente la importancia de su conservación es reconocida internacionalmente siendo el tratado de Ramsar uno de los principales acuerdos internacionales enfocado en la conservación de ecosistemas ribereños; los países signatarios adquieren entre sus obligaciones establecer políticas y mecanismos que aseguren el uso sostenible de los mismos (Ramsar 2018).

## SISTEMAS RIPARIOS EN URUGUAY

Uruguay asume los compromisos establecidos en la convención Ramsar en septiembre de 1984. En ese marco, designó a los Bañados del Este y su Franja Costera localizados en los departamentos de Rocha, Treinta y Tres y Cerro Largo para formar parte de la lista de sitios Ramsar (Figura 1). Posteriormente, designa su segundo sitio Ramsar en el año 2004, los Humedales de Farrapos e Islas del Río Uruguay. Estos humedales se ubican en el departamento de Río Negro y representan al humedal fluvial longitudinal de mayor extensión del país (Figura 1). En el año 2015, se designa como tercer sitio Ramsar a la Laguna de Rocha que, comprendido dentro del Paisaje Protegido Laguna de Rocha, forma parte del sistema lacustre de la costa atlántica. En la actualidad la superficie de humedales del país designados como sitio Ramsar corresponde a 407.408 ha Humedales del Este, 17.496 ha Humedales de Farrapos y 10.933 ha en la Laguna de Rocha, en total 435.837 ha. También existen otros humedales importantes, aunque sin designación explícita de protección, a lo largo del curso de ríos en las regiones central, occidental y sur de Uruguay, por ejemplo: los humedales asociados al Río Negro y sus islas, al Río Uruguay, fundamentalmente al norte de la represa Salto Grande, los bañados de Rincón de Andrés Pérez y de Arazatí y los humedales de la desembocadura del Río Santa Lucía.

En Uruguay, existen varios estudios a nivel regional fundamentalmente enfocados en el sitio Ramsar y/o en la Reserva de Biosfera de los Humedales del Este (Probides, 2020). En general, la información sistematizada con relación a estos ecosistemas se vincula a propuestas para su conservación y manejo ya sea dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas, Sitios Ramsar, Reserva de Biosfera, o dentro de planes y programas de ordenamiento territorial a nivel municipal. Por su parte, la información relacionada a otros humedales de importancia por su extensión y función ecológica (por ejemplo: Bañados del arroyo Maldonado, Bañados de Carrasco) se encuentra menos sistematizada e incluso puede resultar insuficiente (Achkar et al. 2016). Son incipientes además los estudios sobre invasiones biológicas que integren estos procesos en el contexto ecosistémico.

### **GLEDITSIA TRIACANTHOS, GENERALIDADES, DISTRIBUCIÓN Y POSIBLES EFECTOS EN EL BOSQUE NATIVO EN URUGUAY**

Esta subsección de la introducción será publicada en: "Potencial invasivo de *Gleditsia triacanthos*, un factor de degradación ecosistémica del bosque nativo en Uruguay Cap V. Beatriz Sosa, David Romero, Gabriela Fernández & Marcel Achkar. En: Especies exóticas invasoras de Uruguay: distribución, impactos socioambientales y estrategias de gestión. 2020.MVOTMA; RETEMA; UdelaR. En Prensa.

*Gleditsia triacanthos* es una especie leñosa perteneciente a la familia de las fabáceas. Originaria de América del Norte (USDA 2017), en estado adulto mide entre 20-30 m de altura pudiendo ocasionalmente alcanzar los 50 m (CNCPP 2019) con una vida media de aproximadamente 125 años (Blair 1990). De tronco definido y copa amplia y de forma subcilíndrica, su carácter diferencial es la presencia de espinas ramificadas de entre 5 a 8 cm de longitud (CNCPP 2019).

Es una especie caducifolia; florece en primavera y fructifica desde comienzos del verano a entrado el otoño (Rossi et al. 2008). Su fruto es una legumbre lineal-comprimida; presenta semillas muy duras y lisas, elipsoidales u ovales inmersas en un mesocarpio algo pulposo y dulce (Sabattini et al. 2009).

En su área de origen es usualmente una especie de baja densidad (FEIS 2019) que se localiza normalmente en climas subhúmedos (precipitación media anual de 510 mm) y húmedos (precipitación media anual mayor a los 1520 mm); tolera las bajas temperaturas, ocupando zonas con temperaturas menores a los -29°C (Blair 1990). Generalmente se desarrolla en suelos del orden Alfisol, Inceptisol y Molisol originados sobre limos o sobre planicies fluviales. Registra su mayor ocurrencia en suelos húmedos y fértiles cerca de arroyos y lagos, su crecimiento es pobre en suelos pedregosos, arcillosos y poco profundos (Blair 1990). Se la encuentra mayormente en zonas de alturas por debajo de los 610 m, aunque alcanza alturas máximas de 1520 m. Es susceptible al ataque de varios insectos, que, aunque no suelen producir mortalidad, debilitan al árbol y retardan su crecimiento (Blair 1990).

La especie presenta una alta producción de frutos y semillas, gran capacidad de germinación, reproducción clonal y rápido crecimiento (Marco y Páez 2000). Las semillas son principalmente dispersadas por aves y mamíferos silvestres, aunque se ha detectado que el ganado vacuno constituye también un importante agente de dispersión que facilita además la germinación mediante escarificación (USDA 2003). En los ambientes riparios los frutos también pueden dispersarse por hidrocoría (Blair 1990). Estas características le confieren un alto potencial de invasividad.

Puede desarrollarse en una amplia variedad de condiciones ambientales. Es muy tolerante a la sequía, tolera los suelos ácidos y las condiciones de salinidad (Blair 1990). Presenta tolerancia moderada al anegamiento, y se ha reportado que los individuos juveniles mueren o retardan su crecimiento tras más de 105 días de inundación (Hook 1984). Por otra parte, se la reconoce como una especie poco tolerante a la sombra (Grime & Jeffrey 1965), por lo que los parches con mayor disponibilidad de luz favorecen su reclutamiento (Marco y Páez 2000).

Entre los factores que facilitan el desarrollo del proceso invasivo se ha reportado a la actividad ganadera que favorece su desarrollo en bosques ribereños (Leggieri 2010) y la presencia de micorrizas que en ecosistemas montañosos del centro de Argentina favorecen su nutrición (Urcelay et al. 2017). En ecosistemas de praderas el efecto del fuego favorece el desarrollo del proceso invasivo especialmente en años lluviosos (Chaneton et al. 2004). Como limitante de su desarrollo, se ha reportado que la competencia con pasto reduce su sobrevivencia y crecimiento (Aranda et al. 2015) y que la infección provocada por el escarabajo exótico *Bruchidius endotubercularis* elimina entre el 28.8 y 68% de las semillas viables de esta especie (Di-Iorio 2005). La predación de sus semillas por roedores se relaciona negativamente con la disponibilidad de alimento alternativo (semillas de herbáceas nativas y exóticas de pequeño tamaño) (Muschetto, 2012).

Actualmente ha extendido su rango de distribución a nivel mundial registrándose en una amplia variedad de regiones y ambientes. Se la reconoce como invasora en España (Dana et al 2001, Blanco et al 2012); es considerada como invasora en Australia especialmente en suelos aluviales (Csurhes & Kriticos 1994); en Serbia es considerada como una de las principales especies invasoras (Nicolic et al. 2010), en Ucrania se la reconoce como una de las principales invasoras en campos abandonados (Sudnik-Wójcikowska et al. 2006). En Rumania se identifica como especie naturalizada vinculada fundamentalmente a los ambientes fluviales y localidades urbanas (Dorofeti et al. 2005). En Sudáfrica se la considera como naturalizada o exótica casual en diversos biomas: Sabanas, Arbustales, Arbustales xéricos, y zonas de humedales (Henderson 2007), y sin embargo en el bioma de pradera presenta un alto potencial como invasor (Richardson & Thuiller 2007). En el cono sur es ampliamente reconocida como especie invasora; en Argentina ha invadido 4 ecorregiones diferentes: el Chaco Seco, los bosques montañosos subtropicales, las praderas pampeanas, y el Espinal (Fernández et al. 2017).

Si bien se planta (o cultiva) principalmente como especie ornamental, presenta además, una amplia variedad de usos actuales y potenciales. Sus hojas y frutos presentan un alto valor energético por lo que posee importante valor forrajero (Rossi et al. 2008). En tal sentido se ha sugerido su utilización como especie multipropósito en sistemas silvopastoriles de zonas templadas (Gold & Hanover 1993). Debido a su rápido crecimiento se la reconoce como especie maderable (Richardson 1998). Además, ha sido plantada como cortina de viento en estepas de Ucrania (Sudnik-Wójcikowska et al. 2006). En Argentina se ha evaluado su rendimiento para generación de carbón obteniéndose en horno metálico transportable un rendimiento de 300-400 kg de carbón de buena calidad (FCA y F. 2017). En Uruguay se comparó la prestación energética del carbón obtenido con *G. triacanthos* y las principales marcas que se comercializan en la ciudad de Rivera concluyéndose que la capacidad calórica de esta invasora es comparable con las mismas (Proyecto ANII ININ-1-21017-136159 2018, datos sin publicar). Su madera puede ser considerada como apta para usos de alto valor en las industrias de la construcción y del mueble (interior y exterior) (Keil et al. 2011).

Es reconocida como especie comestible (Nikolić et al. 2010); sus semillas tostadas pueden utilizarse como sustituto del café (CNCPP, 2019) y podrían utilizarse como aditivos en la industria alimentaria (Sciarini et al. 2009); además posee compuestos antioxidantes de utilidad potencial en esta industria (Cerqueira et al. 2010). Sus flores son muy apreciadas por los apicultores (Rossi et al. 2008). Tradicionalmente se le asignaba valor medicinal, los Cherokee utilizaban las vainas como remedio contra la dispepsia y el sarampión y los Delaware utilizaban el té de su corteza contra la tos ferina y otras enfermedades como la viruela y el sarampión (CNCPP 2019). La medicina tradicional China también ha utilizado esta especie para el tratamiento de diversas enfermedades como sarampión, viruela, disentería, e indigestión entre otros (Zhang et al. 2016). Sus propiedades han sido reportadas para aplicaciones farmacéuticas (Avachat et al. 2011), además se discute que sus hojas presentan una potente actividad citotóxica contra las líneas celulares de cáncer de laringe, mama, cérvix, hígado y colon (Mohammed et al. 2014), y que el extracto de sus frutos presenta



actividad analgésica (Saleh et al. 2016). Cabe resaltar que el uso de una especie invasora debe ser extremadamente prudente, solo llevada a cabo por personal calificado o con certificaciones ambientales exigentes y estrictas que permitan a su vez, controlar que dicha actividad solo se aplique con fines de disminuir la invasión de algún sector previamente invadido.

*Gleditsia triacanthos* se plantó en el país con fines ornamentales, de sombra y maderero (Nebel & Porcile 2006). Sin embargo, en la actualidad en Uruguay es considerada como una de las dos leñosas con mayor potencial invasivo (Nebel & Porcile 2006), siendo el bosque fluvial su ambiente preferencial (Carvajales 2013). A partir de los modelos de distribución de especies se detectó que las áreas más favorables para el desarrollo de este proceso invasivo presentan un patrón espacial con eje suroeste-este, donde Soriano, Colonia y Flores presentaron mayores valores de favorabilidad (Romero et al. 2017). Se detectó además que la favorabilidad a escala regional (en cuadrículas de 10 km x 10 km para todo Uruguay) aumenta con la variación en las precipitaciones y la proximidad a los núcleos urbanos y disminuye con el aumento de días con heladas y el aumento en la temperatura del mes más frío; y que, a una escala local (en parcelas de 10 x 20 m), la favorabilidad aumenta con la actividad agrícola y disminuye con la altura y el drenaje (Romero et al. 2017), siendo Soriano y Colonia, dos de los departamentos con mayores valores de favorabilidad, presencia de *Gleditsia triacanthos* e intensa actividad agrícola.

El análisis de su distribución espacial (Análisis de puntos calientes) indica que *G. triacanthos* presenta una distribución parcheada en el territorio. Los parches más grandes presentan también los valores más altos de autocorrelación espacial indicando que el crecimiento de estos parches está asociado a la presencia de *G. triacanthos*. Estos resultados señalan que, en estas zonas, el proceso invasivo se encuentra en su fase de expansión. Su ubicación coincide con los territorios de mayor favorabilidad facilitando por tanto su propagación (Romero et al. 2020). Se identifican aún áreas de alta favorabilidad en las que no se registra invasión de *G. triacanthos*, sin embargo, es de esperar que estos territorios sean invadidos en el corto plazo a menos que se tomen medidas de prevención y control. Se visualizan además pequeños núcleos de invasión aislados en todo el territorio nacional lo que sugiere la existencia de zonas de establecimiento y/o expansión temprana. Estos núcleos se ubican en su mayor parte en zonas de mediana favorabilidad. Considerando la alta tolerancia de esta especie a variaciones en las condiciones ambientales es de esperar la expansión del proceso invasivo en estas zonas, aunque con menor velocidad de propagación que en las áreas con favorabilidad alta. Cabe señalar, que las técnicas de análisis espacial utilizadas son sensibles al diseño del muestreo, por tanto, podrían existir parches de invasión no detectados con los datos disponibles. En tal sentido, los resultados obtenidos podrían estar subrepresentado la propagación de *G. triacanthos* en el país.

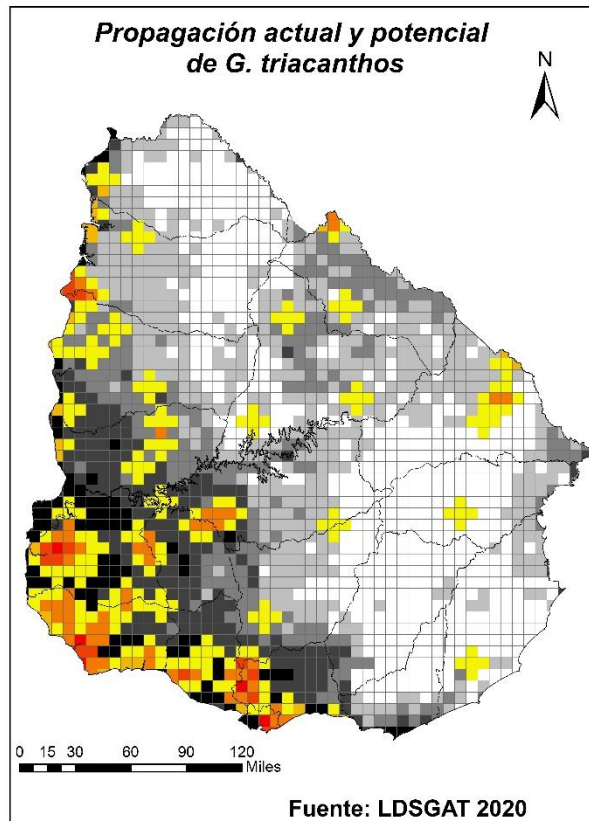


Figura 1. Estado de situación de la propagación de *Gleditsia triacanthos* en Uruguay. Tonos de grises: Valores de favorabilidad (los tonos oscuros indican valores altos de favorabilidad). Tonos de naranja: Valores de autocorrelación espacial (los tonos oscuros indican valores altos de autocorrelación) (Romero et al. 2020). Datos obtenidos del Inventario Forestal Nacional 2009-2010, 2011,2014. CEEI, MVOTMA.

El impacto más notorio de *G. triacanthos* es su capacidad de desplazamiento de las especies nativas. Este proceso ha sido reportado para bosques ribereños subtropicales andinos (Sirombra & Mesa 2009), para remanentes de bosques de la Provincia del Espinal en Córdoba (Lewis et al. 2006), para bosques ribereños sobre la costa del río Uruguay (Sosa et al. 2018), y en bosques ribereños próximos a la ciudad de Rivera (Traversa & Alejano 2013), donde se estimó una densidad máxima de 355 individuos/ha (Proyecto ANII ININ-1-21017-136159 2018, datos sin publicar). La invasión de esta especie afecta además a los ecosistemas de pradera, desplazando los últimos remanentes de praderas naturales en la pampa argentina (Zalba & Villamil 2002).

Por otro lado, la invasión por *G. triacanthos* en Argentina afecta también a las comunidades de aves (Badini et al. 2015, Montejano et al. 2015), a las poblaciones de roedores nativos *Myocastor coypus* (Leggieri 2010), y a las comunidades acuáticas (Giorigi et al. 2014, Vilches et al. 2014), produciendo en este último caso además la modificación del régimen térmico y lumínico disminuyendo la productividad primaria y reduciendo la diversidad de marcrófitas. Por otra parte, *G. triacanthos* modifica la alcalinidad del horizonte superficial del suelo (Zalba & Peinemann 1987), pudiendo afectar a la fauna edáfica y en particular a los microorganismos, esta potencial alteración aún no ha sido evaluada.

Cuando las especies exóticas establecidas en un ambiente difieren en sus características morfo-funcionales de las nativas y se constituyen en la especie dominante, pueden desencadenar una serie de afectaciones que acaben alterando de forma relevante a los procesos ecosistémicos (Furey et al. 2014). En este sentido se ha reportado que *G. triacanthos* afecta la tasa de descomposición y por tanto al ciclo de nutrientes mediante modificaciones en la composición del mantillo (Furey et al. 2014, Gantes et al 2011). Por otro lado, la vegetación riparia cumple la función de estabilizar el banco fluvial (Gurnell, 2014), por lo que el desplazamiento de esta por especies invasoras podría afectar a los procesos geomorfológicos. En dicha línea, en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay la estructura del bosque ribereño nativo sobre la costa del río Uruguay (Figura. 2.a) disminuye la velocidad de la corriente protegiendo de la erosión al banco fluvial, sin embargo, se ha observado un grado de erosión relevante en las zonas ocupadas por *G. triacanthos* que podría asociarse a la falta de una barrera natural debido a la estructura fustal de esta especie (Figura 2.b). Aún desconocemos el alcance que a largo plazo este proceso invasivo tendrá sobre el efecto en los procesos geomorfológicos.

Con respecto a las metodologías de control, la invasión de *G. triacanthos* fue tradicionalmente tratada utilizando el herbicida TOGAR BT (principios activos Triclopir y Picloran), que se aplicaba sobre la base de los arbustos previamente cortados con motosierra. Este método fue considerado como de riesgo toxicológico (Di Marzio et al. 2009). A los efectos de minimizar este riesgo se evaluó la aplicación de herbicida con perforación de tronco y posterior tapado, los niveles de mortalidad registrados luego de dos años de la aplicación superaron el 60%. El método de control no afectó la abundancia ni el número de géneros de especies nativas en el estrato de regeneración. En tal sentido se postuló que resulta viable implementar un programa de control químico para esta especie (Sosa et al. 2015).

La tala se presenta como otra alternativa en este sentido. Durante un ensayo realizado en un monte invadido en la ciudad de Rivera, se realizó la tala de 0.5 ha de monte en el mes de octubre de 2018. Un año después, el monte se había regenerado completamente conformando un nuevo estrato de dosel en el entorno de dos metros de altura (Proyecto ANII ININ-1-21017-136159 2018, datos sin publicar). Estos resultados resaltan la importancia de identificar técnicas que limiten su regeneración tras el control, y permitan la restauración del área invadida.

Como se ha comentado, el proceso invasivo de *G. triacanthos* presenta el potencial de desplazar completamente a la flora nativa desencadenando efectos en cascada a nivel poblacional, comunitario y ecosistémico. En tal sentido resulta prioritario desarrollar acciones que, en primer lugar, eviten el establecimiento de esta especie, y, en segundo, controlen el avance de este proceso invasivo. La identificación de áreas prioritarias para el control y la restauración son reconocidas internacionalmente como la primera etapa en la definición de un programa de control y/o restauración efectiva (Wittenber & Crook 2001, UICN &

WRI 2014). En lo que refiere al control de exóticas existe un amplio consenso en priorizar las zonas en las cuales el proceso invasivo no se ha consolidado aún.

En este marco, comprender la dinámica espacio-temporal del proceso invasivo permitiría dirigir las estrategias de control a los territorios de propagación limitando su avance y por tanto aumentando la efectividad y minimizando los costos.

En síntesis, la invasión de *G. triacanthos* en diversos ambientes y regiones de Uruguay, pero principalmente en los montes riparios y planicies de inundación, constituye un problema ambiental reciente pero importante en el país. La investigación realizada hasta el momento permite dimensionar la gravedad del problema. También es posible afirmar, a partir de los resultados de las evaluaciones a escala nacional y los escenarios construidos, que aún estamos en las fases “tempranas” del proceso invasivo y por tanto aún es posible diseñar sistemas de control que permitan detener el avance de la invasión de *G. triacanthos* en el territorio.

## **INVASIÓN DE *GLEDITSIA TRIACANTHOS* EN EL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS E ISLAS DEL RÍO URUGUAY**

Sobre la costa del Río Uruguay, entre las localidades urbanas de San Javier y Nuevo Berlín en el Departamento de Río Negro, se ubican los Esteros de Farrapos, el humedal fluvial longitudinal más extenso del país (Figura 2). Esta área tiene una gran relevancia ecológica lo que le ha valido su denominación como sitio Ramsar en 2004 y como Parque Nacional Esteros de Farrapos (PNEF) del Sistema Nacional de Áreas Protegidas en 2008.

Los Esteros de Farrapos abarcan 5.760 ha y presentan una gran diversidad de hábitats, entre los que destacan lagunas, arenales fluviales, bosque ripario, praderas con régimen de inundación semipermanente y áreas paludosas. Las principales actividades humanas en el área son ganadería, pesca y apicultura, la tala y la caza son actividades menos frecuentes (DINAMA, 2014).

Los bosques riparios en esta zona presentan importancia biogeográfica debido a las intrusiones de los bosques subtropicales de la provincia Paranaense que encuentran en esta zona su límite sur de distribución (Cabrera & Willink 1973, Grela 2004). Las principales especies nativas en el área son *Phyllanthus sellowianus* Müll., *Sebastiania schottiana* (Müll. Arg), *Ruprechtia laxiflora* Meisn., *Sapium haemospermum* Müll. Arg., *Pouteria gardneriana* (A.DC.), *Guettarda uruguayensis* Cha & Schltdl., *Combretum fruticosum* Stuntz, *Terminalia australis* Cambess., *Salix* sp, *Inga vera* Wild., *Eugenia mansonii* O. Berg. and *Eugenia uruguayensis* Cambess (MVOTMA, 2017).

La invasión de la especie leñosa *Gleditsia triacanthos* en el bosque ripario constituye una de las principales amenazas del área, ya que implica el reemplazo de especies nativas, afecta el potencial erosivo del río sobre este ecosistema y se ha extendido además hacia otros hábitats del área (DINAMA, 2013). Esta especie fue plantada en la zona norte del área protegida como especie

ornamental en la década de 1940 (Mendieta & Merni com. pers). Actualmente, se ha establecido fuertemente en esa zona y ha extendido su distribución hacia el sur.

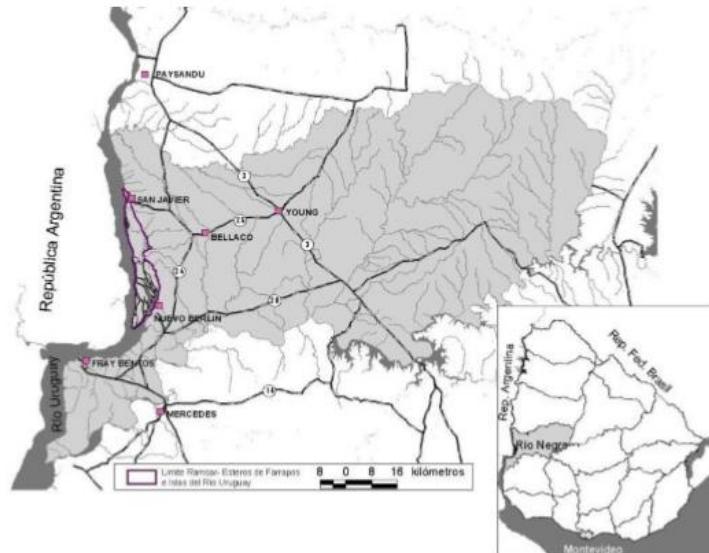


Figura 2. Delimitación y ubicación del Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay.

## OBJETIVO

Explicar la dinámica de propagación espacio-temporal de la invasora *Gleditsia triacanthos* en bosques fluviales del Parque Nacional Esteros de Farrapos para avanzar en el diseño de estrategias de control viables y eficaces.

## ESTRUCTURA DE LA TESIS

Conocer el patrón de distribución de una especie invasora resulta esencial para definir estrategias de control eficientes, visualizar la posible dinámica del proceso de invasión (Bradley & Mustard 2006, Byers et al. 2001, Rew et al. 2005) y prever el potencial desarrollo del proceso invasivo. Además, permite identificar potenciales mecanismos de dispersión, así como definir la susceptibilidad de distintos tipos de hábitat al proceso de invasión (Andersen et al. 2004, Cohen & Goward 2004, Parker et al. 1999).

En este marco, esta tesis se basó en la inferencia deductiva al cuestionarse sobre los posibles mecanismos explicativos que podrían generar el patrón de distribución de *G. triacanthos* en el área de estudio. Esta aproximación consiste en tres etapas: (1) Observación preliminar del sistema, basada en trabajos

previos. (2) Formulación a priori de una o múltiples hipótesis explicativas y el desarrollo de los posibles patrones espaciales resultantes de las mismas y (3) Evaluación de las hipótesis utilizando técnicas de análisis espacial, técnicas de precisión de parámetros y/o aproximaciones basadas en modelos (Cap 3).

La presente tesis se desarrolla en un total de 5 capítulos. En el capítulo 1 se postula una hipótesis al respecto de la estrategia de invasión que estaría mediando el proceso invasivo de *G. triacanthos* en los bosques ribereños del Parque Nacional Esteros de Farrapos, se define el patrón espacial correspondiente y se desarrolla una metodología de análisis espacial para la detección del patrón de distribución de esta especie en el área de estudio contrastándose posteriormente con el patrón esperado. En el capítulo 2, en conformidad con la hipótesis definida, se utilizan técnicas de análisis espacial para estudiar la relación entre el patrón de distribución de la invasora y el patrón de deposición de arena a los efectos de identificar áreas que faciliten el desarrollo de este proceso invasivo. En el capítulo 3 se utilizan modelos basados en agentes para simular el patrón de propagación espacio-temporal de la especie en el área de estudio y evaluar la relación entre la dinámica de propagación y el régimen de inundaciones contrastando estos resultados con el patrón esperado en relación a la hipótesis planteada. En el capítulo 4 se simulan distintos escenarios de gestión y se evalúan sus resultados generando información útil para la definición de estrategias de control en esta área. En el capítulo 5 se realiza una discusión general de la tesis y se presentan sus principales conclusiones.

## **ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN**

Los sistemas de soporte para la planificación se reconocen actualmente como herramientas de apoyo a la gestión y la toma de decisiones e incluyen el diagnóstico de problemas, la colección de datos, la facilitación de la participación, la identificación de tendencias espaciales y temporales y la generación de modelos (Randolph 2004, van Delden et al. 2011, McIntosh et al. 2011). La presente investigación genera las bases conceptuales y metodológicas para el desarrollo de este tipo de sistemas en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay en relación a una de sus principales amenazas, la invasión de *G. triacanthos*.

Hacia mediados de los años 80, la mayor parte de la investigación ecológica evitaba explícitamente las consideraciones espaciales por ejemplo mediante el uso de diseños experimentales que removieran la "contaminación espacial"; un factor determinante de este enfoque radica en que los problemas que la ecología analizaba en ese momento (dinámica poblaciones, interacciones depredador-presa, sistemas parásito-hospedero) no requerían consideración explícita del espacio (Wiegand, 2014). Actualmente, el análisis espacial en ecología ha generado mucho interés ya que proporciona valiosa información sobre los posibles procesos determinantes de un patrón espacial; esta información resulta útil en la construcción y validación de teorías ecológicas, la gestión de recursos naturales, el ajuste de pruebas estadísticas y el diseño de experimentos (Maestre, 2006)

Desde el análisis espacial se reconocen dos enfoques en la identificación de posibles procesos y mecanismos determinantes del patrón espacial: (1) la caracterización de la estructura espacial en la forma más detallada posible y la posterior interpretación de esta caracterización para derivar hipótesis al respecto de los mecanismos subyacentes. (2) Utilizar hipótesis generales sobre un patrón espacial particular y posteriormente contrastar el patrón predicho con la estructura espacial de los datos para inferir la existencia del proceso subyacente (Wiegand, 2014). Como se mencionó anteriormente este trabajo se desarrolla desde este último enfoque.

Los modelos espacialmente explícitos permiten analizar la propagación de los procesos invasivos habiéndose desarrollado diversos tipos; entre éstos los modelos basados en agentes y los autómatas celulares son los más adecuados para analizar la heterogeneidad ambiental y la dinámica de las invasoras (Parry et al. 2013). Estos modelos son útiles para analizar la dinámica espacial de las invasiones ya que: (1) están definidos para una malla ráster, por lo que pueden compatibilizarse con datos geográficos, (2) son dinámicos, (3) son adaptables a un amplio rango de situaciones, (4) son simples, (5) están basados en un conjunto de reglas, que pueden reflejar un elevado número de comportamientos espaciales, y (6) pueden exhibir comportamientos extraordinariamente ricos (White & Engelen 2000).

En este trabajo se utilizan modelos basados en agente utilizando la plataforma the NetLogo un entorno de programación utilizado para simular sistemas complejos y analizar su dinámica espacio-temporal (Wilensky 1999). Esta plataforma, con una capacidad de análisis robusta, presenta varias características operativas que facilitan la interpretación de los resultados y crea oportunidades para incorporar simulaciones interactivas a corto plazo dentro de las actividades de toma de decisiones grupales. Por tanto, constituyen una herramienta útil en los sistemas de soporte a la toma de decisiones.

## BIBLIOGRAFÍA

- Achkar, M.; Díaz, I., Sosa, B., da Costa, E & Chiale, C. 2014. Proyecto Inventario de Humedales para las cuencas de los ríos Negro, Santa Lucía, Uruguay, Río de la Plata y cuenca de la Laguna Merín. Convenio. LDSGAT, Dirección Nacional de Medio Ambiente. Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente.
- Andersen, M., Adams, H., Hope, B. & Powell, M. 2004. Risk analysis for invasive species: general framework and research needs. *Risk Analysis*. 24: 893–900
- Andreu, J., Vilà, M. & Hulme, P. 2009. An Assessment of Stakeholder Perceptions and Management of Noxious Alien Plants in Spain. *Environmental Management* 43:1244 <https://doi.org/10.1007/s00267-009-9280-1>
- Alonso, A. & Castro-Díez. 2015. Las invasiones biológicas y su impacto en los ecosistemas. *Ecosistemas*. 24(1): 1-3.
- Aranda, M., Tognetti, P. & Mazía, N. 2015. Grass competition surpasses the effect of defoliation on a woody plant invader. *Acta Oecologica* 68: 37–42
- Avachat, A., Dash, R., & Shrotriya, S. 2011. Recent Investigations of Plant Based Natural Gums, Mucilages and Resins in Novel Drug Delivery Systems. *Indian Journal of Pharmaceutical Education and Research*. 45(1): 86-99.
- Badini, J., Ferrer, D., Giovanola, C., Perasso, M. & Vallejo, P. 2015. Estudio comparativo en el ensamble de aves con distinta composición florística (nativa y exótica) en la Reserva Natural Vaquerías, Córdoba, Argentina. Comunicación: Póster XVI Reunión Argentina de Ornitología. Libro de Resúmenes. La Plata, Buenos Aires, Argentina
- Blair, R. 1990. *Gleditsia triacanthos* L. Honeylocust. Silvics of North America. En: Silvics of North America. Volume 2. Hard Woods. Coordinadores técnicos. Russell M. Burns and Barbara H. Honkala. Handbook 654. United States Department of Agriculture. Forest Service Agriculture.
- Blanco, J., Vázquez, FM., García, D., Márquez, F. & Palacios, MJ. 2012. Flora del listado y catálogo español de especies exóticas invasoras presentes en la Comunidad Autónoma de Extremadura. *EI Notas Científicas* 5: 80–82.
- Blackburn T., Bellard, C. & Ricciardi, A. 2019. Alien versus native species as drivers of recent extinctions. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17:203–207.
- Bradley, B. & Mustard, J. 2005. Identifying land cover variability distinct from land cover change: Cheatgrass in the Great Basin. *Remote Sensing of Environment*. 94: 204–213.



Byers, J., Reichard, S., Randall, J., Parker, I., Smith, C., Lonsdale, W., Atkinson, I., Seastedt, T., Williamson, M., Chornesky, E. & Hayes, D. 2001. Directing research to reduce the impacts of exotic species. *Conservation Biology*. 16:630–640.

Cabrera, A., Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13, Serie de Biología, OEA, Washington, D.C., 120 pp.

Castro-Díez, P., Vaz, A., Silva, J., van Loo, M., Alonso, A., Aponte, C., Bayón, A., Bellingham, P., Chiuffo, M., DiManno, N., Julian, K., Kandert, S., Nicola La Porta, N., Marchante, H., Maule, H., Mayfield, M., Daniel Metcalfe, D., M. Cristina Monteverdi, M., Núñez, M., Ostertag, R., Ingrid M. Parker, I., Peltzer, D., Potgieter, L., Maia Raymundo, M., Donald Rayome, D., Reisman-Berman, O., Richardson, D., Roos, R., Saldaña, A., Shackleton, R., Torres, A., Trudgen, M., Urban, J., Vicente, J., Vilà, M., Ylioja, T., Zenni, R. & Godoy, O. 2019. Global effects of non-native tree species on multiple ecosystem services. *Biological Reviews*. 94: 1477–1501. doi: 10.1111/brv.12511.

Carvajales, A. 2013. Modelos de distribución de la acacia invasora *Gleditsia triacanthos* como herramienta para su gestión. Tesina de grado Licenciatura en Ciencias Biológicas. Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio. Facultad de Ciencias. Udelar.

Cerqueira, M., Souza, B., Martins, J., Teixeira, J. & Vicente, A. 2010. Seed extracts of *Gleditsia triacanthos*: Functional properties evaluation and incorporation into galactomannan films. *Food Research International* 43: 2031–2038.

Chaneton, E., Mazia, C., Machera, M., Uchitel, A. & Ghersa, C. 2004. Establishment of Honey Locust (*Gleditsia triacanthos*) in Burned Pampean Grasslands. *Weed Technology*, 18: 1325-1329

CNCP Center for New Crops & Plant Products. 2019. Purdue University. *Gleditsia triacanthos* L. [https://hort.purdue.edu/newcrop/duke\\_energy/Gleditsia\\_triacanthos.html#Uses](https://hort.purdue.edu/newcrop/duke_energy/Gleditsia_triacanthos.html#Uses)

Cohen, W., & Goward, S. 2004. Landsat's role in ecological applications of remote sensing. *Bioscience* 54: 535–545.

Csurhes, S. & Kriticos, D. 1994. *Gleditsia triacanthos* L. (Caesalpinaceae), another thorny, exotic fodder tree gone wild. *Plant Protection Quarterly*. 9 (3): 101–105.

Dana, E., Cerillo, M., Sanz Elorza, M., Sobrino, E. & Mota, J. 2001. Contribución al conocimiento de las xenófitas en España: catálogo provisional de la flora alóctona de Almería. *Acta Botánica Malacitana* 26: 267–276.

Di-Iorio, O. 2005. An Asian species of Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) developing in the seeds of *Gleditsia triacanthos* L. (Caesalpinaceae) in Argentina. *Agrociencia* 39: 327–337.

Davidson, N. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65(10): 934–941.

Di Marzio, W., Sáenz M, Alberdi J., Fortunato, N., Tangorra, M., Capello, V., Tortorelli, M. & Ambrini, G. 2009. Estrategia de manejo de acacia negra (*Gleditsia triacanthos*) en la cuenca del río Luján. Evaluación ecotoxicológica del herbicida Togar BT. *Revista Argentina de Ecotoxicología y Contaminación Ambiental* 1: 1–7.

DINAMA. Dirección Nacional de Medio Ambiente. 2014. Plan de manejo del Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente. Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Last revision Mayo 2017. <http://www.mvotma.gub.uy/areas-protegidas/item/10006532-esteros-de-farrapos-e-islas-del-rio-uruguay.html>.

Doroftei, M., Mierla, M. & Marinov, M. 2009. Ecology of some alien plant species in Danube Delta. *Ovidius University Annals of Natural Sciences, Biology – Ecology Series* 9: 1–4.

EEM, Evaluación de los Ecosistemas del Milenio. 2005. Los ecosistemas y el bienestar humano: humedales y agua. Informe de Síntesis. World Resources Institute, Washington, DC. 2005 World Resources Institute.

Elton, C. 2000. The ecology of invasions by animals and plants. University of Chicago Press. 222 pp.

FCA y F. 2017. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Universidad Nacional de la Plata. Nuevo Curso de Elaboración de Carbón Vegetal. <https://www.agro.unlp.edu.ar/novedad/nuevo-curso-de-elaboracion-de-carbon-vegetal>.

FEIS. 2019. Fire effects Information Systems. United States Department of Agriculture. United States Forest Service. Index of species Information. Species *Gleditsia triacanthos* <https://www.fs.fed.us/database/feis/plants/tree/gletri/all.html>

Fernández, R., Ceballos, S., Malizia, A. & Aragón, R. 2017. *Gleditsia triacanthos* (Fabaceae) in Argentina: a Review of its invasion. *Australian Journal of Botany* 65 (3): 203-213 <https://doi.org/10.1071/BT16147>

Furey, C., Tecco, P., Pérez-Harguindeguy, N., Giorgis, M. & Grossi, M. 2014. The importance of native and exotic plant identity and dominance on decomposition patterns in mountain woodlands of central Argentina. *Acta Oecologica* 54: 13–20.

Gantes, P., Marano, A. & Rigacci, L. 2011. Changes in the decomposition process associated with the invasion of *Gleditsia triacanthos* (Honey Locust) in pampean streams (Buenos Aires, Argentina). *Journal of Freshwater Ecology* 26: 481–494.

Giorgi, A., Vilches, C., Rodríguez Castro, M., Zunino, E., Debandi, J., Kravetz, S. & Torremorell, A. 2014. Efecto de la invasión de Acacia negra (*Gleditsia triacanthos* L. (Fabaceae)) sobre la temperatura, luz, metabolismo de un arroyo pampeano. *Acta Biológica Colombiana* 19: 99–106.

Grela, I., 2004. Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay. Tesis de maestría. PEDECIBA. UDELAR, Montevideo, Uruguay.

Grime, J. & Jeffrey, D. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*. 53 (3): 621–642.

Gurnell, A. 2014. Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes Landforms* 39 (1): 4–25.

Henderson, L. 2007. Invasive, naturalized and casual alien plants in southern Africa: a summary based on the Southern African Plant Invaders Atlas (SAPIA). *Bothalia* 37 (2): 215–248.

Herrera, I., Goncalves, E., Pauchard, A. & Bustamante, R. Eds. 2016. Manual de Plantas Invasoras de Sudamérica. Ed. Trama. Chile.

Hook, D. 1984. Waterlogging tolerance of lowland tree species of the south. *South. Journal of Applied Forestry*. 8 (3): 136–149.

Huenneke, L., Glick, D., Waweru, F., Robert L. Brownell, R. & Goodland, R. 1988. SCOPE Program on Biological Invasions: A Status Report. *Conservation Biology*. 2 (1): 8-10.

IUCN. 2000. IUCN Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss Caused by Alien Invasive Species. Prepared by the SSC Invasive Species Specialist Group. Approved by the 51st Meeting of the IUCN Council, Gland Switzerland, February <https://portals.iucn.org/library/efiles/documents/Rep-2000-052.pdf>

Keil, G., Spavento, E., Murace, M. & Millanes, A. 2011. Acacia blanca (*Robinia pseudoacacia* L.) y acacia negra (*Gleditsia triacanthos* L.): aspectos tecnológicos relacionados al empleo en productos de madera maciza. *Forest Systems* 20(1): 21-26.

Leggieri, L. 2010. Invasión de *Gleditsia triacanthos* en los corredores de los sistemas fluviales de la Pampa Ondulada y su efecto sobre la distribución de *Myocastor coypus*. *Ecología Austral* 20: 201–208.

Lewis, J., Prado, D. & Barberis, I. 2006. Los remanentes de bosques del Espinal en la Provincia de Córdoba. En In 'La situación ambiental argentina 2005'. (Eds

A Brown, U Martínez Ortíz, M Acerbi, J Corcuera) pp. 254–260. (Fundación Vida Silvestre Argentina: Buenos Aires)

Maestre, F. 2006. Análisis y modelización de datos espacialmente explícitos en Ecología. *Ecosistemas* 15 (3): 1-6.

Mander, U. & Kuusemets, V. 2005. Purification processes, ecological functions, planning and design of riparian buffer zones in agricultural watersheds. *Ecological Engineering* 24: 421–432.

Marco, D. & Páez, S. 2000. Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraea ternifolia* montane forests of central Argentina. *Environmental Management*. 26 (4): 409–419.

Mazza, G., Tricarico, E., Genovesi, P., Gherard, F. 2014. Biological invaders are threats to human health: an overview. *Ethology Ecology & Evolution*. 26 (2–3): 112–129. <http://dx.doi.org/10.1080/03949370.2013.863225>

Matthews, G. V. T. 2013. The Ramsar Convention on Wetlands: its History and Development. (R. Erika Luthi, Ed.) (2° ed., p. 87). Le Brassus, Switzerland: Ramsar Convention Bureau.

McIntosh, B., Ascough, J., Twery, M., Chewe, J., Elmahdi, A., Haase, D., Harou, J., Hepting, D., Cuddy, S., Jakeman, A., Chen, J., Kassahun, A., Lautenbach, S., Matthews, W. Merritt, N., Quinn, N., Rodriguez-Roda, I., Sieber, S., Stavenga, M., Ticehurst, J., Volk, G. M., Wrobel, M., van Delden, H., El-Sawah, S., Rizzoli, A. & Voinov, A. 2011. Environmental decision support systems (EDSS) development Challenges and best practices *Environmental Modelling & Software* 26: 1389-1402.

Mohammed, R., Abou Zeid, A., El Hawary, S., Sleem, A. & Ashour, W. 2014. Flavonoid constituents, cytotoxic and antioxidant activities of *Gleditsia triacanthos* L. leaves. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2: 547–553

Montejano, F., Barri, F. & Peluc, S. 2015. Variación en el ensamble de aves a lo largo de un gradiente de invasión por especies leñosas exóticas en un área natural protegida de Córdoba. Comunicación: Póster. XVI Reunión Argentina de Ornitología. Libro de Resúmenes. La Plata, Buenos Aires, Argentina

Muschetto, E. 2012. Efectos de la granívora/ herbivoría sobre la invasión de especies leñosas en pastizales de la pampa interior. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Exactas y Naturales

MVOTMA (Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente), 2017. Área propuesta para ser integrada al Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas – Ley 17.234. [http://www.mvotma.gub.uy/.../2537\\_59775b7ff39836b423952d8423d0](http://www.mvotma.gub.uy/.../2537_59775b7ff39836b423952d8423d0). (Last revision May 2017).

Naiman, R., Décamps, H. & McClain, M. 2005. Riparia Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities. Elsevier Academic Press San Diego, California USA.

Nikolić, B., Batos, B., Draži, D., Veselinovi, M., Golubovi, J. & Ćurguz, V. 2010. The invasive and potentially invasive woody species in the forests of Belgrade (Serbia). In 'International scientific conference: forest ecosystems and climate changes. Proceedings Vol. 1 pp. 9–20. (Institute of Forestry: Belgrade, Serbia)

Nebel, J. & Porcile, J. 2006. La contaminación del Bosque Nativo por especies arbóreas y arbustivas exóticas. [http://www.guayubira.org.uy/monte/Contaminacion\\_monte\\_nativo\\_exoticas.pdf](http://www.guayubira.org.uy/monte/Contaminacion_monte_nativo_exoticas.pdf).

Nilsson, C., Brown, R, Jansson, R. & Merritt, D. 2010. The role of hydrochory in Parker, I., Simberloff, D. & W. M. Lonsdale, W (1999). Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3–19.

Pimentel, D. 2005. Environmental consequences and economic costs of alien species. En: *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects*. Ed: Inderjit. Birkhäuser Verlag. Basel – Boston – Berlin

Probides. 2020. Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable en los Humedales del Este. Publicaciones. <https://www.probides.org.uy/publicaciones.php> última revisión Abril 2020.

Proyecto ANII ININ-1-21017-136159 2018. 2018 “Acacia Negra\_Utilización de una especie invasora leñosa como fuente laboral para grupos vulnerables de Rivera” Coordinador General: Achkar, M. Coordinadores técnicos: Sosa, B. & Vargas, R.

Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., ... Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, br v.12627. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>

Ramsar 2018. Convención de Ramsar sobre los Humedales. Perspectiva mundial sobre los humedales: Estado de los humedales del mundo y sus servicios a las personas. Gland (Suiza).

Randolph, J. 2004. *Environmental Land Use Planning and Management*. Island Press. Washington 667 pp.

Rejmanek, M. & Richardson, D. 2013. Trees and shrubs as invasive alien species – 2013 update of the global database. *Diversity and Distributions* 19: 1093–1094.

Rew, L., Maxwell, B. & R. Aspinall, R. (2005). Predicting the occurrence of non-indigenous species using environmental and remotely sensed data. *Weed Science*. 53: 236–241.

- Richardson, D. & Rejmanek, M. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Diversity and Distributions*. 17: 788–809.
- Richardson, D., Thuiller, W. 2007. Home away from home – objective mapping of highrisk source areas for plant introductions. *Diversity and Distributions*. 13 (3): 299–312.
- Richardson, D. & van Wilgen, B. 2004. Invasive alien plants in South Africa: how well do we understand the ecological impacts? *South African Journal of Science*. 100: 45-52.
- Richardson, D. 1998. Forestry Trees as Invasive Aliens. *Conservation Biology*. 12 (1): 18-26.
- Romero, D., Sosa, B., Rabazza, M., Achkar, M & Guerrero, JC. 2020. Modelos de distribución de especies y análisis espacial en la caracterización del patrón de propagación de *Gleditsia triacanthos* en Uruguay. Poster presentado en X Congreso de la Red Latinoamericana de Ciencias Ambientales Interdisciplina, ambiente y gestión: hacia la construcción de nuevos paradigmas. Centro Universitario Regional del Este -Punta del Este. Uruguay
- Romero, D., Ugalde, S., Sosa, B. & Guerrero, JC. 2017. Zonas de riesgo de invasión de *Gleditsia triacanthos* en Uruguay: factores relevantes desde la combinación de la resolución regional y local. En: Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay. Editor Brazeiro, A. Facultad de Ciencias, MGAP, BMEL.
- Rossi, C.A., González, G.L. & Torrá, E. 2008. Evaluación forrajera de hojas y frutos de "Acacia negra" (*Gleditsia triacanthos* L.). Comunicación. *Revista Argentina de Producción Animal* 28 (1): 349-543
- Sabattini, R., Ledesma, S., Fontana, E. & Diez, J. 2009. Revisión crítica de "Acacia Negra" *Gleditsia triacanthos*, Leñosa invasora de los sistemas productivos en Argentina. DowAgroSciences [http://www.dowagro.com/ar/lineadepasturas/trabajos/acacia\\_negra.htm](http://www.dowagro.com/ar/lineadepasturas/trabajos/acacia_negra.htm)
- Sagoff M. 2020. Fact and value in invasion biology. *Conservation Biology*. 34:581–588.
- Saleh, D., Kassem, I. & Melek, F. 2015. Analgesic activity of *Gleditsia triacanthos* methanolic fruit extract and its saponin-containing fraction. *Pharmaceutical Biology*. 54 (4): 576–580.
- Sciarini; L., Maldonado, F., Ribotta, P., Pérez, G. & León, A. 2009. Chemical composition and functional properties of *Gleditsia triacanthos* gum. *Food Hydrocolloids* 23: 306–313

Sirombra, M & Mesa, L. 2010. Composición florística y distribución de los bosques ribereños subtropicales andinos del Río Lules, Tucumán, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 58 (1): 499-510.

Sosa, B., Romero, D, Fernández, G. & Achkar, M. 2018. Spatial analysis to identify invasion colonization strategies and management priorities in riparian ecosystems. *Forest Ecology and Management*. 411(1):195-202.

Sosa, B., Caballero, N, Carvajales, A., Fernández, G., Mello, A & Achkar, M. 2015. Control de *Gleditsia triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. *Ecología Austral* 25:250-254

Sudnik-Wójcikowska, B., Moysiyeenko, I. & Slim, P. 2006. Dynamics of the flora of windbreaks in the agricultural landscape of steppes in southern Ukraine. *Biodiversity Research and Conservation* 2: 77–81.

Traversa-Tejero, I. & Alejano-Monge, D. 2013. Caracterización, distribución y manejo de los bosques nativos en el norte de Uruguay. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 249-262.

UICN & WRI. 2014. Guía sobre la Metodología de evaluación de oportunidades de restauración (ROAM): Evaluación de las oportunidades de restauración del paisaje forestal a nivel nacional o subnacional. Documento de trabajo (edición de prueba). Gland, Suiza: UICN. 125 pp.

Urcelay, C., Longo, S., Geml, J., Nouhra, E. & Tecco, P. 2017. El papel de los hongos micorrícicos en la expansión altitudinal de leñosas exóticas invasoras en el centro de Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica. Vol 52. Cordoba Argentina

USDA. 2003. United States Department of Agriculture, Natural Resource Conservation Service. Plant Guide. Honey Locust. *Gleditsia triacanthos* L. [http://plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg\\_gltr.pdf](http://plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg_gltr.pdf)

van Delden, H., Seppelt, R., White, R., Jakeman, A. 2011. A methodology for the design and development of integrated models for policy support. *Environmental Modelling & Software* 26: 266-279.

van Wilgen, B. & Richardson, D. 2014. Challenges and trade-offs in the management of invasive alien trees. *Biological Invasions* 16: 721–734. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0615-8>

Vilà, M., Espinar, J., Hejda, M., Hulme, P., Jarošík, V., Maron, J., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y. & Pyšek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*. 14: 702–708.

doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x

- Vilches, C., Torremorell, A., Debandi, J., Rodríguez Castro, M. Rigacci, L., Zunino, E., Kravetz, S. & Giorgi, A. 2014. Efecto de la invasión de acacia negra (*Gleditsia triacanthos* L.) sobre arroyos pampeanos. *Biología Acuática* 30: 241–248
- Wiegand, T. & Moloney, K. 2014. *Handbook of Spatial Point- Pattern Analysis in Ecology* Ed. Taylor & Francis Group 6000 Broken Sound Parkway NW.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman and Hall, London, UK.
- Wilensky, U. 1999. NetLogo. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University, Evanston, IL.
- Wittenberg, R., Cock, M.J.W. (eds.) 2001. *Invasive Alien Species: A Toolkit of Best Prevention and Management Practices*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, xvii - 228.
- Zalba, S. Villamil, C. 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4: 55–72.
- Zalba, P. & Peinemann, N. 1987. Efecto de algunas especies forestales sobre ciertas propiedades fisicoquímicas del suelo. *Ciencia del suelo* 5(1):73-76.
- Zhang J., Tian X., Yang Y., Liu Q., Wang Q., Chen L., Li H.& Zhang W. 2016. *Gleditsia* species: An ethnomedical, phytochemical and pharmacological review. *Journal of Ethnopharmacology*.178 (3):155-171.



## CAPÍTULO 1

# ANÁLISIS ESPACIAL PARA LA IDENTIFICACIÓN DE ESTRATEGIAS DE COLONIZACIÓN DE INVASORAS Y DEFINICIÓN DE PRIORIDADES DE MANEJO EN ECOSISTEMAS RIPARIOS

Trabajo publicado en *Forest Ecology and Management*. 411: 195–202. Spatial analysis to identify invasion colonization strategies and management priorities in riparian ecosystems 2018.

B. Sosa, D. Romero, G. Fernández, M. Achkar

### RESUMEN

Las especies exóticas invasoras tienen diferentes estrategias para invadir nuevas áreas. Las especies invasoras limitadas por el establecimiento tienen un amplio rango de dispersión y una alta tasa de mortalidad en los estadios tempranos. En los sistemas riparios las plántulas tienen alta tasa de mortalidad. En este se evalúa la hipótesis de que el proceso invasivo de *Gleditsia triacanthos* en los bosques riparios del río Uruguay se encuentra limitado por el establecimiento y que comienza en el albardón costero en la zona de transición entre el bosque y la pradera, desplazándose hacia el borde costero. En tal sentido se espera que: (1) el patrón de distribución de los individuos adultos de *G. triacanthos* se encuentre desacoplado del patrón de distribución de los estadios prereproductivos (plántulas y juveniles), (2) la población presente un patrón de distribución agregado asociado a la presencia de áreas con condiciones favorables para el desarrollo de los individuos hasta el estadio adulto y (3) la abundancia de plántulas y juveniles sea mayor en la zona de transición entre el bosque y la pradera que en el borde costero del albardón. Para analizar el patrón de distribución de *G. triacanthos* se utilizaron técnicas de análisis espacial de patrones de puntos: índices de autocorrelación, identificación de puntos calientes y análisis de onditas. Para evaluar el efecto de la posición en el albardón sobre el patrón de distribución de *G. triacanthos* se utilizaron técnicas multivariadas de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés). Esta metodología permitió identificar un área de invasión primaria, un foco de invasión y una zona de dispersión. Este patrón se corresponde con un patrón de invasión por infiltración limitado por el establecimiento. La posición en el albardón no parece afectar la distribución de esta especie. Esta información resulta relevante para definir estrategias de control. Asimismo, la metodología utilizada en la detección del patrón de invasión de esta especie puede ser utilizada para la evaluación de otros procesos invasivos fundamentalmente en los ecosistemas riparios.

## 1.1 INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas y el cambio climático son una de las amenazas más importantes para la conservación de la biodiversidad (Gallardo et al., 2013). El efecto de las especies invasoras se reconoce principalmente por su capacidad de desplazamiento de las especies nativas y la consecuente homogenización global de la biodiversidad (López-Darías et al., 2008). Los bosques riparios son uno de los ecosistemas más vulnerables a los efectos de las invasiones biológicas (Richardson et al., 2007). En estos ecosistemas las invasiones producen efectos notables reduciendo la diversidad, y modificando procesos ecosistémicos clave como la captación de agua, la infiltración y la evaporación (Richardson et al., 2007).

Las especies exóticas tienen distintas estrategias para invadir nuevas áreas. Martin & Canham (2010) identificaron dos estrategias de colonización en bosques de montaña, las limitadas por la dispersión y las limitadas por el establecimiento. Según estos autores las leñosas invasoras limitadas por la dispersión tienen distancias medias de dispersión comparables con la de las especies nativas dominantes. Por su parte, las especies limitadas por el establecimiento producen una gran cantidad de semillas y tienen un amplio rango de dispersión, una alta tasa de mortalidad en los estadios juveniles y su establecimiento está condicionado por la ocurrencia de perturbaciones que les permita colonizar nuevas áreas (Martin & Canham, 2010). Como ecosistemas riparios son altamente dinámicos (Tockner et al., 2010) lo que determina la dificultad en el establecimiento de las plántulas (Naiman & Décamps, 1997). Por ejemplo, la inundación erosiona el sustrato y genera condiciones de anoxia (Goodson et al., 2001) dificultando la sobrevivencia de las plántulas. En este sentido se postula que en sistemas riparios y cuando las leñosas invasoras presentan un amplio rango de dispersión (especies que se dispersan por hidrocoria) el proceso invasivo estará limitado por el establecimiento. Los procesos fluviales también pueden facilitar el establecimiento de las leñosas invasoras, los procesos erosivos pueden ocasionar la caída de árboles generando parches con mayor disponibilidad de luz facilitando el establecimiento de las leñosas intolerantes a la sombra y los procesos de deposición modifican la composición de la comunidad alterando las relaciones bióticas (Jolley et al., 2017).

Las geoformas se definen como unidades geomorfológicas sin distinción jerárquica (Toomanian, 2013). En los sistemas riparios, las barras de grava, terrazas e islas son ejemplos de geoformas (Naim et al., 2005); estas estructuras afectan directamente la dispersión y el establecimiento (Corenblit et al., 2007). Durante la dispersión los propágulos se concentran siguiendo los procesos deposicionales del sistema (Gurnell, 2007); en tal caso la microtopografía

facilitaría el establecimiento si genera un ambiente favorable (Steiger, 2005). Trabajos empíricos y análisis en base a modelos sugieren que el establecimiento de la vegetación ocurre fundamentalmente en el borde costero del albardón fluvial (Corenblit et al., 2007; Bradley & Smith, 1986).

El albardón fluvial y el piso del macrocanal favorecen el establecimiento de las especies invasoras (Cushman & Gaffney, 2010; Tabacchi et al., 2005; Hood & Naiman, 2016). Por otra parte, Pauchard & Alaback (2006) concluyeron que el proceso invasivo comienza en la zona de transición entre el bosque y la pradera del albardón fluvial debido al efecto borde. Los distintos requerimientos de las leñosas invasoras podrían explicar esta diversidad de patrones. Por ejemplo, la mayoría de las leñosas invasoras tienen baja tolerancia a la sombra, pero existen algunas especies tolerantes (Martin et al., 2009).

En este sentido, se espera que cuando las especies invasoras tienen baja tolerancia a la sombra el proceso invasivo comience en la zona de transición entre el bosque y la pradera donde se incrementa la disponibilidad de luz. Considerando la dinámica y heterogeneidad de los sistemas riparios y la diversidad en las estrategias de vida de las leñosas invasoras resulta necesario incrementar el número de estudios de caso a los efectos de clarificar la relación entre las geoformas y el patrón de invasión.

El análisis espacial de procesos ecológicos como las invasiones biológicas presenta cada vez mayor interés (Dale & Fortin, 2014). En particular, el análisis espacial en invasiones biológicas puede ser usado para inferir su dinámica (Fang, 2005; Eliot & Fajardo 2009) y puede constituirse también en una herramienta útil y novedosa en la gestión de invasoras. Se ha planteado que el control en los nuevos focos de invasión es más eficiente que el control en el área donde la invasión se encuentra consolidada (Wittenberg & Cock, 2001). En tal sentido un programa de control de especies invasoras debiera definir sus prioridades en el siguiente orden: prevenir el reclutamiento en las áreas no invadidas, erradicar los focos de invasión, y erradicar o reducir las áreas de invasión consolidada.

En este trabajo se analiza el patrón de distribución de la leñosa invasora *Gleditsia triacanthos* en bosques ribereños del río Uruguay para determinar la estrategia que media este proceso invasivo. En los sistemas fluviales el establecimiento de las plántulas se encuentra limitado por procesos fluviales como la erosión y la deposición y por tanto esperamos que *G. triacanthos* se encuentre limitada por el establecimiento. También evaluamos la hipótesis de que el proceso invasivo comienza sobre el borde de transición entre el bosque y la pradera del albardón fluvial (donde predomina el proceso de deposición y donde hay mayor disponibilidad de luz) extendiéndose hacia el borde costero. En este marco se

espera que, (1) el patrón de distribución de los individuos adultos de *G. triacanthos* se encuentre desacoplado del patrón de distribución de los estadios pre-reproductivos (plántulas y juveniles), (2) la población presente un patrón de distribución agregado asociado a la presencia de áreas con condiciones favorables para el desarrollo de los individuos hasta el estadio adulto y (3) la abundancia de plántulas y juveniles sea mayor en la zona de transición entre el bosque y la pradera que en el borde costero del albardón

## **1.2. METODOLOGÍA**

### **1.2.1 Diseño de muestreo**

El muestreo se realizó en el mes de febrero, fecha que coincide con el fin de la estación de crecimiento cuando la mayor parte de las semillas ya han germinado. Para analizar la variabilidad a lo largo del río Uruguay se dispusieron 21 transectos a lo largo del eje norte-sur del río. Los transectos se dispusieron en forma perpendicular al curso del río y su largo varió entre 5 y 15 m en función del ancho del albardón (Figura. 1). La distancia media entre las parcelas debe ser menor que la distancia entre las estructuras espaciales que se pretende detectar. Las variaciones más importantes en el porcentaje de cobertura de *G. triacanthos* a lo largo del río Uruguay fueron igual o mayor a los 1000 m (DINAMA, 2014). Por tal motivo, en este trabajo la distancia media entre los transectos fue de 550 m.

Para detectar la variabilidad en relación a la posición en el albardón sobre cada transecto se establecieron tres parcelas de 4 m x 20 m, una sobre el borde costero, otra en la zona media del bosque y la tercera en el área de transición entre el bosque y la pradera (Figura 1). Se establecieron un total de 21 transectos; en 15 de ellos se dispusieron las 3 parcelas. Debido a las dificultades de acceso se ubicaron 2 parcelas en 2 transectos y una parcela en 4. En cada parcela se registró el número de individuos de *G. triacanthos* y su altura correspondiente. La altura fue registrada con un clinómetro, la posición de la parcela fue registrada con GPS Garmin map 60CSx.

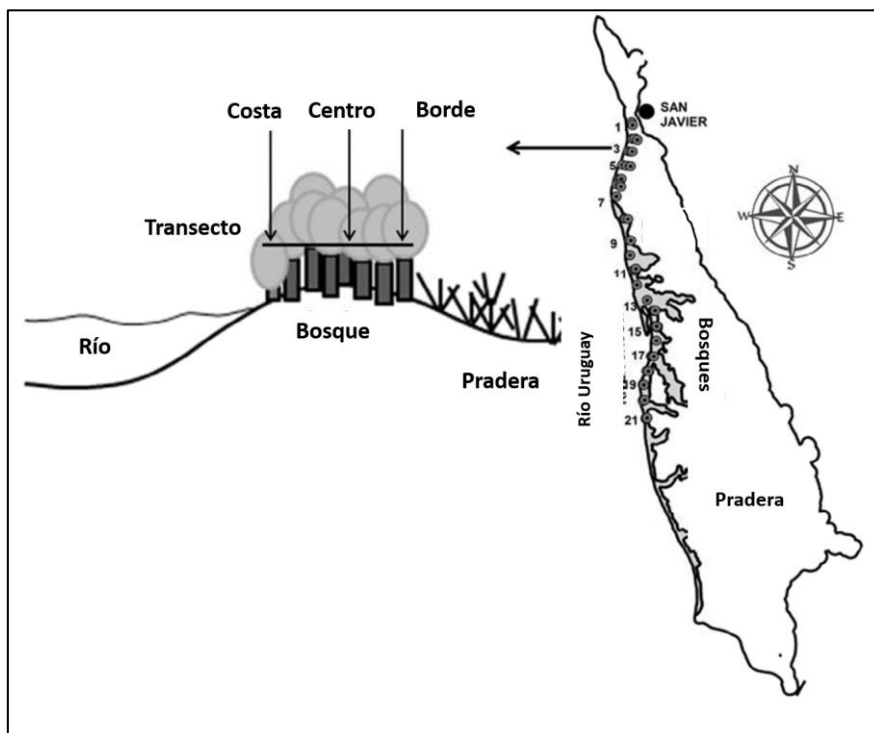


Figura. 1. Diseño de muestreo. Se establecieron 21 transectos a lo largo del río Uruguay (eje norte-sur). En cada transecto se marcaron tres parcelas, (1) Borde costero del albardón, (2) Centro del bosque y (3) Borde de transición Bosque-Pradera.

Los individuos de *G. triacanthos* fueron clasificados según su altura en tres clases de talla según Marco & Páez (2000): *adultos*, individuos con una altura mayor a 1.50 m; *juveniles*, representan el estadio no reproductivo, su altura varía entre 0.26 m y 1.50 m, y *plántulas* con una altura de 0,25 m.

En resumen, la variación en la abundancia de *G. triacanthos* sobre el río Uruguay (eje norte-sur) fue analizada utilizando el valor de medio de los 21 transectos y los efectos de la posición en el albardón (eje Oeste-Este) fueron evaluados usando los registros de los 15 transectos en las tres parcelas.

### 1.2.2 Caracterización del patrón de invasión

(1) Se usó el análisis de autocorrelación espacial para caracterizar tres posibles patrones de invasión: agrupado, disperso y aleatorio. La autocorrelación espacial de un conjunto de puntos indica la semejanza existente entre los atributos de los puntos y sus vecinos. Si en una distribución de puntos se detecta autocorrelación espacial positiva, significa que puntos con características similares tienden a ubicarse próximos entre sí, pero si la autocorrelación espacial es débil los puntos adyacentes en una distribución tienden a presentar características diferentes (Lee & Wong, 2001). El coeficiente de autocorrelación espacial mide la similitud entre los atributos de los puntos y la proximidad de sus ubicaciones

(Lee & Wong, 2001). En este estudio el atributo medido fue la abundancia de *G. triacanthos* en cada una de sus tres clases de talla (adultos, juveniles y plántulas). Se utilizó el promedio de la abundancia de cada clase de talla del total de las parcelas presentes en cada transecto (N= 21). La ubicación se correspondió con las coordenadas espaciales de la parcela ubicada en el centro del bosque (esta ubicación se correspondió con la de mayor acceso). Se usó el método de Geary con estandarización de fila disponible en el módulo de estadística espacial del software ArcGIS Version 10. Copyright ESRI Inc., Redlands, CA, USA.

(2) Los índices de autocorrelación espacial, describen la autocorrelación en forma global pero no son efectivos en identificar y describir distintos tipos de patrones espaciales (Lee & Wong, 2001). Por tanto, para caracterizar el patrón espacial de los agrupamientos se utilizó el análisis de puntos calientes. Este análisis identifica agrupamientos con valores altos (puntos calientes) y bajos (puntos fríos) del atributo analizado (Lee & Wong, 2001). En este trabajo, los puntos calientes indican la presencia de áreas con alta abundancia de *G. triacanthos* rodeadas además por áreas de alta abundancia. Alternativamente, los puntos fríos se identifican en áreas con baja abundancia que se encuentran próximas a áreas que también presentan baja abundancia. Al igual que los índices de autocorrelación espacial, estos análisis también incluyen los atributos de los puntos y sus ubicaciones. Por tanto, para realizar este análisis se utilizó el valor medio de la abundancia por clase de talla de las parcelas ubicadas en cada transecto y las coordenadas espaciales de la parcela ubicada en el centro del bosque. Para obtener una mejor visualización del análisis de puntos calientes se añadió una capa de fondo de color. Para ello se creó una superficie interpolada usando la distancia inversa ponderada utilizando el módulo de estadística espacial del software ArcGIS Version 10. Copyright ESRI Inc., Redlands, CA, USA.

(3) Se aplicó el análisis de onditas para detectar áreas con cambios abruptos en la abundancia de las tres clases de talla de *G. triacanthos* a lo largo del río Uruguay (eje norte-sur). Este análisis cuantifica la estructura de los datos como función de la posición (Dale & Mah, 1998) y es robusto ante la falta de estacionariedad y la presencia de anisotropía de los datos (Perry et al., 2002). Este análisis se centra en la “descomposición” de los datos en patrones repetidos que se comparan con la forma de la función de onda (Perry et al., 2002). Los picos de varianza se registran en aquellos puntos donde la función de onda resuena con los datos; esos picos corresponden a cambios abruptos (fronteras) en la variable analizada (Camarero & Rozas, 2006). En este estudio, la variable analizada fue el valor de la abundancia media de cada clase de talla correspondiente a las parcelas ubicadas en cada transecto. En tal sentido las fluctuaciones en la varianza representan cambios abruptos en la abundancia de

*G. triacanthos* a lo largo del río Uruguay. La función de onda utilizada fue la función de Haar debido a su habilidad de detectar bordes y gradientes (Gamage, 1990). El análisis de onditas se realizó utilizando el software Passage 2. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis (Rosenberg & Anderson, 2011).

(4) Finalmente, para detectar los efectos de la posición en el albardón (orilla, centro, borde) sobre el patrón de abundancia de las tres clases de talla (adultos, juveniles, plántulas) se utilizó la técnica multivariada de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés). La variable utilizada fue el valor de la abundancia por clase de talla en cada parcela obtenidos de los 15 transectos con las parcelas ubicadas en las tres posiciones del albardón (Matriz = 3 clases de talla x 3 parcelas x 15 transectos). El test de escalamiento multidimensional no métrico es un método de ordenación robusto (James & Mc. Cullochthat, 1990) que ubica a los objetos similares próximos en el espacio de ordenación y a los objetos distintos en posiciones distantes entre sí (Legendre & Legendre, 1998). Por tanto, la utilización de este método permite identificar las posiciones en el banco fluvial que difieren o son similares entre si en relación con la abundancia por clase de talla de *G. triacanthos*. La bondad de ajuste del modelo fue evaluada usando el criterio de Kruskal (Kruskal, 1964). Se utilizó el procedimiento PROXSCAL con distancia euclídeana de IBM SPSS Statistics software versión 21.0.

Las coordenadas espaciales fueron representadas en UTM (Universal Transverse Mercator) sistema proyectado de coordenadas (WGS1984, Zona 21S).

### 1.3. RESULTADOS

Se registraron un total de 6500 individuos de *G. triacanthos*. Las plántulas fueron la clase de talla dominante representando el 93% del total de individuos; por su parte adultos y juveniles representaron el 5% y el 2% respectivamente.

El análisis de autocorrelación espacial indica que la distribución de *G. triacanthos* a lo largo del río Uruguay presenta un patrón agregado organizado en agrupamientos de alta y media abundancia (z-score = 3.584104; p = 0.001). En la clase de talla adultos se identificaron agrupamientos de alta y media abundancia (z-score = 3.178784; p = 0.001); en la clase de talla juvenil se identificó solo un agrupamiento de alta abundancia (z-score = 4.120781; p = 0.001) al igual que en la clase de talla plántulas (z-score = 3.960983; p = 0.001). De acuerdo con el análisis de puntos calientes los agrupamientos de alta abundancia para adultos y juveniles se encuentran entre los transectos 1 y 3 (Figura. 2); por su parte el patrón de alta abundancia de plántulas se ubica hacia

el sur entre los transectos 4 y 7 (Figura. 2). Finalmente, el agrupamiento de mediana abundancia de adultos se ubica entre los transectos 9 y 10 (Figura. 2).

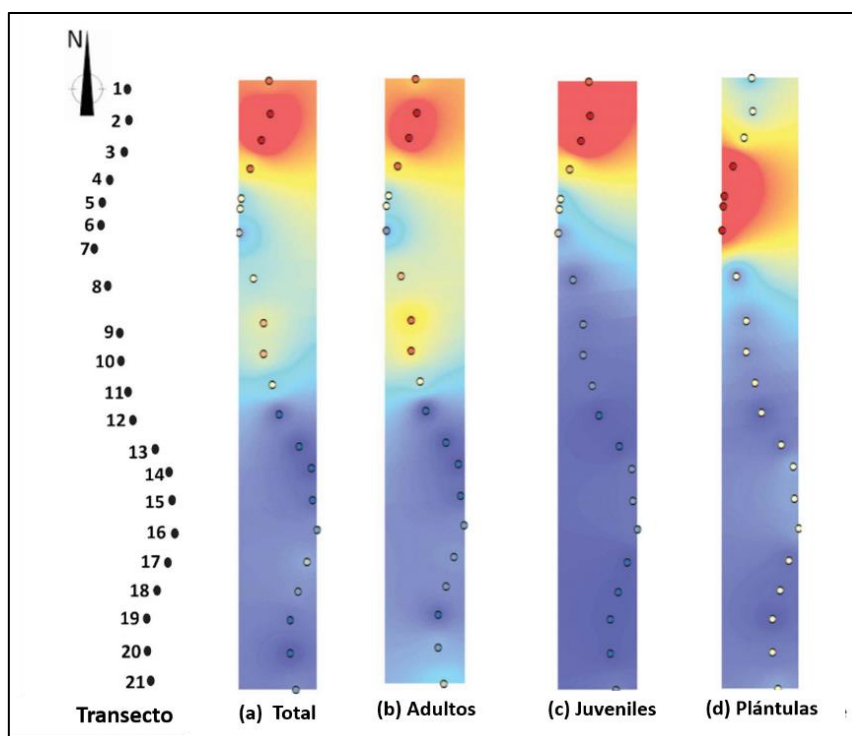


Figura 2. Estructura espacial de *G. triacanthos* a lo largo del río Uruguay detectado en el área de estudio para las tres clases de talla analizadas (adultos, juveniles, plántulas) resultante del análisis de puntos calientes. Puntos rojos: Áreas de puntos calientes donde áreas con alta abundancia de *G. triacanthos* se encuentran próximas a áreas de alta abundancia de *G. triacanthos*. Puntos azules: Áreas de puntos fríos donde áreas de baja abundancia de *G. triacanthos* se encuentran próximas a áreas de baja abundancia de *G. triacanthos*. Puntos naranjas. Áreas de abundancia media de *G. triacanthos* donde áreas con abundancia intermedia de la especie se encuentran próximas a áreas con valores medios de abundancia. Puntos amarillos. Áreas que no conforman agrupamientos estadísticamente significativos. El color de fondo en los rectángulos representa la superficie interpolada creada a partir de los registros de los puntos de muestreo.

El análisis de onditas detectó, para la clase de talla adultos, dos picos de varianza, en el transecto 2 y entre los transectos 9 y 10 indicando zonas de variaciones abruptas en la abundancia (dos zonas de fronteras) (Figura. 3). La primera zona de frontera se superpone con el agrupamiento de alta abundancia y la segunda con el agrupamiento de abundancia media. Para la clase de talla juveniles el análisis de onditas detectó una zona de frontera con un pico de abundancia en el transecto 2 que también se superpone con el agrupamiento de alta abundancia (Figura. 3). También se detectó una zona de frontera para la clase de talla plántulas en el transecto 5 que se superpone con el agrupamiento de alta abundancia. Es importante destacar que esta zona de frontera fue detectada 1650 m al sur de las zonas de frontera detectada para las clases de talla adultos y juveniles.



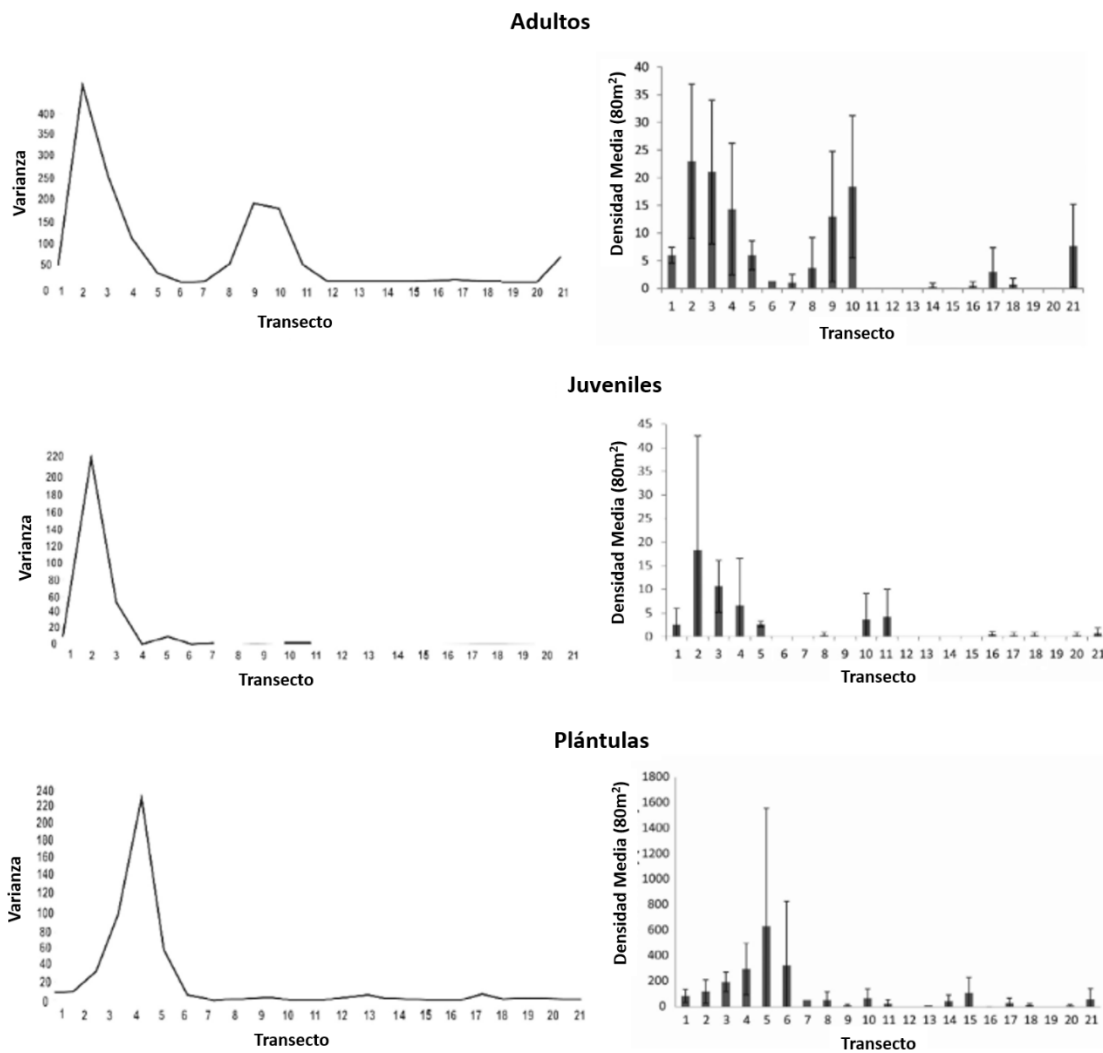


Figura. 3. Cambio en la abundancia de *G. triacanthos* en sus tres clases de talla (adultos, juveniles, plántulas) entre los 21 transectos dispuestos en el área de estudio a lo largo del Río Uruguay. Los gráficos de la izquierda representan los resultados del análisis de ondas. Variaciones abruptas en la curva indican cambios importantes en la abundancia de *G. triacanthos* entre los transectos. Los gráficos de la derecha representan la densidad media de *G. triacanthos* en cada uno de los transectos.

La bondad de ajuste del escalamiento multidimensional no métrico fue excelente (S-Stress =0.0016). En relación a la posición en el albardón este método separa dos grupos, (1) las plántulas localizadas en la zona de transición del banco fluvial (PI3); y (2) las plántulas localizadas en el centro (PI2) y en la costa del albardón (PI1), en conjunto con adultos (A1; A2; A3) y juveniles (Jv1; Jv2; Jv3) ubicados en las tres posiciones del albardón (Figura. 4). Cabe señalar que los valores más altos de abundancia de plántulas se registraron en la zona de transición del albardón (Se3) (72% del total).

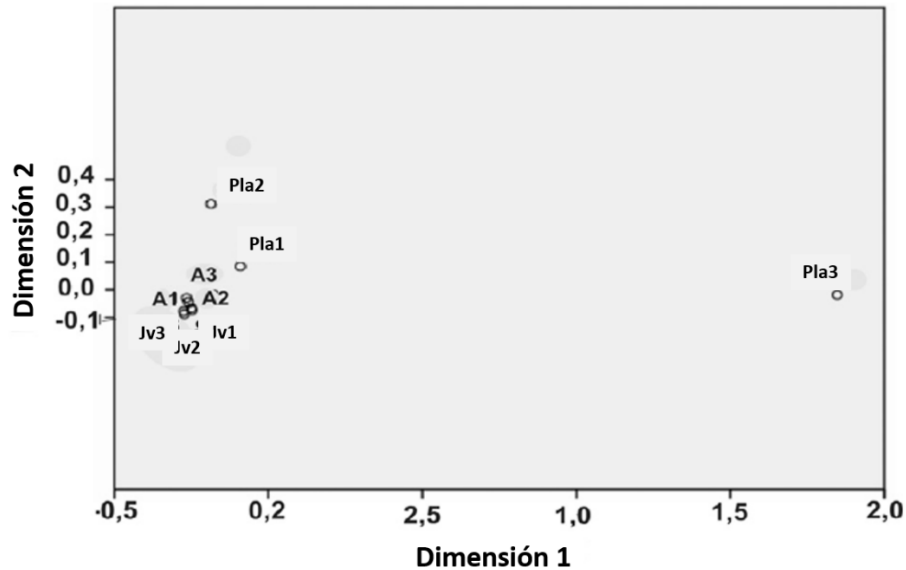


Figura. 4. Efectos de la posición en el albardón sobre el patrón de distribución y abundancia de *G. triacanthos* en sus tres clases de talla resultantes del análisis de escalamiento multidimensional no métrico. Los números indican la posición en el albardón 1 = Borde Costero; 2 = Centro del bosque; 3 = Borde de transición entre bosque y pradera. Las letras indican las clases de talla definidas para *G. triacanthos*: A = adultos, Jv = Juveniles y Pla = Plántulas. Análisis realizado con los 15 transectos completos

## 1.4. DISCUSIÓN

### 1.4.1 Patrón de distribución de *G. triacanthos* sobre la costa del río Uruguay

Bastow & Lee (1989) plantearon que la mayoría de las invasoras productoras de frutos presentan un patrón de invasión por infiltración que presenta un área de invasión consolidada, un área adyacente de dispersión a corta distancia y nuevos focos ubicados lejos del área de invasión consolidada. El área de invasión consolidada de *G. triacanthos* fue localizada en el norte del área de estudio asociada al cluster de alta abundancia de adultos y juveniles (transectos 1-3) que coinciden con la zona en la que esta especie fue plantada con fines forestales en el área hace aproximadamente 70 años atrás (Mendieta & Merni, com. pers). Se identificó también una zona de dispersión en las proximidades de esta área (transectos 4-7) definida por la presencia del cluster de alta abundancia de plántulas localizado 550 m al sur del área de invasión consolidada (Figura. 3). Se identificó también un nuevo foco de invasión ubicado 2700 m al sur del área de invasión consolidada representado por el agrupamiento de mediana abundancia en la clase de talla adultos (transectos 9-10).

En el nuevo foco de invasión la abundancia de juveniles presentó un incremento muy leve (Figura. 4) constituyéndose en un resultado inesperado. *G. triacanthos*

fue plantada al norte del área y se dispersa hacia el sur del área por lo que se esperaría que los individuos presentes en el área de invasión consolidada fueran más viejos y por lo tanto más altos que los individuos localizados al sur de esta zona. Sin embargo, resultados sin publicar indican que los individuos de *G. triacanthos* son más altos y presentan un mayor diámetro a la altura del pecho en el nuevo foco de invasión que en el área de invasión consolidada. La relación entre la altura de cierta clase de edad y las condiciones ambientales de un área está ampliamente reconocida (Skovsgaard & Vanclay, 2008). Dado que los individuos en el nuevo foco de invasión son más altos y probablemente más jóvenes que los individuos en el área de invasión consolidada, resulta razonable suponer que en el nuevo foco de invasión las condiciones ambientales favorecen el desarrollo de *G. triacanthos*. En tal sentido, la tasa de transición de juvenil a adulto sería mayor en el nuevo foco de invasión que en el área de invasión consolidada lo que podría explicar la baja abundancia de juveniles en el nuevo foco.

En los bosques riparios, los propágulos que se dispersan por hidrocoría presentan un patrón leptokurtósico; la mayoría permanecen cerca del área de origen mientras que algunos son capaces de dispersarse largas distancias (Nilsson et al., 2010). En el área de estudio, el patrón de distribución de las plántulas es consistente con este esquema general; se detectó un pico de abundancia (transecto 4) cerca del área de invasión consolidada (transecto 3, máxima abundancia de adultos); hacia el sur de esta zona la abundancia de plántulas se mantuvo baja y con poca variación (Figura 4). Cabe señalar que la mayoría de las plántulas identificadas retienen aún sus cotiledones representando por tanto un estadio estrechamente vinculado a la disponibilidad de propágulos y a la tasa de germinación. Los propágulos capaces de dispersarse largas distancias pudieron desarrollarse en el entorno de los transectos 9-10 donde encontraron condiciones favorables. La conformación de este núcleo de invasión pudo estar mediada también por la capacidad de *G. triacanthos* de desarrollarse en forma clonal; los individuos de origen clonal presentan mayor probabilidad de sobrevivencia que los individuos provenientes de semilla (Barsuom, 2002).

En general, el establecimiento de las plantas depende de muchos factores que determinan la disrupción entre el patrón de distribución de los adultos y el de las plántulas (Doust, 1989). En este trabajo el patrón de distribución de adultos y plántulas se encuentra desacoplado (Figura 3). Esta disrupción indica que el desarrollo de las plántulas se encuentra determinado por otros factores como por ejemplo la probabilidad de encontrar áreas adecuadas para el establecimiento. Por otra parte, la sobrevivencia de las plántulas de *G. triacanthos* parece ser baja ya que la mayoría de los individuos registrados (93%) del total de individuos registrados correspondieron a esta clase de talla, indicando que la mayoría no

alcanza el estadio juvenil (2% del total de los individuos registrados). En esta área las inundaciones son frecuentes y persistentes de hecho, cuando el nivel del agua supera 1 m el ganado debe ser trasladado a las tierras altas a los efectos de garantizar su seguridad (Gazzano, 2014). En este marco, la sobrevivencia de las plántulas se encontraría muy reducida. Otro factor que afectaría la sobrevivencia de las plántulas lo constituye el pastoreo mediado por el ganado presente en el área. Estos resultados apoyan la hipótesis de que en el área de estudio el proceso invasivo de *G. triacanthos* se encuentra limitado por el establecimiento. Por tanto, para comprender y controlar la propagación de esta especie en el área de estudio resulta prioritario comprender los factores que limitan su establecimiento. Es importante recordar que un patrón espacial puede estar generado por varios procesos y que por tanto otros posibles mecanismos que pudieran generar este patrón espacial debieran ser identificados y analizados.

#### **1.4.2 Efectos de la posición en el banco fluvial**

Si bien la mayor abundancia de plántulas fue registrada en la zona de transición del albardón (transición bosque-pradera), la abundancia de juveniles y adultos no varió en relación a la posición en el albardón (Figura 5). La detección de este patrón disruptivo indica que la posición en el banco fluvial determina la distribución de las plántulas, pero no afectaría el desarrollo de este proceso invasivo. Este resultado es consistente con el patrón de distribución identificado a lo largo del río Uruguay. El hecho de que las áreas con mayor abundancia de plántulas y las áreas con mayor abundancia de adultos presenten un patrón disruptivo apoya la hipótesis de que este proceso invasivo no depende principalmente de la cantidad de plántulas presentes en un área.

La alta abundancia de plántulas registrada en la zona de transición del albardón podría explicarse por la existencia de un patrón de dispersión asociado al proceso deposicional del sistema ripario (Gurnell, 2007). Asimismo, la mayor disponibilidad de luz presente en la zona de transición podría facilitar la emergencia de plántulas de *G. triacanthos* (Grime & Jeffrey, 1965). La ganadería también podría afectar el patrón de distribución de esta especie facilitando su establecimiento a través de la dispersión y esparcimiento de sus semillas; por otra parte, podría reducir su probabilidad de establecimiento mediante el pastoreo. En tal sentido, el efecto neto del ganado así como el de otros herbívoros en el patrón de distribución esta especie en relación a su posición en el albardón debiera ser analizado con mayor profundidad.

La ubicación de la vegetación presenta un rol relevante en la estabilización del albardón debido a sus propiedades biomecánicas (Gurnell, 2014), en particular sobre el borde costero donde los procesos de erosión son más intensos. En esta

área la estructura fustal de las especies nativas ubicadas sobre el borde costero actúa como una barrera natural protegiendo al albardón. Sin embargo, debido a la estructura erecta del fuste de *G. triacanthos* esta especie no actuaría como barrera de protección pudiendo por tanto incrementar los procesos erosivos desestabilizando por tanto al albardón. En este punto es importante señalar que se han identificado procesos erosivos en el albardón tanto en el área de invasión consolidada como en el nuevo foco de invasión (DINAMA, 2014). Este proceso erosivo arrastra con la corriente partes del borde costero del albardón. Por tanto, el patrón de distribución actual de *G. triacanthos* descrito en el albardón tanto en el área de invasión consolidada como en el foco de invasión estaría determinado tanto por la dinámica del proceso invasivo como por la dinámica de este proceso erosivo. Esta posible retroalimentación entre el proceso invasivo y el proceso erosivo podría afectar de forma importante tanto la estructura como el funcionamiento de este ecosistema incrementando los riesgos para la conservación de la biodiversidad en el área protegida.

### **1.4.3 Estrategias de manejo**

La propagación de *G. triacanthos* fue detectada a dos niveles; en las proximidades del área de invasión primaria (transectos 4-7 que se corresponde con el agrupamiento de alta abundancia de plántulas) y en el nuevo foco de invasión alejado del área de invasión primaria. Este patrón de propagación se corresponde con un patrón de propagación por dispersión estratificada (Hengeveld, 1989). Según Shigesada & Kawasaki (1997), las especies invasoras con un patrón de invasión estratificada presentan un rango de expansión no lineal y acelerado que advierte sobre el potencial de expansión de este proceso invasivo en el área.

En relación a las estrategias para el control de *G. triacanthos* sobre el río Uruguay, el Programa Global de Especies Invasoras (Wittenberg & Cock 2001) recomienda centrar los esfuerzos de control en los nuevos focos de invasión. En tal sentido, en el área de estudio los esfuerzos de control debieran centrarse en el nuevo foco de invasión detectado a los 27000 m al sur del área de invasión consolidada. Sin embargo, basados en experimentos de simulación, Minor & Gardner (2016) plantean que la mejor estrategia de control para una especie leñosa capaz de dispersarse largas distancias debiera ser la de controlar el área de invasión consolidada para limitar el aporte de propágulos. Sin embargo, nuestros resultados sugieren que, dado que este proceso invasivo presenta un patrón de propagación estratificado, ambas estrategias de control serían complementarias. En tal sentido resulta necesario modelar la dinámica de *G. triacanthos* según un patrón de propagación estratificada para avanzar en la comprensión de este proceso invasivo y generar mejores herramientas para el diseño espacial de estrategias de control.

## 1.5. CONCLUSIÓN

En este trabajo se aplicó una metodología que fue efectiva en la detección de la estructura espacial del proceso invasivo de *G. triacanthos* sobre la costa del río Uruguay y que permitió localizar y cuantificar la extensión del área de invasión consolidada (transectos 1–3), del foco de invasión (transectos 9–10), y de un área de dispersión de corta distancia (transectos 4–7). Esta metodología permitió también identificar un posible mecanismo determinante del proceso invasivo, así como su patrón de propagación. El conjunto de la información generada constituye un insumo importante para el control de esta especie. La metodología aplicada puede ser utilizada para describir otro proceso de invasión de leñosas especialmente en ecosistemas riparios.

## 1.6. BIBLIOGRAFÍA

Achkar, M., Cantón, V., Cayssials, R., Dominguez, A., Fernández, G., Pesce, F. & Sosa, B. 2003. Las Áreas Protegidas en el Uruguay. El caso de los Bañados de Farrapos. Departamento de Río Negro, Uruguay. *L'Ordinaire Mexique Amerique Central* 191: 85–104.

Barsuom, N. 2002. Relative contributions of sexual b asexual regeneration strategies in *Populus nigra* and *Salix alba* during the first years of establishment on a braided gravel bed river. *Evolutionary Ecology*. 15: 255–279.

Bastow, W. & Lee, W. 1989. Infiltration invasion. *Functional Ecology*. 3 (3): 379–380.

Bradley, Ch. & Smith, D. 1986. Plains cottonwood recruitment and survival on a prairie meandering river floodplain, Milk River, southern Alberta and northern Montana. *Canadian Journal of Botany*. 64 (7): 1433–1442.

Cabrera, A. & Willink, A. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13, Serie de Biología, OEA, Washington, D.C., 120 pp.

Camarero, J. & Rozas, V. 2006. Técnicas de análisis espacial de patrones de superficies y detección de fronteras aplicadas en ecología forestal. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*. 15: 66–87.

Chaneton, E., Mazia, C., Machera, M., Uchitel, A. & Ghera, C. 2004. Establishment of Honey Locust (*Gleditsia triacanthos*) in Burned Pampean Grasslands. *Weed Technology* 18: 1325–1329.

Childs, C. 2004. Interpolating surfaces in ArcGIS Spatial Analyst. *Arc User* 32-35. <http://www.esri.com>.

Corenblit, D., Tabacchi, E., Steiger, J. & Gurnell, A. 2007. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: a review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews*. 84 (1–2): 56–86.

Csurhes, S. & Kriticos, D. 1994. *Gleditsia triacanthos* L. (Caesalpiaceae), another thorny, exotic fodder tree gone wild. *Plant Protection Quarterly*. 9 (3): 101–105.

- Cushman, J. & Gaffney, K. 2010. Community-level consequences of invasion: impacts of exotic clonal plants on riparian vegetation. *Biological Invasions*. 12 (8): 2765–2776.
- Dale, M. & Mah, M. 1998. The use of wavelets for spatial pattern analysis in ecology. *Journal of Vegetation Science*. 9 (6): 805–814.
- Dale, M. & Fortin, M. 2014. *Spatial analysis: A guide for ecologists*, second ed. Cambridge University Press, United Kingdom 365pps.
- DINAMA. Dirección Nacional de Medio Ambiente, 2014. Plan de manejo del Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente. Sistema Nacional de Áreas Protegidas. <http://www.mvotma.gub.uy/areas-protegidas/item/10006532-esteros-de-farrapos-e-islas-del-rio-uruguay.html>.
- Doust, L. 1989. Infiltration invasion-or dispersal and fate? *Functional Ecology*. 3 (3): 380–382.
- Eliot, J., McIntire, B. & Fajardo, A. 2009. Beyond description. The active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90 (1), 46–56.
- Fang, W. 2005. Spatial analysis of an invasion front of *Acer platanoides*: dynamic inferences from static data. *Ecography* 28: 283–294.
- Gallardo, B. & Aldridge, D. 2013. Evaluating the combined threat of climate change and biological invasions on endangered species. *Biological Conservation*: 160: 225–233.
- Gamage, N. 1990. *Modelling and Analysis of Geophysical Turbulence: Use of Optimal Transforms and Basis Sets*. Phd. Thesis submitted to Oregon State University.
- Gazzano, I. 2014. Viabilidad de la ganadería familiar en áreas protegidas de humedales, en un contexto sinérgico de intensificación agraria e inundaciones: Parque Nacional Esteros de Farrapos-Uruguay. Departamento de Ciencias Sociales y Humanidades. Instituto de Sociología y Estudios Campesinos. Universidad de Córdoba. España.
- Grime, J. & Jeffrey, D. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*. 53 (3): 621–642.



Goodson, J., Gurnell, A., Angold, P. & Morrissey, I. 2001. Riparian seed banks, structure, process and implications for riparian management. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*

Gurnell, A. 2014. Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes Landforms* 39 (1): 4–25.

Gurnell, A. 2007. Analogies between mineral sediment and vegetative particle dynamics in fluvial systems. *Geomorphology*. 89: (1–2), 9–22.

Henderson, L. 2007. Invasive, naturalized and casual alien plants in southern Africa: a summary based on the Southern African Plant Invaders Atlas (SAPIA). *Bothalia* 37 (2): 215–248.

Hengeveld, B. 1989. *Dynamics of biological invasions*. Chapman & Hall, New York 165 pp.

Hood, W. & Naiman, R. 2016. Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecology*. 148 (1): 105–114.

Hook, D. 1984. Waterlogging tolerance of lowland tree species of the south. *Southern Journal of Applied Forestry*: 8 (3): 136–149.

James, F. & McCulloch, Ch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's box? *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21: 129–166.

Jasiewicz, J. & Stepinski, T. 2013. Geomorphons a pattern recognition approach to classification and mapping of landforms. *Geomorphology* 182: 147–156.

Jolley, R., Lockaby, B. & Cavalcanti, G. 2017. Changes in riparian forest composition along a sedimentation rate gradient. *Plant Ecology*. 210 (2): 317–330.

Kruskal, J. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness. *Psychometrika* 29 (1): 1–27.

Lee, J. & Wong, D. 2001. *Statistical analysis with ArcView GIS*. John Wiley & Sons, Inc., USA 192 pp.

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*, second ed. Elsevier, Netherlands.

López-Darías, M., Lobo, J. & Gouat, P. 2008. Predicting potential distributions of invasive species: the exotic Barbary ground squirrel in the Canarian archipelago and the best Mediterranean region. *Biological Invasions*. 10: 1027–1040.

Marco, D., Páez, S. 2000. Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraea ternifolia* montane forests of central Argentina. *Environmental Management*. 26 (4): 409–419.

Martin, P., Canham, C. & Marks, P. 2009. Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7 (3): 142–149.

Martin, P. & Canham, C. 2010. Dispersal and recruitment limitation in native versus exotic tree species: life-history strategies and Janzen-Connell effects. *Oikos* 119 (5): 807–824.

Minor, E. & Gardner, R. 2016. Landscape connectivity and seed dispersal characteristics inform the best management strategy for exotic plants. *Ecological Applications*. 21 (3): 739–749.

Naiman, R., Décamps, H. & McClain, M. 2005. *Riparia Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier Academic Press San Diego, California USA.

Naiman, R. & Décamps, H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28: 621–658.

Nanson, G. & Croke, J. 1992. A genetic classification of floodplains. *Geomorphology* 4 (6): 459–486.

Nilsson, C., Brown, R., Jansson, R. & Merritt, D. 2010. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Review*. 85 (4): 837–858.

Pauchard, A. & Alaback, P. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management*. 223: (1–3), 327–335.

Perry, J., Liebhold, A., Rosenberg, M., Dungan, J., Miriti, M. & Jakomulska, A. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578–600.

Richardson, D., Holmes, P., Esler, K., Galatowitsch, S., Stromberg, J., Kirkman, S. & Hobbs, R. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*. 13 (1): 126–139.

Richardson, D. & Thuiller, W. 2007. Home away from home – objective mapping of high risk source areas for plant introductions. *Diversity and Distribution*: 13 (3): 299–312.

Rosenberg, M. & Anderson, C. 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution*: 2(3): 229–232.

Sabattini, R., Ledesma, S., Fontana, E. & Diez, J. 2009. Revisión crítica de “Acacia Negra” *Gleditsia triacanthos*, Leñosa invasora de los sistemas productivos en Argentina. DowAgroSciences. [http://www.dowagro.com/ar/lineadepasturas/trabajos/acacia\\_negra.htm](http://www.dowagro.com/ar/lineadepasturas/trabajos/acacia_negra.htm).

Shigesada, N. & Kawasaki, K. 1997. *Biological invasions in theory and practice*. Oxford. University Press, Oxford, Oxford Series in Ecology and Evolution.

Steiger, J., Tabacchi, E., Dufour, S., Corenblit, D. & Peiry, J. 2005. Hydrogeomorphic processes affecting riparian habitat within alluvial channel-floodplain river systems: a review for the temperate zone. *River Research and Applications*. 21 (7): 719–737.

Skovsgaard, J. & Vanclay, J. 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry* 81 (1): 13–31.

Tabacchi, E., Tabacchi, A., Roques, L. & Nadal, E. 2005. Seed inputs in riparian zones: implications for plant invasion. *River Res. Applicat.* 21 (2–3): 299–313.

Tockner, K., Lorang, S. & Stanford, J. 2010. River flood plains are model ecosystems to test general hydrogeomorphic and ecological concepts. *River Research and Applications*. 86: 76–86.

Toomanian, N. 2013. Pedodiversity and Landforms cap. 6. In: Ibáñez, J., Bockheim, J. (Eds.), *Pedodiversity*. CRC Press, Boca Raton.

USDA. United States Department of Agriculture. 2017. Natural Resource Conservation Service. Plant Guide. Honey Locust. *Gleditsia triacanthos* L. [http://plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg\\_gltr.pdf](http://plants.usda.gov/plantguide/pdf/pg_gltr.pdf).

Wittenberg, R., Cock, M.J.W. (eds.) 2001. Invasive Alien Species: A Toolkit of Best Prevention and Management Practices. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, xvii - 228.

## CAPÍTULO 2

### RELACIÓN ENTRE LA PROPAGACIÓN DEL PROCESO INVASIVO DE *G. TRIACANTHOS* Y LA DEPOSICIÓN DE ARENA EN BOSQUES DEL RÍO URUGUAY

Los primeros resultados de este trabajo fueron presentados en el XVIII Simpósio Brasileiro de Geografia Física Aplicada y seleccionados para su publicación en la revista GeoUCE. Programa de postgraduación en Geografía. Universidad Estadual de Cerá. SOSA, B.; FERNÁNDEZ, G.; ACHKAR, M. Relación entre la propagación del proceso invasivo de *Gleditsia triacanthos* y la deposición de arena en bosques del Río Uruguay. 2020. GeoUECE (online), v. 09, n. 16, p. 110-122.

#### RESUMEN

Los ecosistemas fluviales presentan alta vulnerabilidad. Su degradación se asocia fundamentalmente a alteraciones del régimen hídrico. Estas alteraciones afectan la deposición y consecuentemente las condiciones edáficas que a su vez determinan el establecimiento de la vegetación pudiendo afectar por tanto procesos invasivos. En este marco, resulta relevante comprender la relación entre las condiciones edáficas y los procesos invasivos. Este trabajo evalúa la relación entre el contenido de arena y la distribución de la leñosa invasora *Gleditsia triacanthos* en un bosque del Río Uruguay mediante el abordaje de las siguientes preguntas ¿cómo varía el patrón textural de los suelos con la posición en el albardón (borde costero, zona media, transición bosque-pradera) y a lo largo del eje norte-sur del curso de agua? ¿qué tipo de patrón espacial se identifica en el área de propagación del proceso invasivo de *G. triacanthos*? y ¿qué relación presenta con el contenido de arena del suelo? Utilizando técnicas de análisis espacial se caracterizó el patrón espacial de la variación en la textura del suelo, el patrón de distribución de *G. triacanthos* y las relaciones existentes entre éste y el contenido de arena del suelo. Se detectó una alta variabilidad en relación a las clases texturales del suelo tanto en relación a su posición en el albardón como a lo largo del río. Estas variaciones son consistentes con los procesos hidrogeomorfológicos de este sistema. Este abordaje permitió también identificar relaciones complejas en relación al patrón de distribución de *G. triacanthos* en el área de estudio. En una primera aproximación el proceso invasivo, definido por la presencia de adultos, se desarrolla preferentemente en el área de ocurrencia de suelos de tipo arenosol. Por otra parte, las zonas con procesos de deposición activos limitarían la propagación del proceso invasivo.

## 2.1 INTRODUCCIÓN

Los sistemas riparios son uno de los ecosistemas más vulnerables a nivel mundial (Davidson, 2014). La alteración en el régimen fluvial mediada por canalización, dragado, construcción de represas, sistemas de riego y desvíos por extracción de agua para su uso constituyen sus principales amenazas (EEM, 2005). En un sistema ya alterado, la llegada y establecimiento de especies exóticas invasoras constituyen otro factor relevante que ocasiona homogeneización y pérdida de la biodiversidad nativa, alterando los procesos ecosistémicos clave, como la captación de agua, la infiltración y la evaporación (Richardson et al. 2007). En este contexto, el análisis de las relaciones entre los procesos ecológicos y el ambiente físico constituye una línea de investigación prioritaria debido a la necesidad de comprender los efectos de las alteraciones físicas sobre los procesos ecológicos de estos ecosistemas (Vaughan, 2009).

En cuanto a la vegetación, en los sistemas riparios existe una estrecha relación entre los procesos hidromorfológicos, deposición, procesos erosivos y eventos de inundación, y el desarrollo de la vegetación (Naiman & Décamps, 1997). Así, los procesos de deposición pueden producir el enterramiento de los estadios juveniles, los procesos erosivos pueden remover a los juveniles del sustrato y los eventos de inundación generan condiciones de anoxia que pueden afectar el desarrollo de la vegetación en cualquiera de sus etapas de desarrollo (Goodson et al. 2001). Los procesos de erosión y deposición operan a escala local (Politti et al. 2018), organizando espacialmente la textura del suelo (Schaaf et al. 2011). Por otro lado, en estos sistemas los cambios en la textura del suelo se asocian a la dinámica del agua (Bornette et al. 2008). El patrón de sedimentación y transporte y por tanto la textura del suelo varían según la posición en el albardón como resultado de diferencias en la energía del flujo y/o del microrrelieve. A su vez, los cambios en la textura del suelo mediados por sedimentación determinan la composición de la comunidad vegetal (Jolley et al. 2010) y facilitan la propagación de los procesos invasivos (Werner & Zedler, 2002). Por ejemplo, existe una relación directa entre el tamaño del material depositado y la capacidad de carga del flujo de agua, así los materiales más pequeños (limo, arcilla) se depositarán en áreas con menor velocidad de flujo (Bornette et al. 2008), alternativamente las texturas más pesadas (arena) se depositarán en áreas con flujo de mayor energía.

La composición y estructura de las comunidades vegetales riparias varía en respuesta a las condiciones ambientales (Brooks et al. 2005; Laini, 2018). En bosques fluviales el reclutamiento de la vegetación se realiza en el banco fluvial en la zona adyacente al curso de agua (Corenblit et al. 2007; Bradley & Smith, 1985). Alternativamente, los procesos invasivos comenzarían en la zona de transición entre el bosque y la pradera como resultado del efecto borde

(Pauchard & Alaback, 2006). En términos generales, las especies invasoras presentan una alta tolerancia a las variaciones en las condiciones de los sistemas riparios (Lodge, 1993) por lo que se esperaría una menor respuesta frente a las mismas. Sin embargo, dado que en los sistemas riparios las diferencias en la textura del suelo señalan modificaciones en las condiciones ambientales mediadas por procesos hidromorfológicos se postula que estas variaciones afectarán al desarrollo del proceso invasivo manifestándose incluso a escala local.

En esta línea, es relevante considerar la estructura espacial de los procesos ecológicos para entender o predecir el patrón espacial de su ocurrencia e identificar las áreas cualitativamente diferentes (Turner & Chapin, 2005). Concretamente, en un proceso invasivo esta aproximación resulta relevante para detectar las áreas con alto riesgo de invasión (McGeoch et al. 2016) o las áreas prioritarias para su control y manejo (Wittenberg, R. & Cock 2001). Si bien actualmente se reconoce la importancia de la heterogeneidad espacial en el funcionamiento de los sistemas riparios (Wohl, 2016), pocos autores han analizado la estructura espacial en relación a los procesos invasivos en estos sistemas.

En tal sentido, en este trabajo se analiza la relación entre el contenido de arena del suelo y el proceso de propagación de la leñosa invasora *Gleditsia triacanthos* mediante una descripción espacialmente explícita en bosques fluviales del río Uruguay. En este marco se plantearon las siguientes preguntas ¿cómo varía el patrón textural de los suelos con la posición en el albardón (borde costero, zona media, transición bosque-pradera) y a lo largo del eje norte-sur del curso de agua? ¿qué tipo de patrón espacial se identifica en el área de propagación del proceso invasivo de *G. triacanthos*? y ¿qué relación presenta con el contenido de arena del suelo?

## **2.2 METODOLOGÍA**

### **2.2.1 Diseño de muestreo**

En la invasión sobre el bosque ribereño del río Uruguay, Sosa et al. (2018) identificó dos zonas: un área de invasión consolidada próxima al área donde fue inicialmente plantada, y un área de propagación ubicada al sur del Arroyo Farrapos. En este estudio, se analizó el efecto del contenido de arena sobre la propagación de *G. triacanthos* en puntos de muestreo emplazados en el área de propagación (Figura. 1).

En diciembre de 2017, se marcaron un total de 11 transectos perpendiculares a la costa, de 5 y 10 m de longitud dependiendo del ancho del banco fluvial. La

distancia media entre transectos fue de 550 m, con la finalidad de detectar variaciones en el patrón de distribución de *G. triacanthos* (Sosa et al. 2018). Sobre cada transecto se establecieron un total de tres parcelas de 4 m x 20 m cuyo eje mayor se alineó en forma paralela a la línea de costa. La primera parcela se ubicó sobre el borde costero, la segunda en el centro del bosque y la tercera en el borde de transición entre bosque y pradera (Figura 1). Se contabilizaron todos los individuos de *G. triacanthos* registrados dentro de cada parcela. La posición espacial de cada parcela se registró con un GPS Garmin 60CSx.

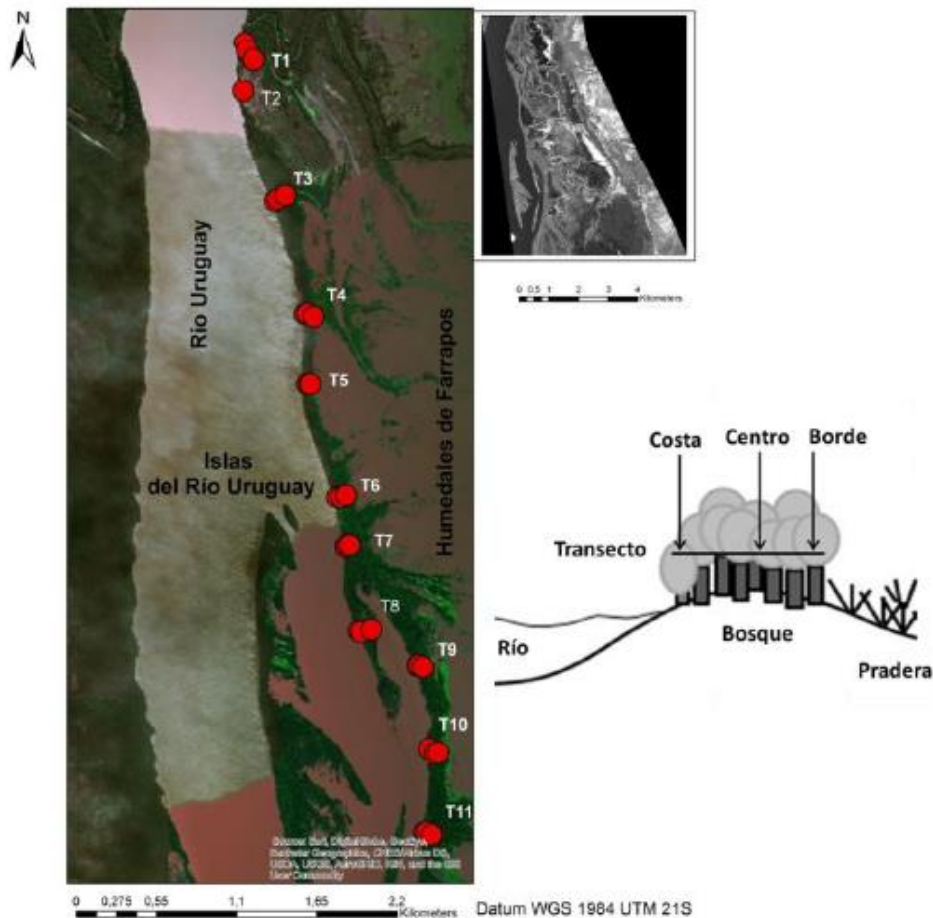


Figura 1. Localización de los puntos de muestreo en el área de propagación del proceso invasivo de *G. triacantos*.

El muestreo de suelo se realizó mediante el método compuesto (Sosa, 2012). Dentro de cada parcela se delimitó un recorrido en zig-zag donde el punto de extracción de la muestra se marcó a intervalos regulares de 1.30 m comenzando por uno de sus extremos. Previo a la extracción de cada submuestra se eliminó la cobertura vegetal u hojarasca de cada punto (Sosa, 2012). Dentro de cada parcela, se tomaron un total de 15 submuestras de los 10 primeros centímetros del suelo. Las distintas submuestras se depositaron juntas en un recipiente



donde se mezclaron. De dicha mezcla se recolectó una muestra de 500 g en una bolsa de polietileno. De esta manera, se colectaron un total de 31 muestras (una muestra por parcela). Las muestras fueron procesadas en el Laboratorio de Análisis de Suelos, Plantas y Agua en la Estación Experimental Alberto Boerger-La Estanzuela del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (enero de 2018), utilizando el método de Bouyoucos para determinar su clase textural (% de arena, limo y arcilla).

## **2.2.2 Análisis de datos**

### **Descripción del patrón espacial de clases texturales**

Para analizar el patrón espacial de las variaciones en las clases texturales en el área de estudio se utilizó el método de desviación estándar de la elipse, un índice de distribución espacial para capturar la distribución espacial de los procesos (Wong, 1999). A cada punto de muestreo se le asignó la clase textural correspondiente; arenoso, arcilloso, arcillo-arenoso, (MGAP, 1979) y se generó una elipse por clase textural, lo que permitió zonificar el área de estudio en relación a las mismas.

### **Descripción del patrón de distribución de *G. triacanthos* y el contenido de arena del suelo.**

Para analizar el patrón espacial de propagación de *G. triacanthos* y el contenido de arena en el suelo se utilizaron técnicas de autocorrelación espacial. La autocorrelación espacial en una distribución de puntos indica que puntos con atributos similares tienden a estar cerca, cuando la autocorrelación espacial es débil es un indicador de que los puntos adyacentes tienden a presentar atributos diferentes (Lee & Wong, 2001). Para localizar y caracterizar el patrón de distribución de la arena y de la abundancia de *G. triacanthos* en el área de estudio se utilizó el análisis de puntos calientes. Este análisis identifica agrupamientos de valores altos (puntos calientes) y bajos (puntos fríos) de un atributo dado (Lee & Wong, 2001). Los atributos analizados fueron el contenido (%) de arena del suelo y la abundancia de *G. triacanthos* en cada parcela. La ubicación se corresponde con las coordenadas espaciales de cada parcela. El análisis de puntos calientes se realizó utilizando el índice de Geary con estandarización de fila presente en el módulo de estadística espacial del software ArcGIS Version 10. Copyright ESRI Inc., Redlands, CA, USA.

### **Detección del patrón espacial de la relación entre la abundancia de *G. triacanthos* y el contenido de arena del suelo**

Para analizar la relación entre el contenido de arena del suelo y la abundancia de *G. triacanthos* considerando la heterogeneidad espacial se usó el análisis de la estructura de mosaico, considerado como la forma más sencilla de representar la heterogeneidad espacial de los procesos ecológicos (Turner et al. 2001). El mosaico se constituyó por una grilla de 10 m x 10 m. Los valores asignados a cada celda resultaron de la aplicación de técnicas de interpolación de los registros de campo sobre contenido de arena y abundancia de *G. triacanthos*.

En este trabajo se utilizó el método determinístico de interpolación comúnmente utilizado en el análisis geográfico Distancia Ponderada Inversamente (IDW por sus siglas en inglés) (Wong, 2017), este método resulta apropiado cuando los datos se encuentran distribuidos regularmente en el espacio (Li & Heap, 2014) por lo que es consistente con el diseño de muestreo utilizado. Dado que este método no considera la estructura espacial de los datos, la interpolación se realizó utilizando los valores de *z* obtenidos en el análisis de punto caliente para las variables contenido de arena y abundancia de *G. triacanthos*. Valores altos de *z* indican la presencia de un agrupamiento de valores altos (punto caliente); valores bajos de *z* indican agrupamiento de valores bajos de la variable (punto frío). El uso de estos valores resulta apropiado cuando el foco del análisis se centra en la estructura espacial de los datos (Ord & Getis, 1995). Estos análisis (IDW y análisis de puntos calientes) se realizaron con las herramientas de geoprocursos disponibles en el software ArcGIS Version 10. Copyright ESRI Inc., Redlands, CA, USA.

Para analizar la relación entre el contenido de arena del suelo y la abundancia de *G. triacanthos* se utilizó la técnica del árbol de regresión, comúnmente utilizada para analizar las relaciones entre variables en estructuras de mosaico (Turner & Chapin, 2005; Strobl et al. 2009). Esta técnica, se basa en identificar configuraciones, nodos, cada vez más homogéneos de variables predictivas que deberían conducir a configuraciones cada vez más homogéneas de las variables de respuesta (Cheng, 2009). Para ello, el espacio definido por los datos se particiona en forma recursiva; una vez que se define una partición ésta no se considera en particiones posteriores (Berk, 2005). La partición culmina cuando los nodos no aceptan más subdivisiones o cuando se alcanza un criterio previamente definido como fin de la partición (Simpson & Birks, 2012). En este trabajo los valores de *z* para el contenido de arena del suelo se ingresaron como variable independiente y los valores de *z* para la abundancia de *G. triacanthos* como variable dependiente. Se utilizó el método de crecimiento de CRT (árbol de clasificación y regresión), para obtener el árbol más sencillo posible se limitó el crecimiento del árbol a 5 niveles. El árbol se creó y comprobó con todo el conjunto de datos. Para este análisis se utilizó el software SPSS V.9

La integración de árboles de regresión y sistemas de información geográfica se ha utilizado en una gran variedad de problemas ambientales, mapeo de agua subterránea (Naghbi et al. 2016), distribución de metales pesados en el suelo (Cheng et al. 2009; Kheir et al. 2010), zonas con riesgo de erosión (Kheir et al. 2008) mapeo de vegetación (Lees & Ritman, 1991). En este trabajo cada nodo del árbol de clasificación agrupa un conjunto homogéneo de valores que tienen asociadas sus coordenadas geográficas por tanto es posible identificar la ubicación espacial de cada nodo. Cuando el nodo conformaba dos o más zonas geográficas se subdividió según el número de zonas que representaba. En cada nodo o subnodo se analizó la relación entre las variables mediante gráficos de dispersión y se evaluó su ajuste a una recta. Los resultados se clasificaron en relaciones positivas (rectas con pendiente positiva); negativas (rectas con pendiente negativa); sin relación cuando la relación entre las variables no presentó una relación lineal. Si bien esta es la categorización más sencilla posible, es también la que presenta mayor potencial interpretativo. Las categorías fueron espacializadas generándose un mapa que representa la variación espacial del tipo de relación existente entre el contenido de arena del suelo y la abundancia de *G. triacantos* en el área de estudio.

### **2.3 RESULTADOS**

Se identificaron tres clases texturales (MGAP, 1979), suelo arenoso (arena >90%; arcilla <10%) (9 muestras), arcilloso (%arcilla >55%, %Limo <40%, %arena 40-65 %) (18 muestras) y arenoso-arcilloso (4 muestras) (MAP. DSF. 1979). El análisis de desviación estándar de la elipse indica que los suelos arcillosos presentan la mayor área de distribución extendiéndose desde las proximidades del transecto 3 hasta el transecto 11. Los suelos arenoso-arcillosos se extienden desde el transecto 2 hasta las proximidades del transecto 8 y los arenosos desde el transecto 3 hasta el transecto 9 (Figura 2). Cabe señalar que en la zona que comprende los suelos arenosos es posible identificar procesos de deposición de arena activos asociados a la formación de pequeños arenales en el interior del humedal y a la formación de barras arenosas costeras. Se visualiza además un patrón en relación a la clase textural y la posición en el albardón, los suelos arenosos se localizan principalmente en el borde costero, los arenoso-arcillosos en la posición central y los arcillosos en el borde de transición entre el albardón y la pradera (Figura 2).

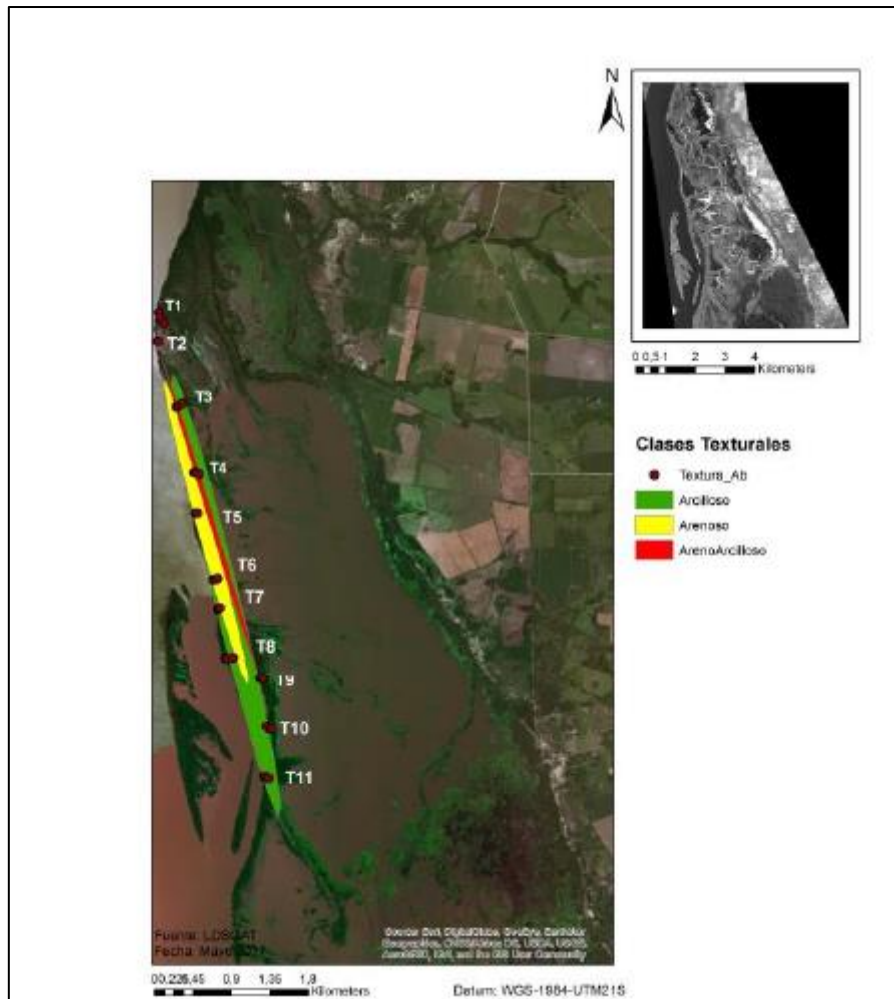


Figura 2. Distribución espacial de las clases texturales de suelo en el área de estudio. Amarillo: Suelos arenosos, Rojo: Arenos-Arcillosos, Verde: Arcilloso.

El análisis de autocorrelación espacial indica que la distribución de la arena en el albardón coincide con un patrón espacial que se agrupa en torno a una zona de alto contenido de arena ( $G = 0,039915$ ;  $z\text{-score} = 1,688962$   $p\text{-value} = 0,091227$ ). Si bien la presencia de este agrupamiento presenta una significancia marginalmente significativa, el análisis de puntos calientes confirma la presencia de este agrupamiento y lo ubica sobre el transecto 5 (Figura 3a).

La distribución espacial de *G. triacanthos* también se corresponde con un patrón agrupado de alta abundancia ( $G = 0,080463$ ;  $z\text{-score} = 4,187792$   $p\text{-value} = 0,000028$ ). El análisis de puntos calientes indica que este agrupamiento se ubica sobre el transecto 4; 550 m al norte del núcleo de alto contenido de arena (Figura 3b).

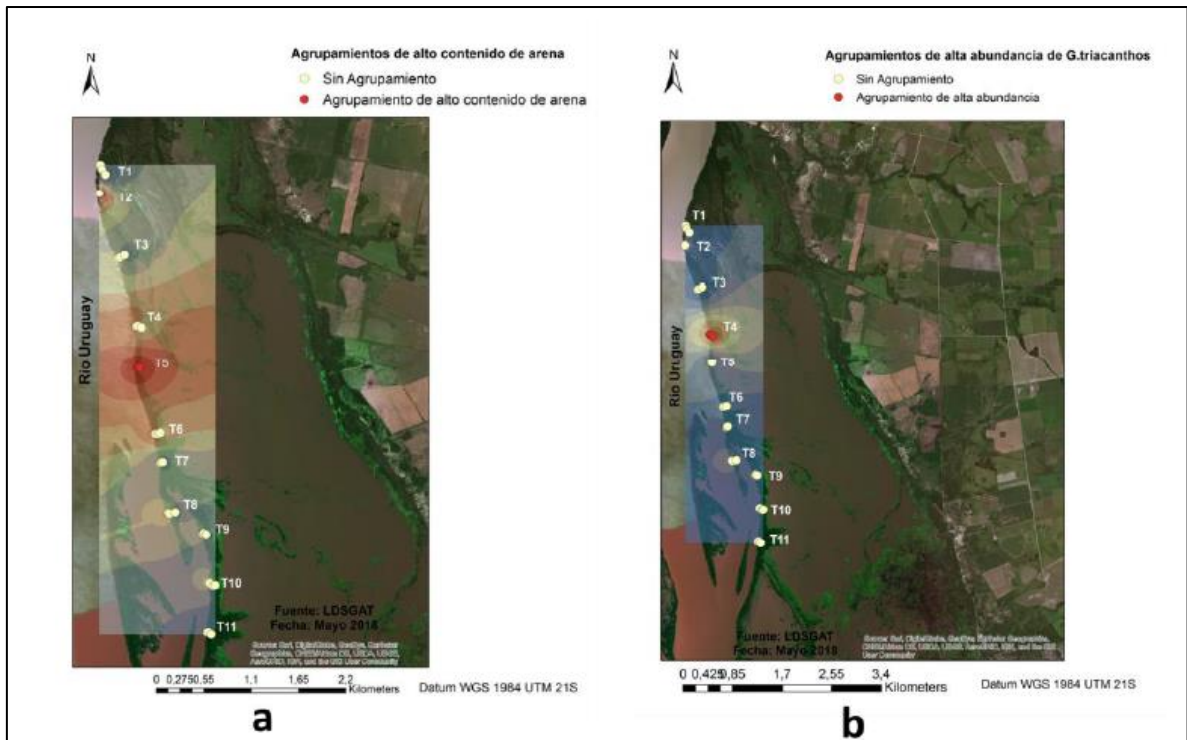


Figura 3. Patrones espaciales en el área de estudio (a) Contenido de arena. (b) Abundancia de *G. triacanthos*. Los puntos rojos representan las localizaciones de puntos calientes. El área coloreada representa la interpolación espacial de los valores de las variables.

El árbol de clasificación detectó un total de 36 nodos con una estimación de riesgo (varianza dentro del nodo = 0,22). (Figura 4) Los dos nodos principales separan dos zonas; la constituida por la barra más angosta del albardón que coincide con los núcleos de alto contenido de arena y abundancia de *G. triacanthos* y la que comprende la restante área de estudio (Figura. 5). En este trabajo se describe la relación entre la arena y la abundancia de *G. triacanthos* en la primera zona ya que es allí donde se instala el proceso de propagación de *G. triacanthos*.

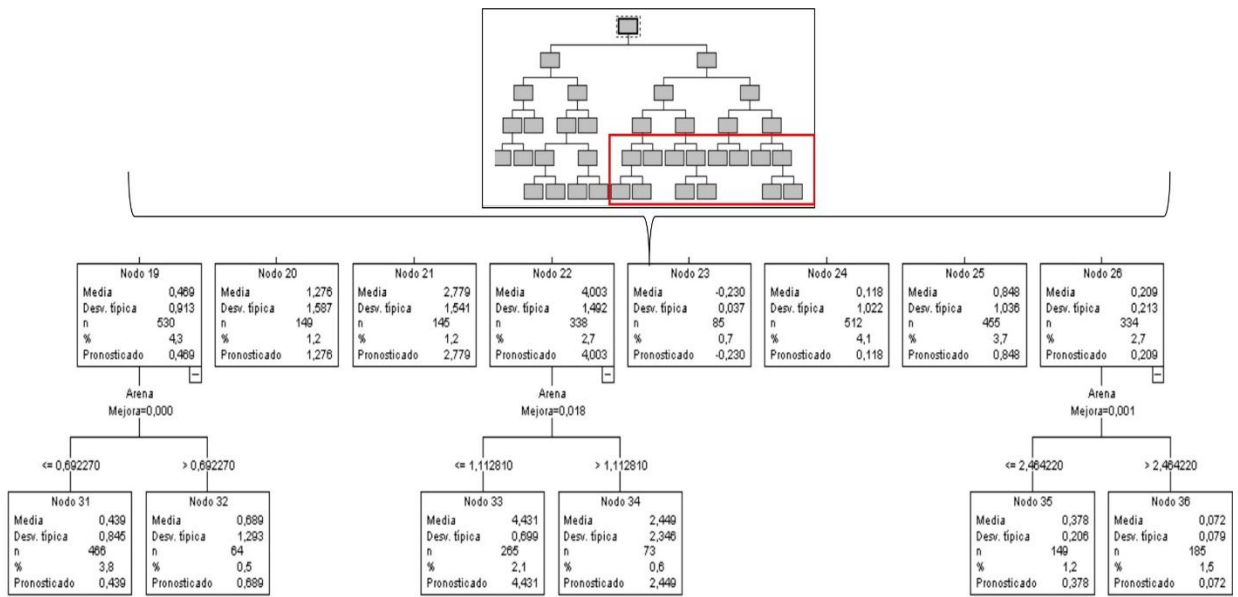


Figura 4. Árbol de clasificación para las variables z contenido de arena del suelo y z abundancia de *G. triacanthos*. Arriba: Estructura general del árbol. Abajo: Detalle de los dos nodos utilizados a partir del nodo 2 para especializar la relación entre el contenido de arena y la abundancia de *G. triacanthos*.

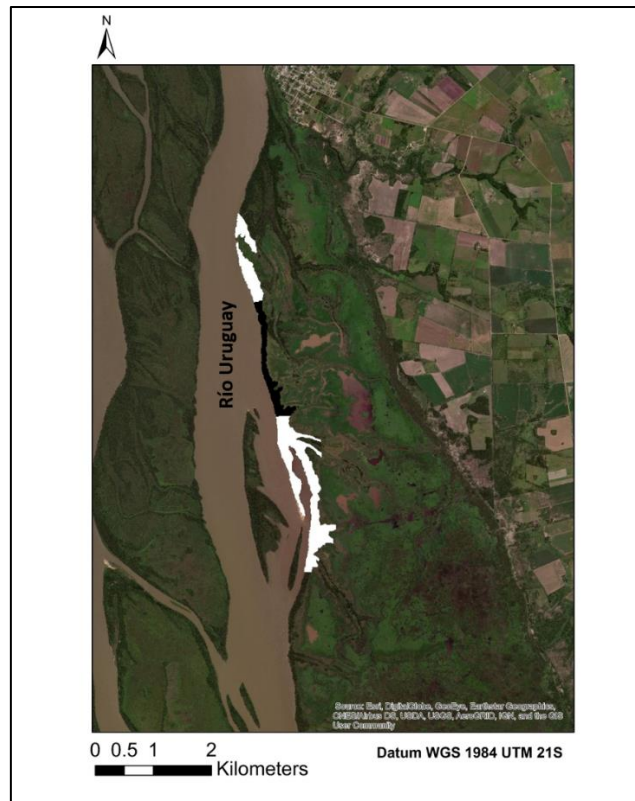


Figura 5. Ubicación de los dos nodos principales detectados en el análisis de CRT (árbol de clasificación y regresión). Blanco: Área que comprende el nodo 1. Negro: Área que comprende el nodo 2 donde se ubica el núcleo de alta abundancia de *G. triacanthos* y el de alto contenido de arena del suelo.

El área que abarca el nodo 2 del árbol de clasificación integra un total de 11 nodos. Considerando su ubicación geográfica éstos se subdividieron generando un total de 22 nodos. El análisis de la relación entre la abundancia de *G. triacanthos* y el contenido de arena del suelo permitió identificar nueve nodos con una relación lineal positiva, seis con relación lineal negativa, seis que no presentaron relación lineal y uno que no fue analizado ya que solo contenía 5 datos (Tabla 1). La espacialización de estas relaciones permitió distinguir 5 zonas (Figura 6) que se describen a continuación de norte a sur. En la primera zona se identificó una relación lineal positiva entre las variables. A continuación, se identifica otra zona en la que las variables no presentan relación lineal. Cabe señalar que en esta área se ubica el núcleo de alta abundancia de *G. triacanthos*; 75 m al sur del núcleo de alta abundancia de la invasora se identifica una zona en la que el contenido de arena y la abundancia de *G. triacanthos* presentan una relación lineal negativa, coincidente con el núcleo de alto contenido de arena. Al sur de esta zona se detecta nuevamente una relación lineal positiva entre las variables (Figura 6). En la última área identificada para este nodo no se identificó ninguna relación entre las variables (Figura 6).

Tabla 1. Relación entre los valores de z correspondientes al contenido de arena del suelo y los valores de z correspondientes a la abundancia de *G. triacanthos* en los 20 grupos analizados. Verde: relación lineal significativa positiva; Amarillo: sin relación lineal; Rojo: relación lineal significativa negativa

Nodo	Ecuación de la recta	R <sup>2</sup>
20_1	3,3703x - 0,0002	0,9862
20_2		0,1838
21_1	5,3245x - 1,859	0,967
21_2	0,0497x - 0,3168	0,74
23_1		0,0823
23_2		0,1269
24_1	-3,5505x + 8,4807	0,9231
24_2	1,6026x - 2,0524	0,7846
24_3		0,1287
25_1	-3,1401x + 7,8686	0,9934
25_2	y = 0,2669x - 0,1926	0,7995
31_1	y = 2,9303x + 0,2185	0,9972
31_2	0,0746x - 0,318	0,7398
32_1	y = 3,5315x - 0,1465	0,9832
32_2		0,0054
33_1		0,0002
33-2	Muy pocos pixels(5)	
34_1	-4,8295x + 10,024	0,9651
34_2	0,0521x - 0,321	0,6458
35_1	-2,5906x + 6,7188	0,9586
35_2	-0,5588x + 1,5542	0,9806
36	-1,5765x + 4,1105	0,8414



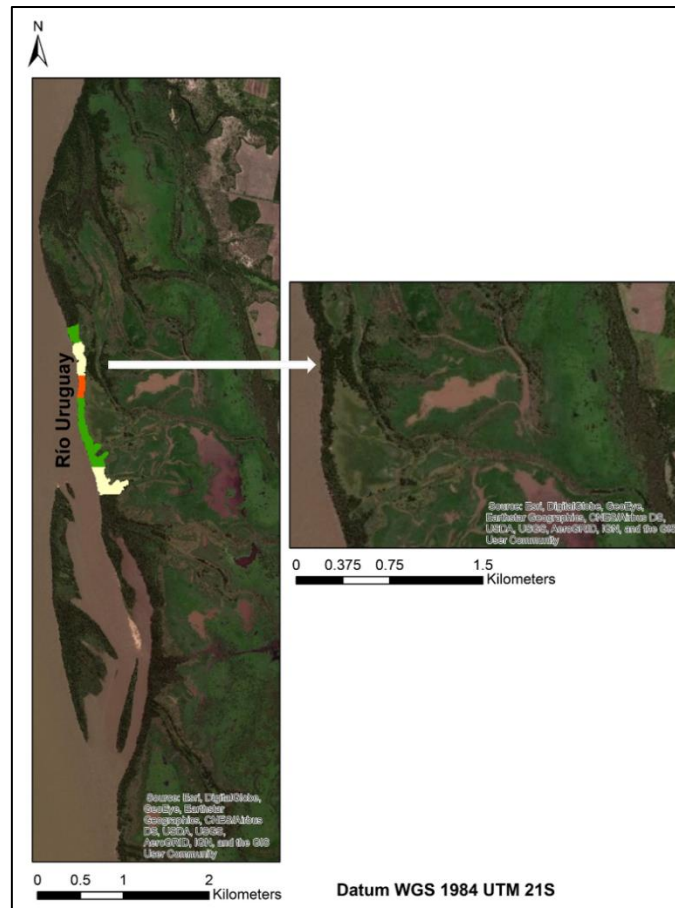


Figura 6. Relación entre el contenido de arena del suelo y la abundancia de *G. triacanthos* en el área de propagación de *G. triacanthos*. Verde: Área con relación lineal positiva; Amarillo: Área sin relación lineal; Rojo: Área con relación lineal negativa. La imagen de la derecha es una vista ampliada de la ubicación del núcleo de alta abundancia de *G. triacanthos*.

## 2.4 DISCUSIÓN

El área de estudio presenta una importante variación en relación a la textura del suelo expresada tanto en el eje oeste-este como en el eje norte-sur. El rol de la dinámica hidrológica en el patrón de distribución espacial de nutrientes del suelo como N, P, K y Carbón orgánico ha sido reportado en humedales fluviales (Fennessy & Mitsch, 2001; Grunwald & Reddy, 2008). Si bien el patrón de sedimentación está determinado por varios factores que interactúan como las características del transporte de materiales, la textura y la forma del lecho del río (Wilcock & Southard 1989) la dinámica hidrológica podría explicar también la variación entre las clases texturales de este sistema. En algunas situaciones los parches de sedimento grueso se desarrollan debido a altas velocidades del flujo (Frings, 2008). En esta área la velocidad del flujo sería mayor sobre el borde costero del albardón y se reduciría hacia la porción continental del mismo explicando el patrón registrado en la variación de las clases texturales con ocurrencia de suelos arenosos sobre la costa y suelos de textura finas en la porción continental del albardón.

La deposición de los materiales finos sobre las desembocaduras de los ríos es una de sus propiedades más reconocidas y se explica por dos mecanismos la abrasión (las partículas disminuyen su tamaño conforme se transportan por el río) y deposición selectiva de las partículas de tamaño grueso aguas arriba (Paola, 1995). En este trabajo, la variación en las clases texturales identificadas en relación al eje-norte sur estaría explicada principalmente por mecanismos de deposición selectiva, ya que dada la longitud del área analizada los efectos de los mecanismos de abrasión serían despreciables. El núcleo de alta abundancia de arena detectado en esta zona, la visualización de pequeños arenales próximos al mismo y la presencia de una barra arenosa indican la presencia de un área de deposición activa de arena. Al sur de la barra arenosa solo se detectan suelos arcillosos esto podría explicarse porque los sedimentos gruesos han sido depositados aguas arriba y/o porque, los sedimentos gruesos que permanecen en el flujo se depositan en el sistema de islas del curso principal. Se ha postulado que la complejidad geomorfológica refleja e influencia los procesos de los sistemas fluviales (Wohl, 2016). Los resultados de este trabajo constituyen un ejemplo en este sentido, la deposición de arena se inicia sobre el albardón costero, se continúa luego en la formación de una barra arenosa y prosigue sobre el sistema de islas y no sobre tierras altas. En resumen, la ocurrencia de suelos arenosos en el área de estudio es consistente con los procesos de deposición mediados por el régimen hidrológico y la estructura geomorfológica.

En la actualidad los ríos se entienden como un conjunto de parches formados por patrones hidrológicos, estructuras geomorfológicas, y el microclima sobre las que se desarrollan procesos ecológicos relevantes; estas áreas se denominan Zonas de Proceso Funcional (FPZ por sus siglas en inglés) (Thorp et al. 2006). Estas zonas pueden diferenciarse por los tipos texturales que las componen (Collins et al. 2015). En tal sentido, la zona de ocurrencia de suelos arenosos coincidente con el área de propagación de *G. triacanthos* constituiría una FPZ. La delimitación de FPZ se ha asociado a variaciones en la concentración de nutrientes y el metabolismo general del sistema (Collins, 2018); así como a modificaciones en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados (Maasri, 2019). Su asociación con el desarrollo de procesos invasivos debería ser analizada en mayor profundidad.

Thorp (2006) señala que al interior de una FPZ es posible distinguir patrones longitudinales de biocomplejidad como resultado de la presencia de parches hidrogeomorfológicos. Los resultados de este trabajo concuerdan con este planteo ya que dentro del área identificada como FPZ la abundancia de *G. triacanthos* se relaciona en forma positiva, negativa y neutra con el contenido de arena del suelo. En la zona con mayor contenido de arena del suelo se detectó

una relación inversa entre el contenido de arena y la abundancia de *G. triacanthos*. Estos resultados concuerdan con los de Jolley et al. (2010) quienes reportaron, en bosques riparios asociados a cursos de agua intermitentes, una relación negativa entre los procesos de deposición y la riqueza, diversidad y ocurrencia de las especies leñosas. Actualmente, se reconoce que la invasibilidad disminuye en los ambientes de “stress abiótico”, este patrón general estaría asociado a una disminución en el aporte de propágulos, a la resistencia abiótica definida como las condiciones ambientales que limitan la propagación del proceso invasivo y/o a la resistencia biótica (Zefferman, 2015). El reducido aporte de propágulos vinculado a un ambiente de alta energía y condiciones ambientales desfavorables mediadas por ejemplo por el enterramiento constituirían los principales mecanismos limitantes en esta zona. Debido a la alta capacidad de desplazamiento sobre el monte nativo que presenta *G. triacanthos* (Sirombra et al. 2009; Lewis et al. 2006, Traversa y Alejano 2013) es de esperar que la resistencia biótica no opere como uno de los principales mecanismos limitantes del avance de este proceso invasivo.

Las áreas en las que se detectó una relación positiva se presentan en áreas cuyos suelos presentan contenidos de arena intermedios por lo que constituyen zonas de menor energía. En tal sentido, la sobrevivencia y el desarrollo estarían menos afectados por procesos tales como el enterramiento. Por otra parte, el contenido de arena del suelo facilitaría la infiltración por tanto en esta zona la acumulación de agua sería menor que en las zonas arcillosas favoreciendo el desarrollo de esta especie. La existencia de una relación positiva entre el aporte de sedimentos y el crecimiento de la vegetación fue reportada para humedales salinos en donde el aporte de sedimentos incrementa la aireación del suelo, el contenido de nutrientes y la altura del sustrato reduciendo los efectos de la inundación (Mendelssohn & Kuhn, 2003). Esta relación positiva también fue reportada en praderas inundables de clima templado como facilitadora del proceso invasivo de la herbácea *Phalaris arundinacea* (Zedler & Kercher, 2004).

Los sistemas riparios presentan condiciones que dificultan el establecimiento de las especies vegetales (Naiman & Décamps, 1997). Por tanto, la propagación de los procesos invasivos mediados por leñosas estaría asociada a la presencia de ambientes que faciliten el establecimiento del invasor (Sosa et al. 2018). En tal sentido, en el núcleo de alta abundancia de *G. triacanthos* las condiciones ambientales estarían facilitando su desarrollo. Este núcleo se ubica en una zona en la que no se detectó relación entre el contenido de arena y la abundancia de la invasora. Cabe destacar que esta zona presenta una característica singular; la unión del bosque costero con el bosque asociado al meandro de un curso interno. Esto podría indicar que las condiciones de esta zona facilitan el desarrollo de las leñosas y concomitantemente este proceso invasivo. Se identificó además otra zona en la que no se detectó relación entre la abundancia

de *G. triacanthos* y el contenido de arena del suelo, limitada en sus extremos norte y sur por la confluencia de paleocursos. La complejidad hidrogeomorfológica y ecológica asociada a estas áreas determinaría también la ausencia de relaciones simples entre las variables analizadas.

## **2.5 CONCLUSIÓN**

En este trabajo se detectó que la propagación del proceso invasivo se desarrolla sobre los suelos arenosos. Esta información constituye un elemento útil para la gestión si se quisiera identificar zonas con riesgo de invasión en los bosques costeros del río Uruguay las áreas con suelos arenosos debieran ser consideradas. En el área de suelos arenosos la relación entre el contenido de arena del suelo y la abundancia de la invasora varía, el alto contenido de arena limita el desarrollo de la especie, contenidos intermedios de arena facilitan su desarrollo. En los sistemas riparios la presencia de arena en el suelo no solo indica características edáficas particulares sino también otras condiciones que afectan el desarrollo de las plántulas (como drenaje del suelo, compactación, energía de la corriente que arranque a las plántulas con un sistema radicular poco desarrollado o deposición de arena determinante del enterramiento de las mismas) el conjunto de estos factores podría explicar las relaciones detectadas. No obstante, el núcleo de alta abundancia de *G. triacanthos* no se explica por el contenido de arena ya que no se detectó una relación lineal entre estas variables, otros factores actuarían como determinantes y debieran ser analizados en trabajos posteriores.

## 2.6 BIBLIOGRAFÍA

Berk, R. 2005. An Introduction to Ensemble Methods for Data Analysis. *Sociological Methods & Research*. 34: 263-295.

Bornette, G., Tabacchi E, Hupp, C., Puijalon, S. & Rostan, J. 2008. A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biology*: 53: 1692–1705.

Bradley, Ch. & Smith, D. 1986. Plains cottonwood recruitment and survival on a prairie meandering river floodplain, Milk River, southern Alberta and northern Montana. *Canadian Journal of Botany* 64 (7): 1433–1442.

Brooks, A., Haeusler, T., Reinfelds; I. & Williams, S. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology* 50: 331–344.

Bruland, G. & Richardson, C. 2005. Spatial Variability of Soil Properties in Created, Restored, and Paired Natural Wetlands. *Soil Science Society of America*. 69: 273–284.

Cheng, W., Zhang, X., Wang, K. & Dai, X. 2009. Integrating classification and regression tree (CART) with GIS for assessment of heavy metals pollution. *Environmental Monitoring and Assessment*. 158:419–431

Collins, S., Matter, S., Buffam, I. & Flotemersch, J. 2018. A patchy continuum? Stream processes show varied responses to patch- and continuum-based analyses. *Ecosphere* 9(11): 1-14

Collins, S., Thoms, M. & Flotemersch; J. 2015. Hydrogeomorphic zones characterize riverbed sediment patterns within a river network. *River Systems* 21(4): 203–213.

Corenblit, D., Tabacchi, E., Steiger, J. & Gurnell, A. 2007. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: a review of complementary approaches. *Earth-Science Review*. 84 (1–2): 56–86.

Davidson, N. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65(10): 934–941.

EEM Evaluación de los Ecosistemas del Milenio, 2005. Los ecosistemas y el bienestar humano: humedales y agua. Informe de Síntesis. World Resources Institute, Washington, DC. Copyright 2005 World Resources Institute.

Fennessy, M. & Mitsch, W. 2001. Effects of hydrology on spatial patterns of soil development in created riparian wetlands. *Wetlands Ecology and Management* 9: 103–120.

Flotemersch, J., Thorp, J. & Williams, B. 2010. Application of the Riverine Ecosystem Synthesis (RES) and the Functional Process Zone (FPZ) Approach to EPA Environmental Mission Tasks for Rivers. Research and Development. EPA/600/R-11/089

Frings, R. 2008. Downstream fining in large sand-bed rivers. *Earth-Science Reviews* 87: 39–60.

Geho, E., Campbell, D. & Keddy, P. 2007. Quantifying ecological filters: the relative impact of herbivory, neighbours, and sediment on an oligohaline marsh. *Oikos* 116: 10061016.

Goodson, J., Gurnell, A., Angold, P. & Morrissey, I. 2001. Riparian seed banks, structure, process and implications for riparian management. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*. 25:301–325.

Grunwald, S. & Reddy, K. 2008. Spatial Behavior of Phosphorus and Nitrogen in a Subtropical Wetland.

Jolley, R., Graeme, B. & Cavalcanti, G. 2010. Changes in riparian forest composition along a sedimentation rate gradient. *Plant Ecology*. 210: 317-330

Kheir, R., Greve, M., Abdallah, Ch. & Dalgaard, T. 2010. Spatial soil zinc content distribution from terrain parameters: A GIS-based decision-tree model in Lebanon. *Environmental Pollution* 158: 520–528.

Kheir, R. 2008. A conditional GIS-interpolation-based model for mapping soil-water erosion processes in Lebanon. *Land degradation & Development*. 19: 122–135.

Laini, A., Bolpagnia, R., Cancellario, T., Guareschib, S., Racchettia, E. & Viaroli, P. 2018. Testing the response of macroinvertebrate communities and biomonitoring indices under multiple stressors in a lowland regulated river. *Ecological Indicators* 90: 47–53.

Lee, J. & Wong, D. 2001. Statistical analysis with ArcView GIS. John Wiley & Sons, Inc., USA 192 pp.

Lees, B. & Ritman, K. 1991. Decision-tree and Rule-Induction Approach to Integration of Remotely Sensed and GIS Data in Mapping Vegetation in Disturbed or Hilly Environments. *Environmental Management*. 15(6): 823-831.

Lewis, J., Prado, D. & Barberis, I. 2006. Los remanentes de bosques del Espinal en la Provincia de Córdoba. En 'La situación ambiental argentina 2005'. (Eds A Brown, U Martínez Ortíz, M Acerbi, J Corcuera) pp. 254–260. (Fundación Vida Silvestre Argentina: Buenos Aires)

Lodge, M. 1993. Biological invasions: lessons from ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8:133-137.

Maasri, A., Thorp, J., Gelhaus, K., Tromboni, F., Chandra, S. & Kenner, S. 2019. Communities associated with the Functional Process Zone scale: A case study of stream macroinvertebrates in endorheic drainages. *Science of the Total Environment* 677: 184–193.

MAP. DSF. 1979. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay y leyenda explicativa, tomos I y II. Montevideo, Uruguay.

McGeoch, M., Genovesi, P., Bellingham, P., Costello, M., McGrannachan, Ch., & Sheppard, A. 2016. Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion. *Biological Invasions*. 18: 299–314.

Mendelssohn, I. & Kuhn; N. 2003. Sediment subsidy: effects on soil–plant responses in a rapidly submerging coastal salt marsh. *Ecological Engineering* 21: 115–128.

Naiman, R. & Decamps, H. 1997. The Ecology of Interfaces: Riparian Zones. *Annual of Review of Ecological Systems* 28: 621-58.

Naghibi, S. & Pourghasemi, H & Dixon, B. 2016. GIS-based groundwater potential mapping using boosted regression tree, classification and regression tree, and random forest machine learning models in Iran. *Environmental Monitoring and Assessment*. 188:44.

Li, J. & Heap, A. 2008. A Review of Spatial Interpolation Methods for Environmental Scientists. *Geoscience Australia, Record* 2008/23, 137 pp.

Ord, J. & Getis, A. 1995. Local Spatial Autocorrelation Statistics: Distributional Issues and an Application. *Geographical Analysis*. 27( 4): 286-306.

Paola, Ch. & Seal, R. 1995. Grain size patchiness as a cause of selective deposition and downstream fining. *Water Resources Research*. 31(5):1395-1407.

Pauchard, A. & Alaback, P. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. *Forest Ecology and Management*. 223 (1–3), 327–335.

Politti, E., Bertoldi, W., Gurnell, A. & Henshaw, A. 2018. Feedbacks between the riparian Salicaceae and hydrogeomorphic processes: A quantitative review. *Earth-Science Reviews* 176: 147–165.

Schaaf, W., Bens, O., Fischer, A., Gerke, H., Gerwin, W., Grünewald, U., Holländer, H., Kögel-Knabner, I., Mutz, M., Schloter, M., Schulin, R., Veste, M., Winter, S. & Hüttil, R. 2011. Patterns and processes of initial terrestrial-ecosystem development. *Journal of plant nutrition and soil science*. 174: 229–239.

Simpson, G. & Birks, J. 2012. Statistical Learning in palaeolimnology. Chapter 9. Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 5. Data handling and numerical techniques. Eds. Birks, H., Lotter, A., Juggins, S. & Smol, J. Springer.

Sirombra, M & Mesa, L. 2010. Composición florística y distribución de los bosques ribereños subtropicales andinos del Río Lules, Tucumán, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 58 (1): 499-510.

Strobl, C., Malley, J. & Tutz, G. 2009. An Introduction to Recursive Partitioning: Rationale, Application and Characteristics of Classification and Regression Trees, Bagging and Random Forests. *Psychological Methods*. 14(4): 323–348

Sosa, B., Romero, D., Fernández, G. & Achkar, M. 2018. Spatial analysis to identify invasion colonization strategies and management priorities in riparian ecosystems. *Forest Ecology and Management* 411: 195-202.

Sosa, A. 2012. Técnicas de toma y remisión de muestras de suelos. Manejo de Suelos. Guías o Manuales. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Estación Experimental Agropecuaria Cerro Sur.



Thorp, J., Thoms, M. & Delong, M. 2006. The Riverine Ecosystem Synthesis: Biocomplexity in River Networks Across Space and Time. *River Research and Applications*. 22: 123–147

Traversa-Tejero, I. & Alejano-Monge, D. 2013. Caracterización, distribución y manejo de los bosques nativos en el norte de Uruguay. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 249-262.

Turner, M. & Chapin, F. 2005. Causes and Consequences of Spatial Heterogeneity in Ecosystem Function. 9-30pps. En *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. Editores: Lovett, G., Jones, C., Turner, M. & Weathers, K. Ed. Springer Science.

Turner, M., Gardner, R., & O'Neill, R. 2001. *Landscape ecology in theory and practice*. New York: Springer-Verlag.

Vaughan, I., Diamond, M., Gurnell, A., Hall, K., A. Jenkins, N., Milner, L. Naylor., Searg, D., Woodward, G. & Ormerod, S. 2009. Viewpoint. Integrating ecology with hydromorphology: a priority for river science and management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 19: 113–125.

Werner, K. & Zedler, J. 2002. How sedge meadow soils, microtopography, and vegetation respond to sedimentation. *Wetlands*. 22(3): 451–466.

Wilcock, P. & Southard, J. 1989. Bed Load Transport of Mixed Size Sediment' Fractional Transport Rates, Bed Forms, and the Development of a Coarse Bed Surface Layer. *Water Resources Research*. 25 (7): 1629-1641

Wittenberg, R. & Cock, M. 2001. Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices. *Global Invasive Species Programme*, 241.

Wohl, E. 2016. Spatial heterogeneity as a component of river geomorphic complexity. *Progress in Physical Geography*. 40(4) 598–615.

Wong, D. Interpolation: inverse-distance weighting. 2017. En *The International Encyclopedia of Geography*. Editores Richardson, D., Castree, N., Goodchild, M., Kobayashi, A., Liu, W. & Richardson, M. Ed. John Wiley & Sons.

Wong, D. 1999. Geostatistics as measures of spatial segregation. *Urban Geography*. 20:7: 635-647.

Zedler, J. & Kercher, S. 2004. Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23(5):431–452.

Zefferman, E., Stevens, J., Charles, G., Dunbar-Irwin, M., Emam, T., Fick, S., Morales, L., Wolf, K., Young, D. & Young, T. 2015. Plant communities in harsh sites are less invaded: a summary of observations and proposed explanations. *The open access journal for plant sciences*.  
AoB Plants, 7 : plv056, <http://doi.org/10.1093/aobpla/plv056>

## CAPÍTULO 3

# PROPAGACIÓN ESTRATIFICADA EN SISTEMAS RIPARIOS: SIMULACIÓN DE LA PROPAGACIÓN DE LA LEÑOSA INVASORA *GLEDITSIA TRIACANTHOS* EN EL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS MEDIANTE MODELOS BASADOS EN AGENTES

### RESUMEN

El patrón espacio-temporal de propagación de las especies invasoras presenta gran importancia por sus implicaciones en la definición de estrategias de manejo. Se postula que en bosques riparios con un régimen de inundaciones recurrentes y de gran magnitud, las leñosas invasoras están limitadas por el establecimiento por tanto su propagación dependerá de “ventanas de oportunidad” que espacialmente corresponden a la presencia de zonas con condiciones ambientales favorables y temporalmente con la ocurrencia de años sin inundación. En tal sentido se espera que: (1) El patrón de propagación espacio-temporal sea consistente con el patrón de dispersión estratificada es decir que la propagación se detecte a dos niveles en las proximidades del área de invasión consolidada y que se generen nuevos focos de invasión alejados de ésta; (2) que este patrón quede definido por las condiciones ambientales, y (3) las grandes inundaciones limiten la propagación de esta invasión. Los modelos basados en agentes permiten desarrollar modelos detallados, basados en el comportamiento de los individuos, para reproducir patrones observables a nivel del sistema. En este trabajo se modeló la propagación de la leñosa invasora *G. triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. Las entidades del modelo representan frutos e individuos de *G. triacanthos*. Los individuos se agruparon en tres clases, adultos, juveniles y plántulas. Las plántulas y los juveniles se identifican por su origen, provenientes de semillas o clonal. Estos estadios tienen asociados una probabilidad de sobrevivencia que es testeada en cada iteración. El modelo simula también la ocurrencia de procesos de inundación cuya ocurrencia e intensidad varía estocásticamente en cada iteración. Durante los eventos de inundación los frutos se dispersan, además tanto frutos como plántulas mueren; el porcentaje de mortalidad se encuentra directamente vinculado a la intensidad de la inundación. Los frutos también se dispersan simulando el efecto del ganado, un importante agente dispersor en este sistema. Los resultados de las simulaciones fueron consistentes con un patrón de propagación estratificado por coalescencia e indican que la expansión de este proceso invasivo está mediada por la ocurrencia de años sin inundación. Se destaca la potencialidad de los modelos basados en agentes tanto en el estudio de caso como en la construcción de

marcos de referencia para analizar la dinámica de procesos invasivos en sistemas riparios.

### 3.1 INTRODUCCIÓN

El patrón espacio-temporal de propagación de las especies invasoras presenta gran importancia tanto teórica como práctica, por sus implicaciones en la definición de estrategias de manejo (Arim et al 2006, Petrovskaya, 2019). Por lo tanto, comprender las características de estos patrones es fundamental para el diseño de los planes de manejo.

Los bosques fluviales constituyen uno de los ecosistemas más vulnerables al desarrollo de procesos invasivos (Richardson et al. 2007). Entre las principales razones que determinan su alta susceptibilidad se identifican la capacidad de las plantas invasoras para dispersar semillas en cortas y largas distancias y la provisión de hábitats asociados a procesos de deposición y erosión que facilitan el establecimiento del invasor (Tickner et al. 2001). Martin and Canham (2009) señalan que las especies que producen una alta cantidad de semillas con un amplio rango de dispersión, cuya capacidad de establecimiento se encuentra condicionada por la presencia de ventanas de oportunidad espacio-temporales presentan una estrategia de invasión mediada por el establecimiento. En estos sistemas, las invasiones de leñosas parecen estar mediadas por este tipo de estrategia (e.g., Sosa et al. 2018).

En ambientes riparios los procesos ecológicos e hidrológicos se encuentran fuertemente asociados (Junk, 1989). No obstante, la relación entre el régimen hídrico y el desarrollo de los procesos invasivos presenta un efecto altamente contingente. La ocurrencia de grandes inundaciones opera como filtro abiótico de estos procesos (EAM, 2005; Iannone, 2018). Por otra parte, se ha reportado que la inundación facilita el desarrollo de procesos invasivos mediante la dispersión de semillas, el incremento en la disponibilidad de nutrientes y la perturbación en la vegetación nativa (Cuda, 2017); que las especies invasoras con adaptaciones al régimen hídrico presentan ventajas competitivas sobre las especies nativas (Matsubara & Sakai, 2016), y que en los estadios sucesionales tempranos los ambientes con alta ocurrencia de perturbación son más susceptibles a la colonización por invasoras (Catford, 2012). Comprender en que contextos el régimen hídrico facilita o limita el desarrollo de un proceso invasivo resulta fundamental en consideración a sus alteraciones vinculadas al efecto antrópico y al cambio climático.

Entender las interacciones entre las características de la especie invasora y el ecosistema invadido en las distintas fases del proceso invasivo resulta prioritario (Kueffer et al. 2013; van Kleunen et al. 2010). Se está empezando a comprender

que las diferencias inherentes a los distintos tipos de ecosistemas afectan en forma diferencial a los mecanismos de resistencia ecológica siendo los ecosistemas boscosos los menos estudiados (Nunez-Mir et al. 2017). En este marco, cabe cuestionarse como se articulan en los bosques riparios su heterogeneidad ambiental intrínseca, las características de las especies invasoras y el régimen hidrológico para determinar su alta vulnerabilidad a los procesos invasivos.

El patrón espacial de un proceso invasivo presenta un rol fundamental en su tasa de expansión (Murphy et al. 2013). La propagación de una estrategia de invasión limitada por el establecimiento es consistente con un patrón de dispersión estratificada según el cual la invasión se propaga a escala local, mediante la expansión de pequeñas áreas invadidas, y a largas distancias por la generación de nuevos focos (Hengevel, 1989). Este tipo de patrón coincide con una dinámica de propagación no lineal y acelerada (Shigesada, 1995) explicando la alta vulnerabilidad de los bosques riparios. La dispersión estratificada fue reportada para diversas invasoras como, hemípteros *Homalodisca vitripennis* (Petit et al. 2008), bivalvos (*Limnoperna fortunei*) (Boltovskoy et al. 2006), hormigas (*Linepithema humile*) (Suarez et al. 2001) y leñosas en sistemas riparios *Gleditsia triachantos* (Sosa et al. 2018). Existen, sin embargo, pocos trabajos que relacionen los mecanismos y procesos subyacentes a este tipo de patrón de propagación y su dinámica en sistemas riparios (Murphy et al. 2013; Ahn, 2007).

El uso de modelos espacialmente explícitos es una práctica de creciente interés en ecología (D' Angelis 2017). Los modelos basados en agentes son modelos espacialmente explícitos que reproducen patrones observables a nivel de sistema (Grimm et al 2005). Actualmente se reconoce la potencialidad de estos modelos en el desarrollo de investigaciones desde una aproximación generativa cuya idea central es explicar cómo un conjunto de procesos genera el patrón regular del macro fenómeno (Epstein, 1999). Comprender las relaciones existentes entre el patrón espacial y los procesos que lo generan constituye un objetivo central del análisis espacial y de la ecología del paisaje (Brown et al. 2006; Wiegand, 2014). En este marco se ha planteado la pertinencia de desarrollar el enfoque generativo en ecología del paisaje sugiriendo que al codificar el conocimiento actual sobre uno o varios procesos que operan en el paisaje y comparando los resultados del modelo con las observaciones de campo se avanzará en el campo teórico de la ecología del paisaje y se orientará el desarrollo de la investigación empírica y experimental (Brown et al. 2006). Esta aproximación genera un ciclo de retroalimentación positiva entre la generación de teoría y la investigación empírica (Grimm et al. 2017).

En este trabajo se utilizó la propagación de *G. triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos mediante modelos basados en agentes. Los trabajos

realizados en el campo apoyan la hipótesis de que en el área de estudio *G. triacanthos* se encuentra limitada por el establecimiento. En tal sentido presenta un patrón de distribución estratificada (Sosa et al. 2018); su propagación está asociada, en parte, con la ocurrencia de hábitats favorables vinculados a suelos con contenidos de arena intermedios (Sosa et al, 2019). Además, observaciones de campo señalan que la propagación de la invasión se encuentra limitada por ventanas de oportunidad vinculada a la ausencia de eventos de inundación. Cabe señalar que el área de estudio presenta un régimen de inundaciones recurrente, persistente y de gran magnitud; de hecho, cuando el nivel de agua supera 2.5 m el ganado que habita en el área debe desplazarse hacia tierras altas para evitar su arrastre por la corriente (Gazzano, 2014) (Anexo 1). Además, se han detectado áreas en el borde costero con importantes niveles de erosión en donde es posible visualizar el “desmoronamiento” del albardón dejando completamente expuesto al sistema radicular del bosque (DINAMA, 2014). El conjunto de estas observaciones permite inferir que el área de estudio constituye un ambiente de alta energía; en este contexto resulta razonable suponer la existencia de un importante transporte de frutos fuera del sistema, así como una alta mortalidad de plántulas. En relación a la mortalidad de plántulas los datos de campo (sin publicar) confirman una alta variabilidad interanual en las condiciones de regeneración; en registros tomados de un total de 21 parcelas de 2x10m se contabilizaron un total de 1779 plántulas en el año 2014, este número se redujo drásticamente al año siguiente contabilizándose un total de 317 plántulas.

Los modelos basados en agentes son herramientas útiles para la toma de decisiones (Lorscheid et al. 2019). Para alcanzar este objetivo deben basarse en trabajos empíricos y teóricos; deben integrar información experimental o empírica y su ajuste debe evaluarse en relación a los patrones observados en el sistema de estudio (Gräbner, 2018). En este marco se evaluó el ajuste del modelo de simulación para el proceso invasivo de *G. triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del río Uruguay. En tal sentido, si el modelo simula un proceso invasivo limitado por el establecimiento el patrón de propagación espacio-temporal de *G. triacanthos* debiera (1) ser consistente con el patrón de dispersión estratificada, (2) quedar definido por las condiciones ambientales, y (3) estar limitado por la inundación. La consecución de este trabajo permitirá evaluar las posibilidades del modelo para apoyar la definición de estrategias de manejo para el control de *G. triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay.

## **3.2 METODOLOGÍA**

### **3.2.1 Descripción del modelo**

Las entidades del modelo representan frutos e individuos de *G. triacanthos* agrupados en tres clases: adultos, son individuos capaces de producir frutos, juveniles constituyen el estadio no reproductivo y plántulas representan el estadio inicial (Marco & Páez 2000) (Figura 1). Las plántulas y los juveniles se identifican además por su origen, provenientes de semillas (plántulas, juveniles) o de rebrotamiento clonal (plántula clonal, juvenil clonal). Estos estadios tienen asociados una probabilidad de sobrevivencia que varía con el área en la que se encuentre y que es testada en cada iteración. Se simula la ocurrencia de procesos de inundación cuya ocurrencia e intensidad varía estocásticamente simulando la magnitud de la inundación. Durante la inundación un porcentaje de frutos y plántulas mueren arrastrados por la corriente, los que sobreviven se dispersan por hidrocoría. Los frutos también se dispersan simulando el efecto del ganado un importante agente dispersor en este sistema.

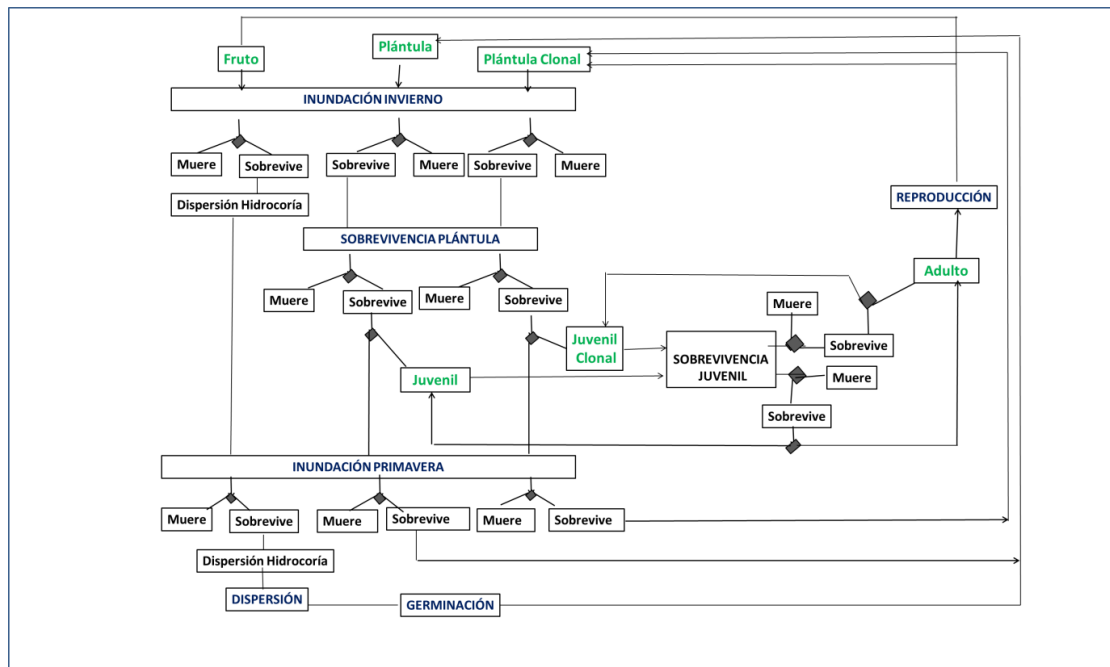


Figura 1. Esquema del proceso de simulación.

En el área de estudio, *G. triacanthos* tiene la capacidad de desplazar completamente a las especies nativas. Por tanto, no se incluyeron especies nativas en la simulación; ya que finalmente los adultos de *G. triacanthos* las desplazarán.

La estructura espacial de este modelo esquematiza la situación identificada para el área de estudio (Sosa et al 2018) en la que se identificó un área de invasión consolidada (que incluye el área inicialmente forestada), al sur de la misma, un área inundable con condiciones que limitarían el desarrollo de la especie (obs personal); y una zona de propagación que incluye áreas que facilitan y limitan el desarrollo de esta especie (Sosa et al 2019) (Figura 2).

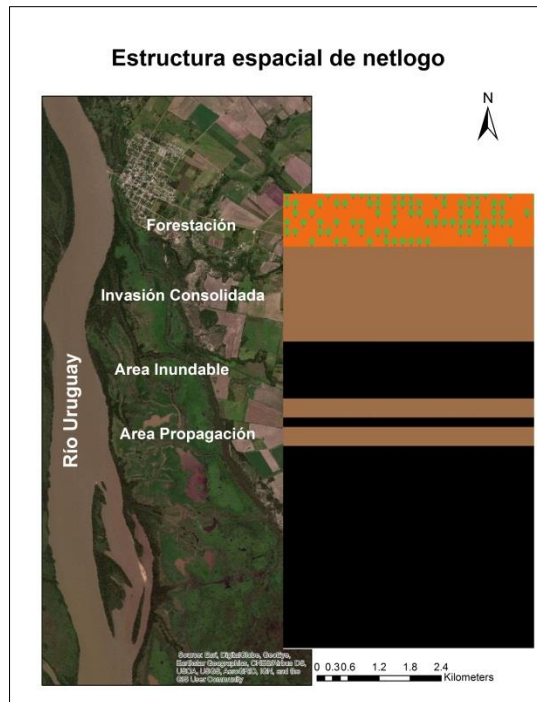


Figura. 2. Representación de la zonificación del área de estudio en Netlogo. Marrón: Zona con condiciones favorables para el desarrollo de *G. triacanthos*. Naranja: Zona con condiciones favorables pero limitada por densodependencia. Negro: Zona con condiciones desfavorables. Puntos verdes: Representan individuos adultos de *G. triacanthos* con los que se forestó el área iniciando la invasión.

La pantalla de netlogo está conformada por pixeles; cada pixel representa el área que puede ser ocupada por un individuo adulto  $4m^2$ . Los pixeles contienen la variable altura simulando el efecto del microrrelieve característico de sistemas riparios (Tockner, 2010). Para simular esta variable a cada pixel se le asigna aleatoriamente un valor numérico que oscila entre 0 y 5, estos valores permanecen constantes durante toda la simulación. Los parches contienen además la variable presencia que permite identificar los parches ocupados por individuos adultos.

La estructura topológica definida para el modelo es la de caja; en esta estructura los bordes y las esquinas constituyen las fronteras de la pantalla. En este modelo solo las semillas se desplazan. El desplazamiento presenta una dirección principal que simula el sentido de la corriente principal (Norte-Sur, arriba-abajo en la pantalla), por lo que se acumulan en el sur del área de simulación (borde inferior de la pantalla). En el sistema de estudio, luego de las inundaciones las semillas terminan acumulándose en el sistema de islas (ubicado al sur del área de estudio) donde las condiciones para el desarrollo de esta especie son malas



debido a la inundación (Angel Rossano com pers). Este modelo esquematiza esta situación.

### Calibración del modelo

Los parámetros de sobrevivencia de plántulas, juveniles, plántulas clonales y juveniles clonales en áreas con condiciones favorables y desfavorables con y sin densodependencia fueron estimados mediante el método de calibración inversa (Tabla 1). Según este método cuando no se conocen los parámetros del modelo es posible estimarlos ajustando los mismos a los efectos de reproducir un patrón observado (Grimm et al. 2005). Para calibrar el modelo el área (pantalla de netlogo) se zonificó en base a los resultados del capítulo 1 en: área de invasión consolidada, zona inundable y área de propagación. Según los datos de campo obtenidos en el capítulo 1 el área de invasión consolidada cuenta con 0.18 individuos adultos/m<sup>2</sup>, la zona inundable de baja densidad con 0.04 individuos adultos/m<sup>2</sup> y el área de propagación con 0.12 individuos adultos/m<sup>2</sup>. En el modelo esto representa un total de 335 individuos en el área inicialmente forestada y 25 y 74 individuos en las áreas inundables y de propagación respectivamente.

Cabe señalar que mediante la calibración de los mencionados parámetros el modelo actual reproduce este patrón: 319±22 adultos en el área de invasión consolidada; 22±4 adultos en el área inundable y 79±11 adultos en el área de propagación).

Tabla 1. Parámetros de sobrevivencia asignados mediante parametrización inversa.

	Condiciones Favorables		Condiciones Desfavorables	
	Sin densodependencia	Con densodependencia	Sin densodependencia	Con densodependencia
Plántulas	0,21	0,20	0,11	0,09
Plántulas Clonales	0,27	0,24	0,15	0,09
Juveniles	0,41	0,32	0,25	0,23
Juveniles Clonales	0,45	0,36	0,32	0,23

### Resumen del proceso

Cada simulación en el modelo representa un año. Para cada año se definieron los siguientes procesos.

#### Inundación Invierno:

La inundación es el proceso ecológico característico de los sistemas fluviales (EAM, 2005), su magnitud fluctúa intra e interanualmente. Este modelo simula el proceso de inundación en dos momentos del año, invierno y primavera, coincidentes con los principales registros de inundación para el área (Gazzano, 2014). La magnitud de la inundación queda definida por el nivel de la altura del agua y por el número de días que permanece inundado el sistema. En el área de estudio cuando el nivel del agua alcanza los 2,5 metros es necesario trasladar el

ganado a tierras altas fuera del humedal (Gazzano, 2014). Por tal motivo, se asume que estos niveles de inundación arrastran semillas y plántulas fuera del sistema.

En invierno, durante el período 2005-2014, este tipo de inundaciones se registraron en 7 años. La ocurrencia de este evento en el modelo queda definida estocásticamente según esta frecuencia (7 veces en 10 años= 0.7/año). Si este evento sucede, muere un porcentaje del total de plántulas y semillas presentes en el sistema. En este modelo el porcentaje de mortalidad de frutos y plántulas varía considerando la intensidad del evento de inundación. La intensidad de la inundación queda definida por el registro de número de días con inundación mayor a 2.5 m. pudiendo adquirir aleatoriamente alguno de los siguientes valores 32%, 34%, 40%, 42%, 58%, 78%. Para plántulas clonales se definieron menores valores de mortalidad ya que presentan mayor probabilidad de establecerse en ambientes riparios (Baruson 2002). Los valores de mortalidad para esta clase de talla fueron 22%, 24%, 30%, 32%, 48%, 68%.

Las semillas que permanecen en el sistema se dispersan largas distancias. La dispersión se realiza simulando el sentido de la corriente principal (N-S; de arriba abajo en la pantalla) y la distancia de dispersión también está definida por la intensidad de la corriente estimada por el número de días de duración de la inundación.

Luego de la inundación se considera el final del invierno y se evalúa si las plántulas y juveniles presentes ese año sobreviven o mueren.

#### Sobrevivencia de las plántulas y cambio de estado:

La probabilidad de transición de *G. triacanthos* de plántula a juvenil fue estimada, para bosques de montaña, en 0,1 en sitios con condiciones ambientales favorables y 0.03 en sitios con condiciones desfavorables (Marco & Páez 2000). *G. triacanthos* habita preferentemente bosques riparios (Blair, 1990) por tanto es de esperar que en el sistema de estudio las probabilidades de transición sean más altas. En este modelo las probabilidades de transición en las zonas favorables son más altas que las registradas en condiciones favorables para bosques de montaña. En las zonas desfavorables de este modelo las probabilidades de transición se encuentran dentro del rango descrito por Marco & Páez 2000.

Las condiciones ambientales y el régimen de perturbaciones determinan el balance entre las estrategias de reproducción clonal y la sexuada. (De Steven, 1989; Kudoh et al., 1999; Tardif y Bergeron, 1999; Prati y Schmid, 2000). En ambientes riparios se ha reportado que la probabilidad de sobrevivencia de los individuos clonales es mayor que la de los provenientes de semillas (Barsuon,

2002). En tal sentido se asignó mayores valores de sobrevivencia a las plántulas y juveniles clonales que a los provenientes de semilla.

La sobrevivencia se define aleatoriamente. Luego de dos años (iteraciones) las plántulas sobrevivientes cambian de estado. Este procedimiento se realiza para plántulas originadas por semillas y clonales.

#### Sobrevivencia de los juveniles:

Se define aleatoriamente mediante el mismo procedimiento utilizado para las plántulas. *G. triacanthos* presenta un periodo juvenil corto alcanzando el estadio reproductivo en 7 años (Marco & Páez 2000). En este modelo, *G. triacanthos* alcanza su estadio reproductivo en un período más corto 3 años (3 iteraciones). En la simulación, períodos de permanencia más largos determinaban que la abundancia de juveniles fuera mucho mayor a la observada en el área de estudio. Trabajos realizados en el área (Sosa et al. 2018) observaciones de campo (Rossano com pers) y análisis preliminares de crecimiento de la especie (datos sin publicar) confirman el rápido crecimiento de esta especie en el área.

En este modelo, los individuos en el estado adulto sobreviven durante toda la simulación, por tanto, un parche ya ocupado por un adulto no podrá ser ocupado por un nuevo adulto. En tal sentido, un individuo juvenil en condiciones de cambiar de estado, se transforma en adulto si el parche en el que se encuentra no está ocupado aún por un individuo adulto; en caso contrario muere.

#### Inundación primavera:

La inundación de primavera mayor a 2,5 m es más frecuente que la del invierno (8 eventos en 10 años), el tiempo de duración y la altura de la inundación también son mayores durante esta estación. Por tanto, si bien este proceso se define con los mismos mecanismos utilizados en el proceso de inundación de invierno, el porcentaje de plántulas y semillas que mueren en este proceso es mayor que el establecido en invierno (55%, 23%, 76%, 52%, 95%, 27%, 24%, 38%). En la inundación de primavera se incluyó también mortalidad asociada a las plántulas clonales que presentan porcentajes de mortalidad menores que los anteriores (50%, 18%, 71%, 47%, 90%, 23%, 19%, 43%)

Además, en este proceso se incluye un mecanismo de arrastre de semillas simulando el transporte de las mismas hacia el sur. Este mecanismo se incluyó en base a las observaciones de campo que indican la presencia de este proceso.

#### Reproducción:

Se definieron dos modalidades de reproducción, sexuada y asexuada. Para simular el mecanismo de reproducción sexuada, los adultos fructifican. Mediante

observaciones de campo se estimó que un árbol adulto de *G. triacanthos* produce al menos 300 frutos en su período de fructificación; en cada iteración los adultos producen este número de frutos.

En general existe un balance en la alocaión de recursos entre la reproducción clonal y la producción de semillas (Herben et al. 2014). Sin embargo, la leñosa *Ailanthus altissima* reconocida como invasora en varias regiones del mundo se reproduce rápidamente tanto por semillas (produce 325000 frutos al año) como por vía clonal (Kowarik, 1995, Planchuelo et al. 2016). En el área de estudio el rebrotamiento clonal de *G. triacanthos* cumpliría un rol importante en el desarrollo de este proceso invasivo. Las observaciones de campo apoyan esta premisa, ya que se han identificado individuos adultos conectados a través de sus raíces tanto en las parcelas dispuestas para el trabajo de campo como en el borde del albardón, donde la conexión de sus raíces se evidencia debido a la alta erosión existente en algunas zonas del área. También se han identificado plántulas sin cotiledones con un enraizamiento profundo en el suelo diferenciándose de las que tienen cotiledones que presentan escaso desarrollo radicular. Por tanto, el modelo incorpora el rebrotamiento clonal; actualmente el conocimiento sobre el funcionamiento de los órganos subterráneos de las plantas distintos de las raíces de absorción resulta escaso (Klimešová, 2018) por lo que no se cuenta con estimaciones sobre el número de individuos clonales producidos por leñosas en ambientes riparios. En este modelo, en cada ciclo cada adulto origina una plántula clonal en alguno de los 8 parches vecinos que no esté ocupado por otro adulto.

### Dispersión

En este modelo los frutos permanecen en el árbol durante un año y se dispersan al año siguiente (en la próxima iteración) simulando la permanencia de los frutos sobre el árbol observada en el área de estudio.

Las semillas presentan dos estados según el mecanismo de dispersión; (1) dispersión activa mediante la cual se desplazan al vecino más cercano con mínima elevación simulando una microconcauidad en el terreno, (2) dispersión pasiva mediante la cual las semillas se ubican en los parches con mayor altura. Este mecanismo simula la dispersión mediada por ganadería (el mayor agente dispersor de estas semillas en el área de estudio) en sus rutas preferenciales, las zonas más altas.

La selección entre estos mecanismos de dispersión es definida en función de una variable aleatoria. Si esta variable se encuentra dentro del rango del mecanismo de dispersión 1 las semillas se mueven al vecino del adulto parental con mínima elevación. Alternativamente, se mueven aleatoriamente a cualquier parche con elevación >2.

En este modelo se le asigna mayor probabilidad de ocurrencia al mecanismo de dispersión 1 que al 2 a los efectos de simular áreas de acumulación de semillas observadas durante el trabajo de campo.

#### Germinación:

La producción de semillas de *G. triacanthos* fue estimada en 14.450 por individuo y su tasa de germinación en un 15% (Marco & Páez 2000) por lo que por cada árbol germinarían 2168 semillas. En este modelo los árboles producen 300 frutos, por cada fruto se generan un total de 7 plántulas obteniendo así el número de plántulas que se originarían por árbol adulto ( $300 \times 7 = 2100$ ).

Al igual que para la dispersión la germinación se produce al año siguiente de la fructificación.

#### Densodependencia

El modelo incluye el mecanismo de densodependencia ya que el mismo podría estar operando en este sistema; en el área de propagación se registró una baja abundancia de individuos juveniles, mientras que en el área de invasión consolidada (área inicialmente forestada) se registraron individuos de ambos estadios. Las condiciones ambientales podrían facilitar el crecimiento en el foco de invasión y por tanto facilitar la transición hacia los estadios adultos explicando la baja abundancia de juveniles en esta área. Por otra parte, en el área de invasión consolidada el crecimiento podría estar limitado por densodependencia lo que explicaría la mayor ocurrencia de juveniles, este mecanismo fue reportado para el proceso invasivo del arbusto *Larrea tridentate* (Miller & Huenneke, 2000). En este modelo, cuando un individuo adulto se encuentra rodeado por al menos otros cuatro adultos se reducen las probabilidades de sobrevivencia para plántulas y juveniles en el parche ocupado por el adulto y sus 8 parches vecinos.

### **3.2.2 Patrón de propagación espacio-temporal de *G. triacanthos* y propagación estratificada**

La descripción detallada del patrón de distribución de animales y plantas resulta fundamental en el análisis ecológico, las técnicas de análisis espacial de puntos constituyen una herramienta robusta en ese sentido (Velázquez et al. 2015). En el análisis de puntos univariado la función de identidad  $\lambda$  representa el número medio de puntos por unidad de área (Law et al. 2009); así cuando los puntos representan individuos  $\lambda$  es un indicador de la densidad poblacional. La función de identidad puede tener una distribución homogénea o variable en el espacio  $\lambda$  y  $\lambda(\mathbf{x})$  respectivamente.

La propagación estratificada se expresa con un patrón de distribución parcheado (Shigesada, 1995) representado por tanto por  $\lambda(\mathbf{x})$ . Si este patrón está generado por variaciones en las condiciones ambientales, en la capacidad de dispersión, las limitaciones en el reclutamiento o dinámicas internas (expansión o retracción poblacionales) y no operan fuerzas de repulsión o atracción entre los puntos (organismos), es decir los puntos son independientes, nos encontramos frente a un modelo de Poisson Heterogéneo (Wiegand & Moloney 2014). El modelo desarrollado en este trabajo integra heterogeneidad ambiental y dispersión como posibles generadores de una distribución parcheada. En tal sentido es de esperar que el patrón de propagación espacio temporal de *G. triacanthos* sea consistente con un modelo de Poisson Heterogéneo. El modelo también incluye densodependencia, posible mecanismo de repulsión que opera solo en la región adyacente de los individuos adultos cuando estos se encuentran rodeados por al menos otros cuatro adultos. Integra además reproducción asexual, un mecanismo de atracción que afecta solo la región adyacente de los adultos. Estos mecanismos podrían afectar el patrón esperado asociado a un modelo de Poisson Heterogéneo.

Se evaluó la correspondencia entre el patrón de propagación de *G. triacanthos* y un modelo de Poisson heterogéneo a los 20, 40 y 60 años desde el inicio de las simulaciones. Para cada uno de estos intervalos se elaboró una matriz de puntos, donde los puntos corresponden a los individuos adultos de *G. triacanthos* y las coordenadas a su ubicación en la grilla de netlogo. Esta matriz fue ingresada al software Programita (Versión. enero 2014) para realizar el análisis espacial de puntos. En tal sentido, las dimensiones de la ventana de observación coinciden con las definidas para netlogo ( $31 \times 48 = 1488$ ). El número de individuos en cada patrón analizado se corresponde con la abundancia total registrada a los 20, 40 y 60 años desde el inicio de las simulaciones (siendo en todos los casos  $>120$ ; número de adultos con los que se inicia el modelo).

La caracterización del patrón de distribución de puntos (individuos de *G. triacanthos*) y su contrastación con el modelo de Poisson heterogéneo se realizó utilizando la función de correlación pareada  $g(r)$ . Esta función, estima la probabilidad de encontrar un punto a una distancia  $r$  de un punto focal representativo y se normaliza dividiendo este valor por  $\lambda$ . De esta forma cuando  $g(r) = 1$  la distribución es aleatoria, cuando  $g(r) > 1$  presenta un patrón agregado, valores de  $g(r) < 1$  indican dispersión en el patrón de puntos (Velázquez et al. 2015). Debido a que  $g(r)$  es una función no acumulativa es recomendada en el análisis exploratorio de datos para identificar escalas de desviación de un modelo nulo (Wiegand & Moloney 2004).

El modelo de Poisson Heterogéneo está completamente determinado por la función de intensidad  $\lambda(\mathbf{x})$  por lo que su estimación resulta fundamental; existen

dos métodos básicos para la estimación de  $\lambda(\mathbf{x})$ , paramétricos y no paramétricos. Los métodos no paramétricos se basan en la asunción de separación de escalas, es decir que las interacciones entre los puntos operan sobre distancias cortas, mientras que la variación en las condiciones ambientales opera sobre distancias mayores (Wiegand & Moloney, 2014). En este modelo la superposición de escalas se identifica en los parches 4 y 6 (Figura 3) que representan el 13% del área, en los restantes parches no se registra superposición de escalas. Por su parte, la hidrocorría constituye un mecanismo de dispersión a gran escala por tanto la heterogeneidad espacial que pudiera generar será mayor a 2 (distancia de interacciones interespecíficas definidas en el modelo). La dispersión por el ganado se realiza en forma aleatoria sobre los parches más altos en toda el área de estudio y varía con cada iteración. Este mecanismo podría generar heterogeneidad espacial asociada al microrrelieve (los parches más altos) sobre toda el área de estudio y por lo tanto no generaría superposición de escalas. En base a estas observaciones se asume que la estructura espacial general del modelo no presenta superposición de escalas. La estimación de  $\lambda(\mathbf{x})$  se realizó utilizando el método no paramétrico de kernel Epanechnikov con corrección de borde con un radio de desplazamiento  $R=5$ .

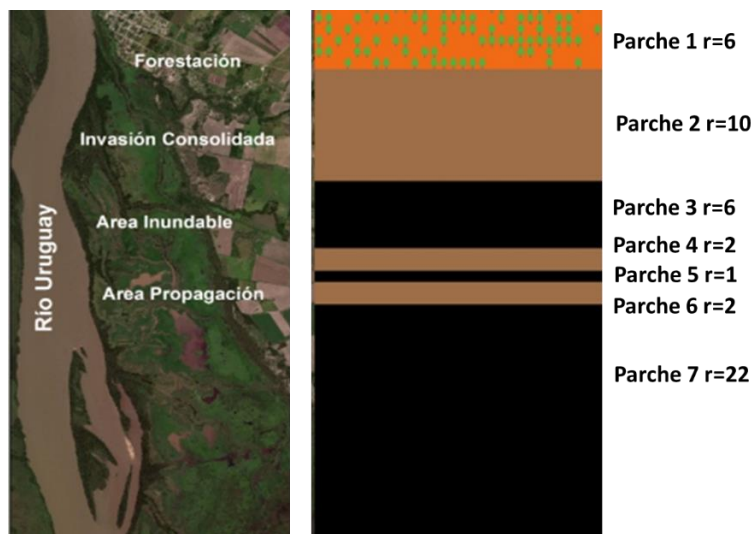


Figura 3. Representación espacial del área de estudio en la pantalla de netlogo. **Parche 1.** Zona forestada por *G. triacanthos*. Condiciones ambientales intermedias por efecto de densodependencia. **Parche 2.** Área actualmente categorizada como de invasión consolidada. Condiciones ambientales favorables. **Parche 3.** Área inundable. Condiciones ambientales desfavorables. **Parche 4.** Área actualmente categorizada como foco de invasión. Condiciones ambientales favorables. **Parche 5.** Área actualmente categorizada como foco de invasión. Condiciones ambientales desfavorables. **Parche 6.** Área actualmente categorizada como foco de invasión. Condiciones ambientales favorables. **Parche 7.** Área actualmente categorizada como foco de invasión. Condiciones ambientales favorables. El radio  $r$  queda definido por el número de píxeles en el eje vertical (dirección N-S), cada píxel representa un cuadrado de  $4\text{m}^2$  área estimada que ocupa un individuo de *G. triacanthos* adulto.

Para la construcción del modelo nulo se utilizó el test de Monte Carlo, con 199 simulaciones que generan una curva  $g(r)$ , la estimación de las curvas envolventes se realizó con el 5<sup>th</sup> valor más alto y más bajo de  $g(r)$  resultantes de las 199 simulaciones.

### **3.2.3 Eventos de inundación de gran magnitud en la propagación del proceso invasivo**

La ocurrencia de los eventos de inundación y la duración del evento (números de días de inundación) se obtuvieron mediante los registros de la regla ubicada en el puerto de San Javier, registros de la Comisión Técnica Mixta de Salto Grande durante el período 2005-2013, con datos diarios correspondientes a 2914 días, de los cuales 590 registran inundación total del humedal (más de 2.5 msnm) y durante 334 días la inundación fue muy severa (más de 3 msnm) (Gazzano, 2014).

El efecto de los eventos de inundación sobre la dinámica del proceso invasivo, se analizó comparando dos grupos de simulaciones: (1) simulaciones que incluyeron anualmente la presencia de eventos de inundación de gran magnitud y (2) simulaciones en las que la ocurrencia de estos eventos quedó definida según su probabilidad de ocurrencia. En ambos grupos de simulaciones se realizaron un total de 10 corridas.

Se compararon las curvas de crecimiento poblacional entre cada grupo de simulaciones. Estas curvas se elaboraron contabilizando, en cada iteración, el número de individuos adultos utilizando el módulo de behaviour space de netlogo V.6.0.1 y calculando la abundancia promedio y el intervalo de confianza para cada grupo de simulaciones. La ausencia de solapamiento entre los intervalos de confianza se consideró como variación significativa entre las mismas.

Para el lapso temporal analizado ambos grupos de simulaciones se encuentran en la fase de expansión que en este caso es consistente con un crecimiento lineal (todas las curvas obtenidas se ajustaron a una recta con valores de  $R > 0.8$ ). Para evaluar el efecto de la disrupción en la dinámica de propagación de los eventos de inundación de gran magnitud se analizaron los residuos de estas curvas. Cuanta menor linealidad presenten estas curvas mayor será el valor de sus residuos. Para analizar si las curvas de crecimiento entre los dos grupos de simulaciones difieren en relación a su linealidad utilizamos la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés), un método robusto de ordenación (James & McCullochthat, 1990) que presenta, en un espacio de ordenación, a los objetos similares en posiciones cercanas y a los diferentes en posiciones distantes (Legendre & Legendre, 1998).



### 3.3 RESULTADOS

La utilización de la función de intensidad sobre los resultados de las simulaciones permitió visualizar el patrón de propagación espacial de *G. triacanthos*. Luego de los 20 años de transcurrida la invasión su frente de avance se extiende desde la zona en la que fue inicialmente plantado sobre su región adyacente y desarrolla un nuevo parche en el área que coincide con la zona de condiciones ambientales favorables (Figura 4, Anexo 2). A los 60 años desde el inicio de la simulación se observa además la formación de un nuevo parche en la zona de acumulación de propágulos (borde de acumulación de la pantalla) que corresponde con la zona de condiciones ambientales desfavorables (Figura 4, Anexo 2).

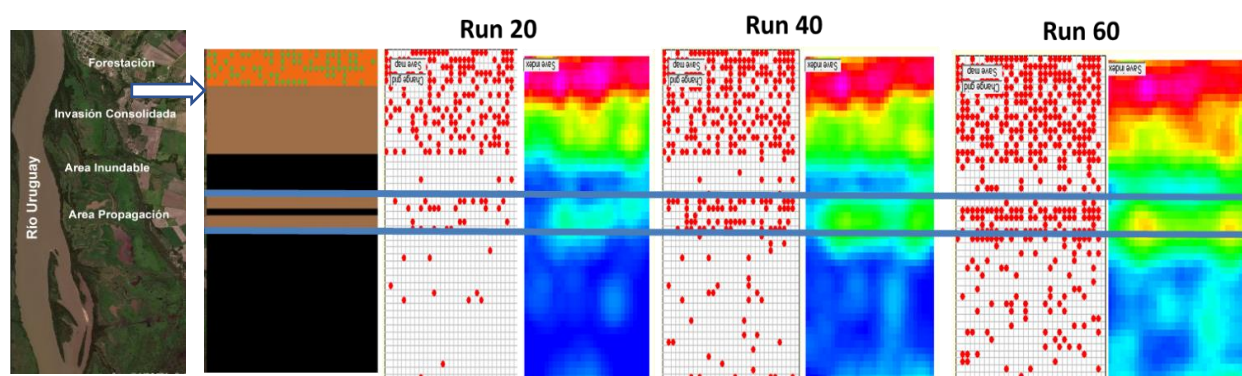


Figura. 4. Patrón de propagación de *G. triacanthos* según la función de intensidad a los 20, 40 y 60 años desde su forestación en el área de estudio. Rojo: Valores altos de  $\lambda$ . Verde: Valores intermedios de  $\lambda$ . Azul: Valores bajos de  $\lambda$ .

El patrón de distribución de *G. triacanthos* coincide con un proceso de Poisson heterogéneo para los tres períodos analizados ya que la curva de  $g(r)$  se encuentra dentro del rango delimitado por el modelo nulo (Figura 5). Este análisis no detectó interacciones entre los individuos determinantes de su patrón de distribución. El único valor de  $g(r)$  que se encuentra fuera del modelo nulo corresponde a valores de  $r = 0.5$ , es decir un valor de  $r$  dentro de la cuadrícula de  $2 \times 2$  m definida en netlogo; el valor de  $g(0.5)$  próximo a 0 indicaría repulsión entre los puntos lo que es consistente con el modelo ya que en cada cuadrícula puede ubicarse un solo individuo. Los rangos de  $g(r)$  varían durante el transcurso del proceso invasivo; los valores más altos de  $g(r)$  se registran al comienzo del proceso invasivo mientras que descienden aproximándose a 1 durante el desarrollo de la invasión indicando la tendencia hacia una distribución aleatoria.

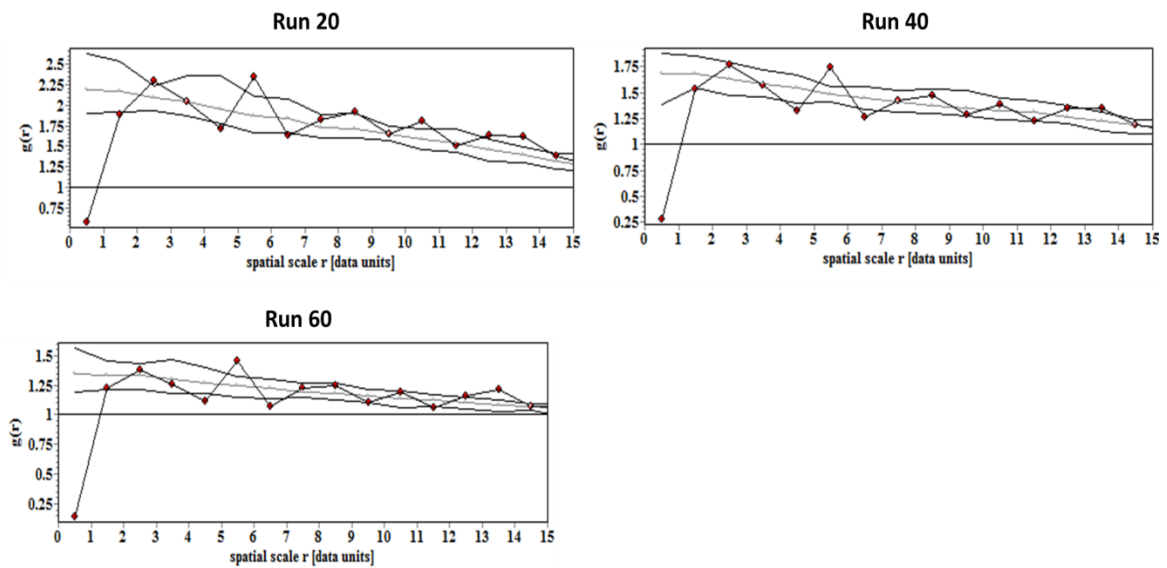


Figura 5. Proceso de Poisson heterogéneo para la propagación de la invasión de *G. triacanthos* a los 20, 40 y 60 años de su forestación en el área de estudio.

La propagación de *G. triacanthos* fue más lenta en aquellas simulaciones que anualmente incluyen eventos de inundación, en comparación con aquellas donde estos eventos ocurren aleatoriamente (Figura 6). Luego de transcurridos los 71 años, las simulaciones que incluyen aleatoriamente los eventos de inundación presentaron en promedio una abundancia de 520 individuos adultos mientras que la abundancia promedio para las simulaciones que incluyen anualmente eventos de inundación fue de 357 adultos. El crecimiento de ambas curvas muestra una tendencia lineal  $R^2 = 0.99$ , la tasa de crecimiento en las simulaciones que incluyen aleatoriamente eventos de inundación duplicó a las simulaciones con ocurrencia anual de inundaciones  $y = 6,007x + 104,3$  y  $y = 3,397x + 107,45$  respectivamente.

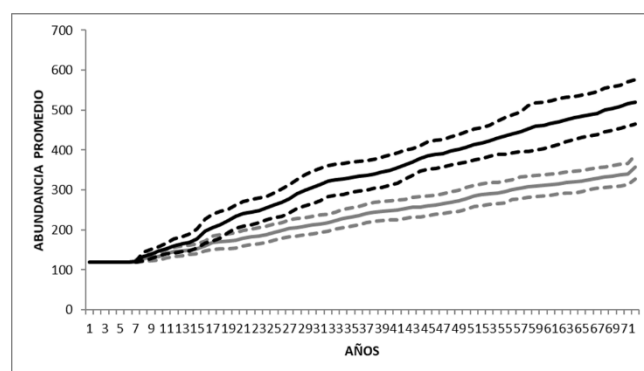


Figura 6. Simulación del crecimiento poblacional medio de individuos adultos de *G. triacanthos* bajo distintos regímenes de inundación. Negro: eventos de inundación aleatorios. Gris: eventos de inundación anuales.

La visualización del crecimiento poblacional de *G. triacanthos* indica que presenta mayores disrupciones en las simulaciones que incluyen aleatoriamente

la ocurrencia de eventos de inundación, que en las simulaciones con ocurrencia anual de estos eventos (Figura 7). Esta observación es confirmada por los resultados del NMMDS, los residuos de las simulaciones con ocurrencia anual de inundaciones se agrupan en el centro del espacio de ordenación mientras que los residuos de las simulaciones con ocurrencia aleatoria de inundaciones se ubican en torno a este grupo (Figura 8). La bondad de ajuste para este test fue buena, Stress bruto normalizado = 0.049.

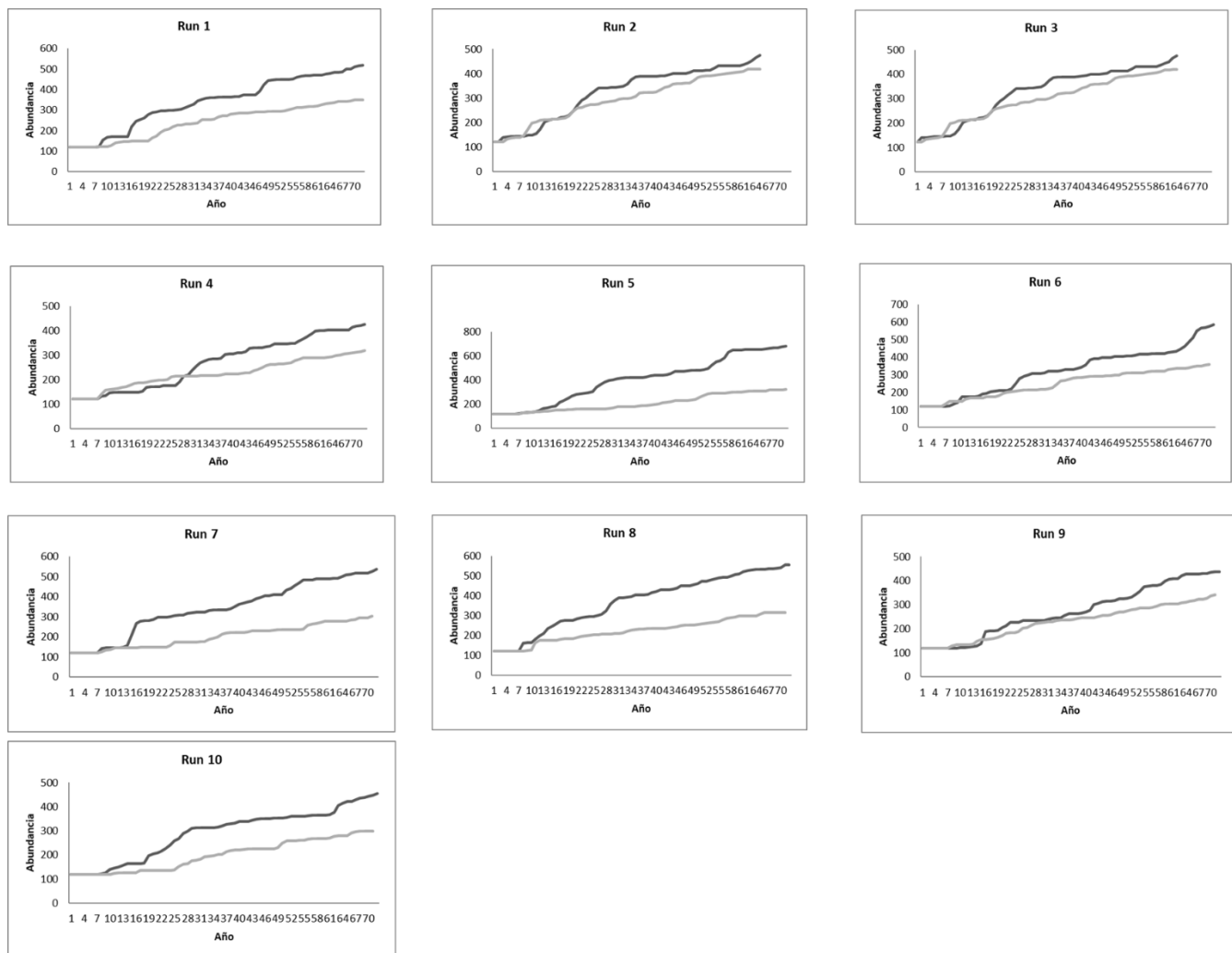


Figura 7. Crecimiento poblacional de *G. triacanthos*. Negro: Simulaciones con ocurrencia aleatoria de inundaciones. Gris: Simulaciones con ocurrencia anual de inundaciones.

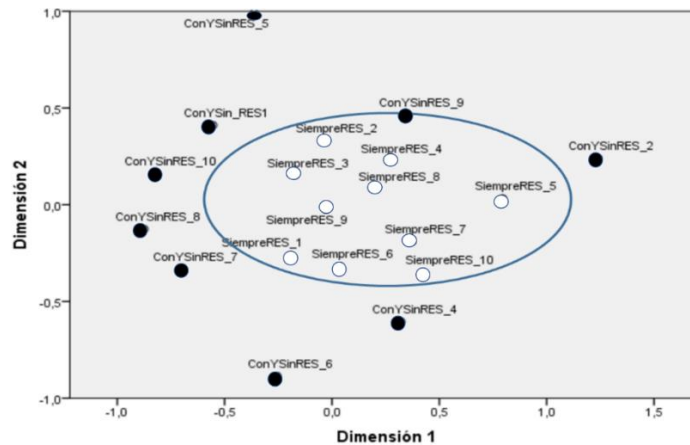


Figura 8. Efecto de la ocurrencia de inundaciones en la interrupción del crecimiento poblacional de *G. triacanthos*. Ordenación de los residuos de curvas de crecimiento poblacional de *G. triacanthos*. Puntos Negros: residuos de simulaciones con ocurrencia aleatoria de eventos de inundación. Puntos Blancos: residuos de simulaciones con ocurrencia anual de eventos de inundación.

### 3.4 DISCUSIÓN

Los resultados de las simulaciones indican que el proceso invasivo de *G. triacanthos* en el área de estudio se encuentra limitado por el régimen de inundaciones. En este sentido, las mismas actuarían a modo de filtros ambientales en concordancia con los resultados reportados en varias investigaciones (Catford et al. 2011; Collinge et al. 2011; Greet et al. 2013). Las proyecciones de cambio climático para el área de estudio prevén un incremento en las precipitaciones (MVOTMA, 2020), por lo que el régimen de inundaciones se mantendría o se acentuaría actuando como limitante de esta invasión. Los efectos de otras afectaciones al régimen hídrico, como variaciones en el funcionamiento de la represa binacional de Salto Grande y/o dragado del cauce del río Uruguay resultan inciertos.

Las leñosas nativas mantienen su dinámica poblacional en un estado de cuasi equilibrio si no se altera el rango natural de variación en el régimen hídrico (Lytle, 2004). Por su parte, la dinámica de propagación de *G. triacanthos* muestra un patrón discontinuo con “saltos” asociados a la ausencia de inundaciones, aun cuando las mismas formen parte del régimen hídrico de este sistema. Este patrón fue reportado para la invasora *Salix nigra* en planicies fluviales de Australia en donde el establecimiento exitoso de esta especie está condicionado por la presencia de una angosta ventana espacio temporal donde no se afecta la mortalidad y se facilita el reclutamiento (Stokes, 2008). Davis (2000) señala que la susceptibilidad de una comunidad a la invasión ocurre en el marco de eventos episódicos vinculados a la disponibilidad de recursos, estos resultados extienden las causas de avances episódicos ya que la propagación por saltos en sistemas riparios también se vincula a una disminución importante en la tasa de mortalidad de los estadios tempranos.

En la fase de propagación de un proceso invasivo se han identificado tres tipologías: en las curvas tipo 1 el rango de expansión se incrementa linealmente con el tiempo, las tipo 2 presentan una expansión bifásica que presenta una recta de pendiente inicial baja seguida por una recta con pendiente lineal empinada; las de tipo 3 presentan una curva de expansión convexa en la que la tasa de expansión se incrementa continuamente con el tiempo (Shigesada et al. 1995). Según esta tipología la expansión de *G. triacanthos* se encuentra vinculada al régimen hídrico, las simulaciones que incluyeron inundaciones anuales presentan una curva de propagación asociada a las tipo 1, mientras que las simulaciones con ocurrencia aleatoria de inundación presentan una tipología del tipo 2 pero con un número mayor de fases. La ausencia de curvas de tipo 3 en estos sistemas podría explicarse por la alta mortalidad en los estadios iniciales que limita la propagación. Dado que en los sistemas naturales la ocurrencia de eventos de inundación es variable, señalamos que la propagación de leñosas invasoras en sistemas riparios está descrita por una tipología de tipo 2, pero con un mayor número de fases. Si bien es necesario analizar la relación entre el número de fases y la velocidad de propagación, resulta razonable suponer que este tipo de curva redundará en una mayor velocidad de propagación que la curva de tipo 2 bifásica dando cuenta por tanto de la vulnerabilidad de estos sistemas al avance de los procesos invasivos. El número de fases y la pendiente de las mismas debiera relacionarse con los distintos componentes del régimen hídrico y la mortalidad asociada a cada uno de ellos. El trabajo de Ahn et al. (2007) para leñosas nativas riparias en el río Illinois constituye un importante antecedente en este sentido. Estos modelos debieran extenderse para las leñosas invasoras ya que nativas e invasoras responderían en forma diferencial a fluctuaciones en el régimen hídrico.

El patrón de propagación espacio temporal, coincide con la propagación estratificada por coalescencia (Shigesada, 1995) resaltando la rápida propagación del proceso invasivo y por tanto la vulnerabilidad del sistema al mismo. Los nuevos focos de invasión se producen en áreas con condiciones ambientales favorables y también, más tardíamente, en zonas de acumulación de propágulos con condiciones ambientales desfavorables. La propagación queda por tanto determinada por las condiciones ambientales en coincidencia con el modelo de Poisson Heterogeneo. El decrecimiento registrado en el valor de  $g(r)$  durante el avance del proceso invasivo describe la coalescencia en la propagación; a los inicios la invasión presenta una distribución parcheada y durante su expansión la distribución se vuelve más homogénea. Estos resultados coinciden con el planteo de Petrovskaya (2019) quien advierte que la descripción del patrón espacial no es suficiente para inferir el tipo de patrón (agrupado vs continuo) sino que debe considerarse la dinámica espacio-temporal del sistema.

La propagación estratificada por coalescencia se describe según la ecuación  $\exp((2c^2\lambda)^{1/3}t)$  donde  $c$  es la tasa de expansión del foco,  $\lambda$  es la tasa de colonización y  $t$  es el tiempo (Shigesada et al. 1995). Los resultados de este trabajo permiten integrar la heterogeneidad espacio-temporal sobre esta ecuación general. Por ejemplo, permiten definir una cronología en relación a la ocurrencia de núcleos de invasión; al comienzo de la invasión los focos se instalarán (de coincidir en el área) en zonas con condiciones ambientales favorables y acumulación de propágulos, posteriormente zonas con condiciones ambientales favorables y finalmente zonas con acumulación de propágulos. Esto destaca la importancia de caracterizar las condiciones ambientales del conjunto del área de estudio y la fase de la invasión que se esté analizando tanto para la contrastación de hipótesis ecológicas vinculadas al rol de la presión de propágulos y las condiciones ambientales como en la definición de estrategias de control y monitoreo.

La tasa de expansión en cada foco queda definida por sus condiciones ambientales ya que no se detectaron efectos vinculados a los mecanismos de densodependencia o reproducción clonal. Los modelos basados en agentes pueden detectar la estructura espacial a pequeña escala determinada por interacciones entre vecinos (Surendran et al. 2019). En este trabajo, se detectó repulsión para valores pequeños de  $r$ , que si bien no tiene significado ecológico es consistente con las definiciones del modelo indicando que si la densodependencia y la reproducción asexual determinarían la estructura espacial del proceso invasivo debieron detectarse a través de la función de correlación. Dado que la densodependencia y la reproducción asexual tienen efectos contrarios sobre la estructura espacial (repulsión y agregación respectivamente) estos efectos pudieron neutralizarse. Alternativamente, cada individuo adulto genera anualmente por rebrotamiento clonal una única plántula que debe sobrevivir hasta el estado adulto; resultando en un bajo aporte de individuos que no estaría afectando la estructura espacial. Por otra parte, en este modelo la densodependencia queda definida luego de la instalación de un grupo de al menos 4 adultos, por tanto, el efecto de repulsión estaría contrabalanceado por el agrupamiento que lo genera. Los valores de los parámetros utilizados en este modelo también podrían afectar estos resultados.

Otros mecanismos de naturaleza interespecífica que podrían afectar la propagación de los procesos invasivos (Le Roux, 2020) no fueron incluidos en este trabajo. *G. triacanthos* presenta gran capacidad de desplazamiento del monte nativo determinando la existencia de áreas monoespecíficas tanto en el área de estudio, como en otros ecosistemas (Sirombra et al. 2010; Lewis et al. 2006; Traversa & Alejano 2013), indicando que los distintos mecanismos de resistencia biótica son superados por esta invasora. Por tanto, el patrón de

propagación de esta especie no estaría determinado por los mencionados mecanismos.

Este patrón, se encuentra afectado por el régimen de inundaciones por lo que el factor tiempo no opera como una constante, sino que acelera o retrasa la velocidad de propagación destacando el rol de la estocasticidad ambiental en el desarrollo de estos procesos. Si bien la estocasticidad ambiental puede evitar la invasión cuando opera al comienzo de su fase de expansión (Lewis, 2016), esto no ocurriría en el sistema de estudio debido al aporte continuo de propágulos. Arim et al. (2006) reportó la regulación de la dinámica poblacional de varios taxos de invasores. Entre los factores abióticos reguladores, la ocurrencia de incendios es actualmente reconocido (Davis, 2019). Las grandes inundaciones operarían como regulador en sistemas riparios, su efecto debiera estudiarse en mayor profundidad en un contexto de alteraciones antrópicas y climáticas globalizado.

### **3.5 CONCLUSION**

En este trabajo se aportó información válida para la comprensión de la dinámica espacio-temporal de la invasión de *G. triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos. Los resultados indican que el modelo de simulación se ajusta a una estrategia de invasión mediada por el establecimiento asociada a ventanas de oportunidad espacio-temporales vinculadas a las condiciones ambientales y a la ausencia de inundaciones de gran magnitud. En tal sentido se constituye en una herramienta útil para evaluar los efectos de la implementación de estrategias de manejo en el área de estudio.

### 3.6 BIBLIOGRAFÍA

Ahn, Ch., Moser, K., Sparks, R. & Whitec, C. 2007. Developing a dynamic model to predict the recruitment and early survival of black willow (*Salix nigra*) in response to different hydrologic conditions. 204 (3–4 16): 315-325. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.01.006>

Arim, M., Abades, S., Neill, P., Lima, M., & Marquet, P. 2006. Spread dynamics of invasive species. PNAS. 103 (2): 374-378.

Barsuom, N. 2002. Relative contributions of sexual and asexual regeneration strategies in *Populus nigra* and *Salix alba* during the first years of establishment on a braided gravel bed river. Evolutionary. Ecology 15, 255–279.

Blair, R. 1990. *Gleditsia triacanthos* L. Honeylocust. Silvics of North America. En: Silvics of North America. Volume 2. Hard Woods. Coordinadores técnicos. Russell M. Burns and Barbara H. Honkala. Handbook 654. United States Department of Agriculture. Forest Service Agriculture.

Boltovskoy, D., Correa, N., Cataldo, D. & Sylvester, F. 2006. Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. Biological Invasions 8: 947–963  
[10.1007/s10530-005-5107-z](https://doi.org/10.1007/s10530-005-5107-z)

Brown, D., Aspinall, R. & Bennett, D. 2006. Landscape models and explanation in landscape ecology—a space for generative landscape science? Professional. Geographer 58, 369–382.

Catford, J., Daehler, C., Murphy, H., Sheppard, A., Hardesty, B., Westcott, D., Rejmánek, M., Bellinghamf, P., Pergl, J., Horvitzh, C. & Hulmei, P. 2012. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 14:3 (20): 231-241.

Catford, J., Downes, B., Gippel, Ch. & Vesk, P. 2011. Flow regulation reduces native plant cover and facilitates exotic invasion in riparian wetlands. Journal of Applied Ecology 48: 432–442. [10.1111/j.1365-2664.2010.01945.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01945.x)

Collinge, S., Ray, Ch. & Fritz Gerhardt, F. 2011. Long-term dynamics of biotic and abiotic resistance to exotic species invasion in restored vernal pool plant communities. Ecological Applications, 21(6): 2105–2118.



Čuda, J., Rumlerová, Z., Brůna, J., Skálová, H. & Pyšek, P. 2017. Floods affect the abundance of invasive *Impatiens glandulifera* and its spread from river corridors. *Diversity and Distributions*. 23, 342–354. <https://doi.org/10.1111/ddi.12524>

Davis, M., Philip, G. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.

Davis, K., Maxwell, B., Caplat, P. Pauchard, A. & Nuñez, M. 2019. Simulation model suggests that fire promotes lodgepole pine (*Pinus contorta*) invasion in Patagonia. *Biol Invasions* 21, 2287–2300. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-01975-1>

De Angelis, D. & Yurek, S. 2017. Spatially Explicit Modeling in Ecology: A Review. *Ecosystems*. 20: 284–300

De Steven, D. 1989. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, A clonal palm of panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology*. 77, 579–596

DINAMA. Dirección Nacional de Medio Ambiente. 2014. Plan de manejo del Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente. Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Last revision Mayo 2017. <http://www.mvotma.gub.uy/areas-protegidas/item/10006532-esteros-de-farrapos-e-islas-del-rio-uruguay.html>.

EAM. Evaluación de los Ecosistemas del Milenio. 2005. Los ecosistemas y el bienestar humano: humedales y agua. Informe de Síntesis. World Resources Institute, Washington, DC. Copyright © 2005 World Resources Institute.

Epstein, J. *Agent-Based Computational Models and Generative Social Science*. *Complexity*. 4(5): 41-60.

Gazzano, I. 2014. Viabilidad de la ganadería familiar en áreas protegidas de humedales, en un contexto sinérgico de intensificación agraria de inundaciones: Parque Nacional Esteros de Farrapos-Uruguay. Tesis Doctoral. Departamento de Ciencias Sociales y Humanidades. Instituto de Sociología y Estudios Campesinos. Universidad de Córdoba. España.

Gräbner, C. 2018. How to Relate Models to Reality? An Epistemological Framework for the Validation and Verification of Computational Models. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 21(3), 8. Doi: 10.18564/jasss.3772

Greet, J., Cousens, R. & Webb, J. 2013. More exotic and fewer native plant species: riverine vegetation patterns associated with altered seasonal flow patterns. *River Research and Applications*. 29 (6): 686-706. <https://doi.org/10.1002/rra.2571>

Grimm, V., Aylo, D. & Railsback, S. 2017. Next-Generation Individual-Based Models Integrate Biodiversity and Ecosystems: Yes We Can, and Yes We Must. *Ecosystems*. 20: 229–236 DOI: 10.1007/s10021-016-0071-2

Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W., Railsback, S., DeAngelis, D. 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: Lessons from ecology. *Science*. 310: 987–991. <https://doi.org/10.1126/science.1116681>

Grimm, V., Railsback, S. 2005. *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton

Hengeveld, B., 1989. *Dynamics of biological invasions*. Chapman & Hall, New York 165pps.

Herben, T., Šerá, B. & Klimešová, J. 2014. Clonal growth and sexual reproduction: tradeoffs and environmental constraints. *Oikos*. 4: 469-476

Iannone, B., Potter, K., Guo, Q. & Oswalt, Ch. 2018. Environmental harshness drives spatial heterogeneity in biotic resistance. *NeoBiota*. 40: 87–105. <https://doi.org/10.3897/neobiota.40.28558>

Iannone B., Zellner M. & Wise D. 2014. Modeling the impacts of life-history traits, canopy gaps, and establishment location on woodland shrub invasions. *Ecological Applications*. 24(3):467-83.

James, F. & McCulloch, Ch. 1990. Multivariate Analysis in Ecology and Systematics: Panacea or Pandora's Box?. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21: 129-166.

Junk W., Bayley.B. & Sparks.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplains systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106:110-127

Klimešová, J., Martínková, J., Ottaviani, G. 2018. Belowground plant functional ecology: Towards an integrated perspective. *Functional Ecology* 32 (9): 2115-2126

Kowarik, I. Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia.

1995. *Journal of Vegetation Science* 6: 853-856.

Kudoh, H., Shibaïke, H., Wigham, D.F. and Kawano, S. (1999) Genet structure and determinants of clonal structure in a temperate deciduous woodland herb, *Uvularia perfoliata*. *Journal of Ecology*. 87, 244– 257.

Kueffer, C., Petr Pyšek, P. & Richardson. 2013. Integrative invasion science: model systems, multi-site studies, focused meta-analysis and invasion syndromes. *New Phytologist* 200 (3): 615-633.

Law, R., Illian, J., Burslem, D., Gratzner, G., Gunatilleke, C. & Gunatilleke, I. 2009. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology* 97: 616–628 doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01510.x

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Second edition. Ed. Elsevier. Netherlands

Le Roux J., Clusella-Trullas, S., Mokotjomela, T., Mairal, M., Richardson, D., Skein, L., Wilson, J., Weyl, O. & Geerts, S. 2020. Biotic Interactions as Mediators of Biological Invasions: Insights from South Africa. In: van Wilgen B., Measey J., Richardson D., Wilson J., Zengeya T. (eds) *Biological Invasions in South Africa. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology*, vol 14. Springer, Cham

Lewis, M., Petrovskii, S. & Potts, J. 2016. *The Mathematics Behind Biological Invasions*.

*Interdisciplinary Applied Mathematics*. Vol 44. Eds Antman, S., Greengard, L. & Holmes, P. Springer International Publishing Switzerland. 355pps.

Lewis, J., Prado, D. & Barberis, I. 2006. Los remanentes de bosques del Espinal en la Provincia de Córdoba. En In 'La situación ambiental argentina 2005'. (Eds A Brown, U Martínez Ortíz, M Acerbi, J Corcuera) pp. 254–260. (Fundación Vida Silvestre Argentina: Buenos Aires)

Lytle, D. & Merritt, D. 2004. Hydrologic regimes and riparian forests: a structured population model for cottonwood. *Ecology*, 85(9): 2493–2503.

<https://doi.org/10.1890/04-0282>

Lorscheid, I. Berger, U., Grimm, V. & Meyer, M. 2019. From cases to general principles: A call for theory development through agent based modeling.

*Ecological Modelling*.

393:153-156. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.10.006>

Marco, D., & Páez, S. 2000. Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraea ternifolia* Montane Forests of Central Argentina, 26(4), 409–419. <https://doi.org/10.1007/s002670010098>

Martin, P. Canham, Ch. & Marks, P. 2009. Why forests appear resistant to exotic plant invasions : intentional introductions, stand dynamics , and the role of shade tolerance. <https://doi.org/10.1890/070096>

Matsubara, & Sakai, S. 2016. The role of flood regime on invasive success of exotic species growing in riparian environments. *Biological Invasions* 18: 793–808 <https://doi.org/10.1007/s10530-015-1049-2>

Miller, R. & Huenneke, L. 2000. The relationship between density and demographic variation within a population of *Larrea tridentata*. *The Southwestern Naturalist* 45(3):313-321.

Murphy, J., Johnson, M. & Walshe, R. 2013. Modeling the impact of spatial structure on growth dynamics of invasive plant species. *International Journal of Modern Physics* 24(07): 1350042- 1350042-20. <https://doi.org/10.1142/S0129183113500423>

MVOTMA. Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente. 2020. Impacto del cambio climático. <http://www.mvotma.gub.uy/cambio-climatico-en-uruguay/impacto-del-cambio-climatico>.

Nunez-Mir; G., Liebhold, A., Guo, Q., Eckehard, G., Brockerhoff, E., Jo, I., Ordonez, K., & Fei, S. 2017. Biotic resistance to exotic invasions: its role in forest ecosystems, confounding artifacts, and future directions. *Biological Invasions* 19: 3287–3299 <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1413-5>

Petit, J., Hoddle, M., Grandgirard, J., Roderick, G. & Davies, N. 2008. Invasion dynamics of the glassy-winged sharpshooter *Homalodisca vitripennis* (Germar) (Hemiptera: Cicadellidae) in French Polynesia. *Biological Invasions* 10:955–967 [10.1007/s10530-007-9172-3](https://doi.org/10.1007/s10530-007-9172-3)

Petrovskaya, N.& Zhang, W. When Seeing Is Not Believing: Comparative Study of Various Spatial Distributions of Invasive Species, *Journal of Theoretical Biology*. 2019. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2019.110141>

Planchuelo, G., Catalán, P., Delgado, J & Murciano, A. 2016. Estimating wind dispersal potential in *Ailanthus altissima*: The need to consider the three-dimensional structure of samaras. *Plant Biosystems*, <http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2016.1174170>

Prati, D. & Schmid, B. 2000. Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Oikos* 90, 442–456

Richardson, D., Holmes, P., Esler, K., Galatowitsch, S., Stromberg, J., Kirkman, S. & Hobbs, R. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*, 13(1), 126–139. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00314.x>

Shigesada, N. & Kawasaki, K. 1997. Biological invasions in theory and practice. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford.

Sirombra, M & Mesa, L. 2010. Composición florística y distribución de los bosques ribereños subtropicales andinos del Río Lules, Tucumán, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 58 (1): 499-510.

Sosa, B., Romero, D., Fernández, G. & Achkar, M. 2018. Spatial analysis to identify invasion colonization strategies and management priorities in riparian ecosystems. *Forest Ecology and Management* 411: 195-02.2018.<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.039>

Sosa, B., Fernández, G. & Achkar, M. 2019. Relación entre la propagación del proceso invasivo de *Gleditsia triacanthos* y la deposición de arena en bosques del Río Uruguay. *GeoUECE* (online), v. 09, n. 16, p. 110-122, 2020.

Stokes, K. 2008. Exotic invasive black willow (*Salix nigra*) in Australia: influence of hydrological regimes on population dynamics. *Plant Ecology* 197:91-105 [10.1007/s11258-007-9363-0](https://doi.org/10.1007/s11258-007-9363-0)

Suarez, A., Holway, D. & Case, T. 2001. Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. *PNAS* 98 (3): 1095–1100. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.3.1095>

Surendran, A., Plank, M. & Simpson, M. Small-scale spatial structure affects predator-prey dynamics and coexistence. 2020. *Theoretical Ecology* <https://doi.org/10.1007/s12080-020-00467-6>

Tardif, J. & Bergeron, Y. 1999. Population dynamics of *Fraxinus nigra* in response to flood-level variations in Northwestern Quebec. *Ecological Monographs*. 69(1), 107–125.

Tickner, D., Angold, P., Gurnell, A. & Mountford, O. 2001. Riparian plant invasions: hydrogeomorphological control and ecological impacts. *Progress in*

Physical Geography 25 (1): 22–52.

Tockner, K., Lorang, S. & Stanford, J. 2010. River flood plains are model ecosystems to test general hydrogeomorphic and ecological concepts, 86: 76–86. <https://doi.org/10.1002/rra>.

Traversa-Tejero, I. & Alejano-Monge, D. Caracterización, distribución y manejo de los bosques nativos en el norte de Uruguay. 2013. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 249-262.

van Kleunen, M., Ewald Weber, E. & Fischer, M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*. 13: 235–245

Velázquez, E., Martínez, I., Getzin, S., Moloney, K. & Wiegand, T. 2015. An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. *Ecography* 39: 1042–1055, 2016

Wiegand, T. & Moloney, K. 2014. *Handbook of Spatial Point- Pattern Analysis in Ecology* Ed. Taylor & Francis Group 6000 Broken Sound Parkway NW.

Wiegand T. & Moloney, K. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.

## CAPÍTULO 4

### EVALUACIÓN DE ESTRATEGIAS DE CONTROL PARA RESTRINGIR EL AVANCE DEL PROCESO INVASIVO DE *G. TRIACANTHOS* EN EL BOSQUE RIBEREÑO DEL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS

#### RESUMEN

En el manejo de especies invasoras el objetivo debe ser identificar la estrategia de manejo con mayor capacidad para limitar la propagación del invasor minimizando los costos de manejo e identificando cuándo, dónde y cuánto esfuerzo de control debe realizarse. En este trabajo se evalúan distintas estrategias para el control de la especie invasora *Gleditsia triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos utilizando el modelo de simulación con propagación estratificada. Se evaluó el efecto de realizar acciones de control sólo en la zona de propagación o en la zona de propagación y en la zona de invasión consolidada. Se simuló acciones de control realizadas una única vez con el máximo esfuerzo de control, de realizar anualmente acciones de control y realizarlas en forma quinquenal. De esta forma se conformaron un total de 18 escenarios de gestión. Los resultados indican que realizar una sola acción de control no afecta la propagación de la invasora aun cuando el esfuerzo de control sea alto (mortalidad 50%) y cuando se traten conjuntamente la zona de invasión consolidada y la zona de propagación. Por su parte, el crecimiento poblacional se limita bajo estrategias en las que se realizan acciones anuales de control. La dinámica de propagación, en las zonas controladas (área de invasión consolidada y área de propagación), muestra el mismo comportamiento para los cuatro esfuerzos de control definidos (50%, 40%, 20% y 10%); el tamaño poblacional decrece rápidamente alcanzando luego un nuevo estado de equilibrio en el que el tamaño poblacional se mantiene constante. Los resultados de este trabajo también advierten sobre la escasa viabilidad de implementar un programa de erradicación exitoso. En tal sentido, las acciones de gestión debieran orientarse en el control de áreas con individuos aislados para asegurar su conservación efectiva ya que de otra forma el proceso invasivo avanzará sobre las mismas aun cuando las condiciones ambientales sean desfavorables. En términos generales este trabajo destaca las grandes dificultades que presentan las acciones de restauración en estos sistemas, constituyéndose en otro factor que incrementa su vulnerabilidad

## 4. 1 INTRODUCCION

La teoría del manejo adaptativo señala que debe reducirse la incertidumbre en la toma de decisiones comparando los resultados al implementar distintas alternativas de manejo (Walters & Holling 1990; Wilhere, 2002). El trabajo experimental constituye una herramienta útil; pero debido a sus requerimientos económicos y temporales no contemplan, muchas veces, las necesidades y capacidades de gestión. En este marco es cada vez más frecuente el uso de modelos computacionales (Büyüktaktın & Haight, 2018).

El tipo de predicción que realicen estos modelos y por tanto su rol en el apoyo a la toma de decisiones se encuentra estrechamente vinculado a la forma en que representan el sistema en estudio (Bankes et al. 2002). Los *modelos espejo* se utilizan en el estudio de sistemas de baja incertidumbre en la que el modelo representa con exactitud el sistema y predice su respuesta dentro de un rango conocido; por su parte, los experimentos computacionales o modelos explicativos se utilizan en el análisis de sistemas de alta incertidumbre que presentan por tanto mayor incertidumbre en sus predicciones (Bankes et al. 2002). Además, un modelo puede producir predicciones acertadas para determinado rango de condiciones (temperatura, precipitación) pero cuando éstas varían la capacidad predictiva del modelo se reduce, lo que limita su predictibilidad en la evaluación de nuevos escenarios (Getz et al. 2018). En este marco, se ha señalado la importancia de definir la predicción en un sentido amplio, incluyendo tanto predicciones probabilísticas como de patrones (Watts, 2014)

En general, los estudios enfocados en el apoyo a la toma de decisiones analizan sistemas complejos que por tanto desarrollan modelos explicativos. Actualmente, se reconoce la existencia de modelos explicativos basados en agentes cuya representación y capacidad de predicción apoya satisfactoriamente la toma de decisiones (Lorscheid et al. 2019). Estos modelos deben cumplir con *realismo teórico*, el uso sistemático de la literatura tanto teórica como empírica, *validación empírica* es decir el uso de información empírica para evaluar el ajuste del modelo con los patrones observados en el sistema y la *calibración empírica* la integración en el modelo de información experimental o empírica (Gräbner, 2018).

En el manejo de especies invasoras el objetivo debe ser identificar la estrategia de manejo con mayor capacidad para limitar la propagación del invasor minimizando los costos de manejo (Epanchin-Niell & Hastings 2010) e identificando cuándo, dónde y cuánto esfuerzo de control debe realizarse (Büyüktaktın & Haight, 2018).



En tal sentido, los modelos que abordan la dinámica espacio-temporal de los procesos invasivos constituyen una importante herramienta (Baker & Bode, 2016). Sin embargo, el uso de estos modelos en la toma efectiva de decisiones resulta aún limitado debido a que los equipos de trabajo vinculados al manejo carecen, en general, de recursos para desarrollar sus propios modelos y a que los modelos existentes presentan dificultades para ser comprendidos y modificados por quienes no son especialistas en códigos computacionales o requiere del uso de softwares de alto costo (Aurambout & Endress, 2018). Por su parte, Schuwirth et al. (2019) plantean que para superar estas limitaciones debieran cumplirse al menos seis requerimientos, (1) la comprensión de las bases mecanicistas subyacentes al modelo, (2) la integración en el modelo de variables y predicciones consistentes con los objetivos de manejo, (3) la definición de una escala espacial y temporal apropiada a los objetivos de manejo, (4) la cuantificación de la incertidumbre del modelo, (5) la capacidad predictiva del modelo es suficiente para apoyar la toma de decisiones, y (6) los procedimientos, asunciones y deficiencias del modelo se comunican en forma transparente.

En este trabajo se evalúan distintas estrategias para el control de la especie invasora *Gleditsia triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos utilizando el modelo de simulación con propagación estratificada (Cap 3). El realismo teórico de este modelo ha sido contrastado, su patrón espacial es consistente con la propagación estratificada por coalescencia descrita por Shigesada & Kawasaki (1997), presenta, también validación empírica en tanto el patrón espacial obtenido luego de un período de tiempo análogo al transcurrido desde la llegada de la invasora al área de estudio presenta un área de invasión consolidada y un foco de invasión en concordancia con los trabajos empíricos realizados (Sosa et al. 2018). La calibración empírica del modelo fue realizada por calibración inversa (Grimm et al. 2005) y evaluada mediante análisis de sensibilidad (Anexo 3). En base a estas consideraciones cabe señalar que las predicciones del modelo en relación a las estrategias de gestión se enfocan en identificar el patrón general de propagación. Por tanto, si bien este modelo no permite predecir en términos cuantitativos los resultados de los escenarios de manejo, permite realizar una evaluación cualitativa de los mismos contribuyendo de esta forma a la toma de decisiones.

## **4.2 METODOLOGÍA**

### **4.2.1 Simulaciones y estrategias de control**

El modelo se simuló sobre la delimitación del bosque ribereño del Parque Nacional Esteros de Farrapos utilizando la extensión ArcGIS de NetLogo (Figura 1). La simulación comienza con los individuos adultos de *G. triacanthos*

dispuestos en lo que se corresponde con la zona inicialmente plantada. Se mantienen todos los procesos y definiciones espaciales (tres zonas con probabilidad de sobrevivencia diferencial) definidos previamente (Cap 3). Las semillas que al dispersarse se ubiquen fuera de la delimitación del Parque, no se consideran ya que se encuentran fuera del área de estudio.

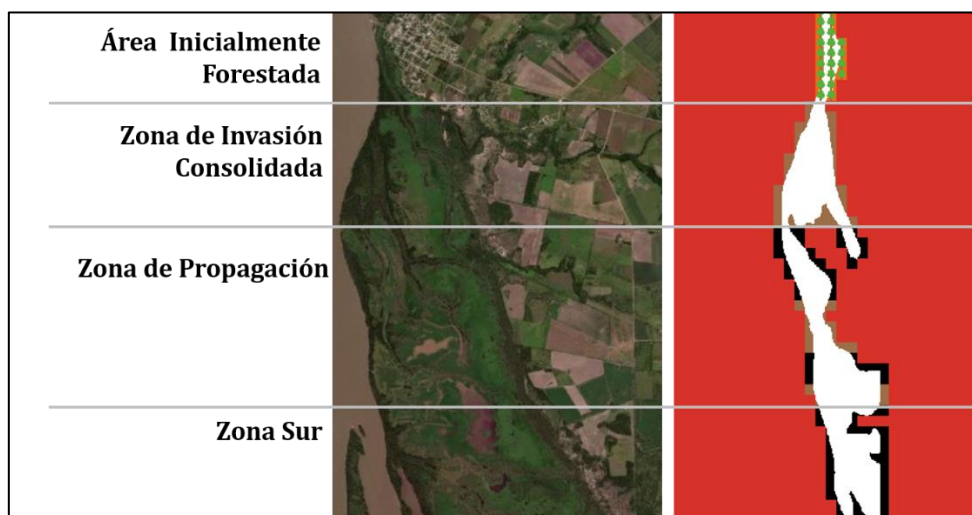


Figura 1. Delimitación del área de estudio en la pantalla de NetLogo y zonificación utilizada para el análisis de las simulaciones.

En lo que refiere a la identificación de la mejor estrategia para el control de especies invasoras el Programa Global de Especies Invasoras sugiere priorizar el control en los nuevos focos de invasión (Wittenberg & Cock, 2001). Por otra parte, en base a experimentos de simulación Minor & Gardner (2016) sugieren que, para plantas que se dispersan largas distancias, el control del área de invasión consolidada resulta la mejor estrategia ya que limita la propagación del invasor. En base a estas consideraciones se definieron dos escenarios de gestión en relación a la disposición espacial de las acciones de control: (1) control en el área de propagación y el área de invasión consolidada, y (2) control solo en el área de propagación.

La viabilidad para el control de los individuos adultos de *G. triacanthos* ha sido evaluada mediante perforación de tronco con herbicida, la mortalidad con esta técnica fue estimada en un 60% (Sosa et al 2015). Por tanto, si todos los individuos adultos de *G. triacanthos* fueran tratados con este método, se obtendría una mortalidad del 60%. Considerando las dificultades operativas en el campo, vinculada por ejemplo a la imposibilidad de acceso a algunas áreas se definió que en un escenario de esfuerzo de control máximo se podrán tratar al 83% de los individuos presentes en el área lo que supondría una mortalidad efectiva del 50%.

Posteriormente, se evaluaron los efectos de realizar estrategias con menor esfuerzo de control correspondientes al tratamiento del 67%, 33% y 17% de los individuos presentes en el área que supone una mortalidad de 40%, 20% y 10% respectivamente. Se evaluó el efecto de realizar acciones de control una única vez con el máximo esfuerzo de control, de realizar anualmente acciones de control y realizarlas en forma quinquenal. De esta forma se conformaron un total de 18 escenarios de gestión (Tabla 1). En este modelo las estrategias de gestión comienzan a los 65 desde el inicio de la simulación.

Cabe señalar que es posible definir otras estrategias de gestión que integren por ejemplo el control de juveniles, no obstante, debido al bajo número de juveniles registrado en el área inundable, el área de propagación y la zona sur (Capítulo 1) enfocarse en los adultos constituye una estrategia realista. Los resultados obtenidos mediante la simulación de estas estrategias (18) podrían orientar la definición de nuevas estrategias que idealmente debieran definirse en conjunto con el personal del área.

Tabla 1. Caracterización de los diferentes escenarios de control, definidos según: (1) Frecuencia: Única vez, Anual, Quinquenal. (2) Esfuerzo de control, definido en base a porcentaje de mortalidad efectivo: 50%, 40%, 20%, 10% y (3) Ubicación: Área Consolidada y Foco de Invasión, Foco de Invasión.

	<b>Mortalidad</b>	<b>Única vez</b>	<b>Anual</b>	<b>Quinquenal</b>
<b>Área Consolidada y Foco de Invasión</b>	<b>50</b>	X	X	X
	<b>40</b>		X	X
	<b>20</b>		X	X
	<b>10</b>		X	X
<b>Foco de Invasión</b>	<b>50</b>	X	X	X
	<b>40</b>		X	X
	<b>20</b>		X	X
	<b>10</b>		X	X

Para evaluar los resultados de los escenarios de gestión se analiza el patrón temporal de propagación en cuatro zonas: la zona de invasión consolidada, la zona de propagación y las dos zonas con probabilidad de sobrevivencia baja.

Para este trabajo, se generó un archivo vectorial digitalizando los bosques ribereños sobre la costa del río Uruguay presentes en el Parque Nacional Esteros de Farrapos. La delimitación de los bosques así generada se ajustó a la pantalla de NetLogo. En tal sentido, todo lo que quede por fuera de la delimitación del shp no se considera en este trabajo ya que representan chauchas que quedan fuera del área de estudio (chauchas que se transportan en el río Uruguay o que quedan en los ambientes internos del humedal, praderas con inundación permanente o estacional). En este marco se reduce el número de pixels en el que transcurre efectivamente la simulación. Dado que cada pixel puede ocuparse por un único individuo adulto, en esta simulación el número de adultos sería muy bajo y no daría cuenta del proceso de propagación. Por tal motivo, en este trabajo se registra el *porcentaje de ocupación* de *G. triacanthos* en cada área calculado como el cociente entre el número de adultos presentes y el total de pixels de cada área.

### **4.3 RESULTADOS**

El porcentaje de ocupación obtenido mediante las simulaciones es consistente con la caracterización del patrón de distribución de *G. triacanthos* en el área de estudio (Cap 1). En el área de invasión consolidada el porcentaje de ocupación varía entre 50%-60%, con valores medios del 55%, indicando que a la fecha más de la mitad de la superficie de bosque nativo se encuentra ocupada por *G. triacanthos*. En el área de propagación, el porcentaje de ocupación varía entre el 35% y 45% con valores medios entorno al 40%, indicando que menos de la mitad de esta área ha sido invadida. Por su parte, en las áreas con condiciones ambientales desfavorables, el porcentaje de ocupación varía entre el 7% y el 14% para el área inundable y entre el 12% y el 17% para la zona sur.

#### **4.3.1 Acción de control puntual con máxima mortalidad**

Los resultados indican que realizar una sola acción de control no afecta la propagación de la invasora aun cuando el esfuerzo de control sea alto (mortalidad 50%) y cuando se traten conjuntamente la zona de invasión consolidada y la zona de propagación (Figura 2). La abundancia de *G. triacanthos* se reduce en forma abrupta, pero presenta también una rápida recuperación continuando con la tendencia de su dinámica anterior al control (Figuras 3). Esta estrategia de control tampoco afecta a la propagación de la invasora en las zonas con condiciones ambientales desfavorables, la curva mantiene su tendencia al crecimiento sostenido (Figura 2).

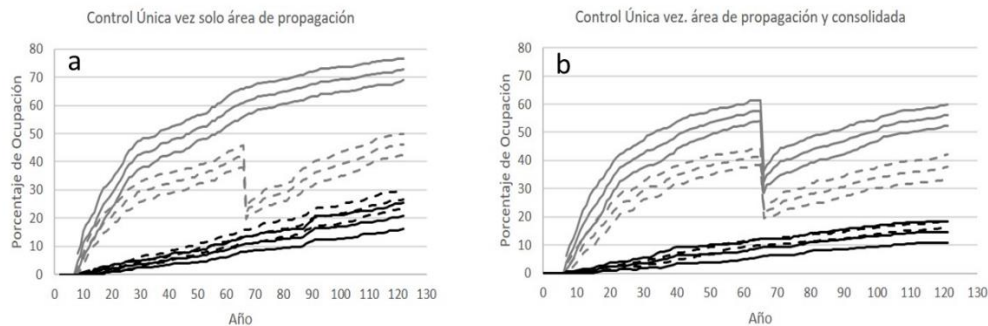


Figura. 2. Propagación de *G. triacanthos* bajo escenarios de gestión con una única acción de control realizadas en el área de invasión consolidada y en el área de propagación y que logran una mortalidad efectiva del 50% de los individuos presentes en cada zona.

### Efectos de las estrategias de manejo anuales y quinquenales en el área de invasión consolidada

La estrategia de manejo más eficiente para el control de la invasora en el área de invasión consolidada consiste en la aplicación anual de medidas de control. Bajo esta estrategia, el tamaño poblacional decrece rápidamente alcanzando luego un nuevo estado de equilibrio en el que el tamaño poblacional se mantiene constante. En las simulaciones con máximo esfuerzo de control (mortalidad 50%-40%) el estado de equilibrio se alcanza luego de un período próximo a los 10 años (Figura 3), para los esfuerzos intermedios (mortalidad 20%) el tiempo transcurrido hasta alcanzar el nuevo estado de equilibrio se duplica, con esfuerzos de control bajo se requieren aproximadamente 30 años para alcanzar este nuevo estado de equilibrio (Figura 3). El porcentaje de ocupación en el equilibrio oscila entre el 10% y el 15% para los esfuerzos de control con mortalidad de 50%, 40% y 20% y con el esfuerzo de control mínimo (mortalidad 10%) el porcentaje de ocupación en el equilibrio se incrementa en un 5% oscilando entre el 15% y el 20%. Cuando el control se realiza en forma quinquenal la población de *G. triacanthos* también estaría alcanzando un nuevo estado de equilibrio. No obstante, el tiempo necesario para alcanzar este estado se incrementa con esfuerzos altos de control el estado de equilibrio se alcanzaría luego de los 30 años de comenzadas las acciones de gestión. Con bajos esfuerzos de control (mortalidad 20% y 10%) el estado de equilibrio se alcanzaría, pero luego de un lapso temporal mayor que rondaría entorno a los 50 años. Cabe señalar que bajo las estrategias quinquenales el esfuerzo de control estaría condicionando el tamaño poblacional en el equilibrio. En los escenarios con alta mortalidad (50%) el porcentaje de ocupación se ubica próximo al 10%, en escenarios con mortalidad del 40% el porcentaje de ocupación se incrementa levemente ya que los intervalos de confianza de estas curvas no se solapan. La variación en la mortalidad presenta un mayor efecto para valores bajos rondando entre un 10%-20% y un 30%-40% en escenarios con mortalidad del 20% y 10% respectivamente. Cabe señalar que la dinámica de *G. triacanthos* se ve afectada en el área de invasión consolidada sólo cuando

se realiza control sobre esta área; el control sobre el área de invasión consolidada no afecta la dinámica de esta zona (Figura 3).

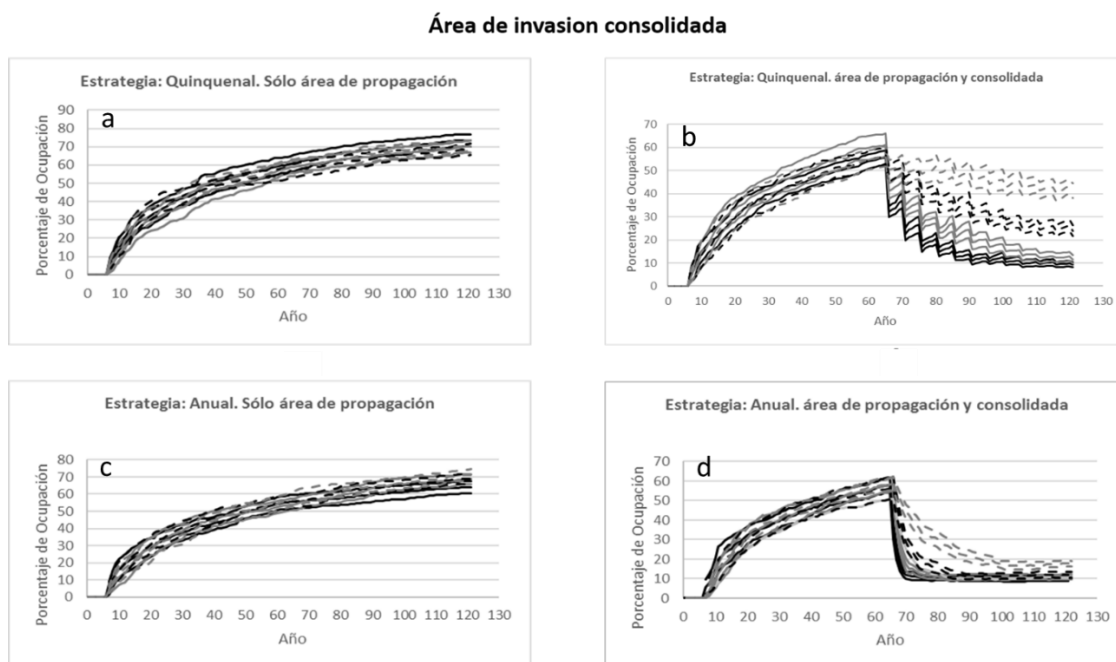


Figura 3. Efectos de las estrategias de manejo en el área de invasión consolidada. Arriba. Control quinquenal (a) control solo en el área de propagación (b) control en el área de propagación y el área de invasión consolidada. Abajo: Control anual (c) control solo en el área de propagación (d) control en el área de propagación y el área de invasión consolidada. Valores medios e intervalos de confianza para el porcentaje de ocupación. Curvas negras continuas: Mortalidad del 50%. Curvas grises continuas. Mortalidad del 40%. Curvas negras punteadas. Mortalidad del 20%. Curvas grises punteadas. Mortalidad del 10%.

### Efectos de las estrategias de manejo anuales y quinquenales en el área de propagación

En el área de propagación también se observa el mismo patrón que el descrito para el área de invasión consolidada, un rápido descenso en el porcentaje de ocupación y un nuevo estado de equilibrio. Bajo las estrategias de control anual realizadas solo en el área de propagación o en el área de propagación y el área de invasión consolidada *G. triacanthos* alcanza su nuevo estado de equilibrio en el entorno de los 10 años desde el inicio de las actividades de gestión para los esfuerzos de control altos (mortalidad 50% y 40% respectivamente) (Figura 4). Para los escenarios con menor mortalidad (20% y 10%) el tiempo transcurrido hasta el equilibrio se incrementa levemente, aproximadamente 5 años. La mortalidad afecta el tamaño poblacional en el equilibrio; para valores de mortalidad altos 50% y 40% se registra un porcentaje de ocupación menor al 5%. Con valores de mortalidad del 20% y 10% el porcentaje de mortalidad oscila entre 10% y 20% respectivamente (Figura 4). Cabe señalar que estos valores se registran tanto en escenarios donde solo se controla el área de propagación

como en escenarios donde se controla el área de propagación y el área de invasión consolidada, siendo más estable el escenario en el que se controlan ambas áreas.

La estrategia espacial resulta más importante bajo escenarios donde las actividades de control se realizan quinquenalmente. Cuando el control se realiza en el área de propagación y en el área de invasión consolidada el porcentaje de ocupación es menor para valores de mortalidad de 50%, 40% y 20% que para la estrategia que solo considera control en el área de propagación (Figura 4). Por su parte, para valores de mortalidad del 10% el porcentaje de ocupación en el equilibrio no varió entre estrategias espaciales. Al igual que los resultados en el área de invasión consolidada, el tiempo transcurrido hasta alcanzar el estado de equilibrio es mayor en los escenarios con gestión quinquenal que en los de gestión anual (Figura 4).

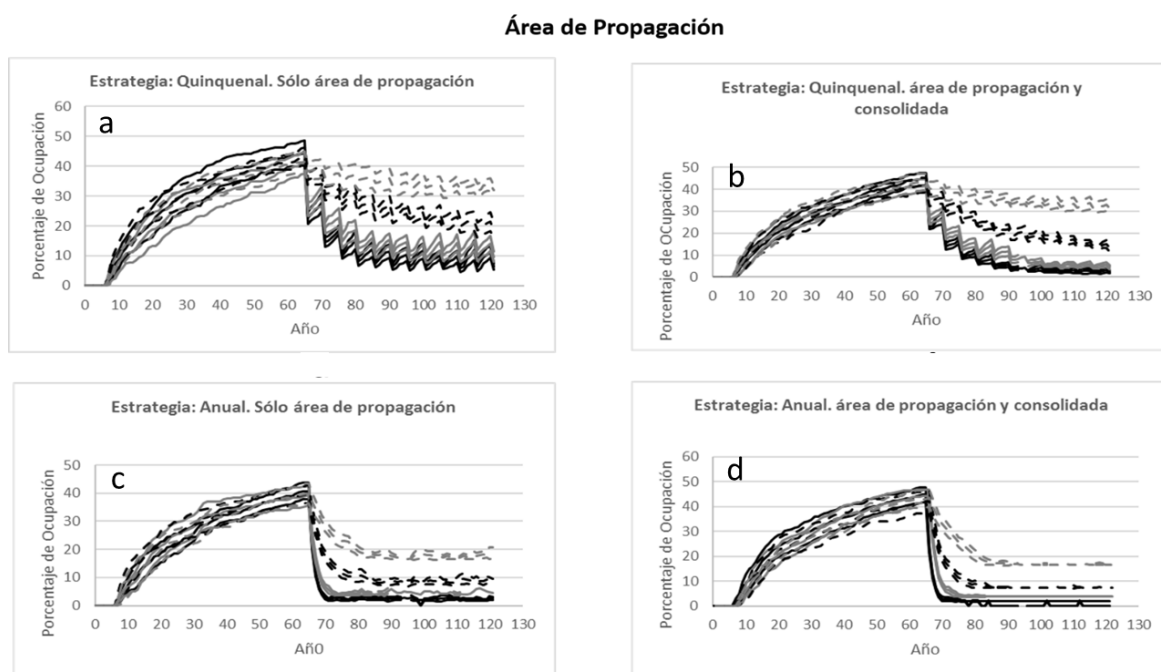


Figura 4. Efectos de las estrategias de manejo en el área de propagación. Arriba. Control quinquenal (a) control solo en el área de propagación (b) control en el área de propagación y el área de invasión consolidada. Abajo: Control anual (c) control solo en el área de propagación (d) control en el área de propagación y el área de invasión consolidada. Valores medios e intervalos de confianza para el porcentaje de ocupación. Curvas negras continuas: Mortalidad del 50%. Curvas grises continuas. Mortalidad del 40%. Curvas negras punteadas. Mortalidad del 20%. Curvas grises punteadas. Mortalidad del 10%.

### Efectos de las estrategias de manejo en el área de inundación

Los efectos de la estrategia espacial son más destacados sobre el área inundable ya que afectan el patrón de propagación de *G. triacanthos*. Cuando la gestión se realiza en el área de invasión consolidada y en el área de propagación

las curvas de propagación tienden a estabilizarse entorno al 10%-20% del porcentaje de ocupación tanto en escenarios de gestión anual como quinquenal (Figura 5). Cuando la gestión se realiza sólo en el área de propagación no se afecta la dinámica de propagación de esta especie (Figura 5). Cabe señalar que en esta área la mortalidad no estaría afectando a la propagación de la invasora ya que los intervalos de confianza de las curvas se solapan en los cuatro escenarios de mortalidad definidos.

#### Área Inundable

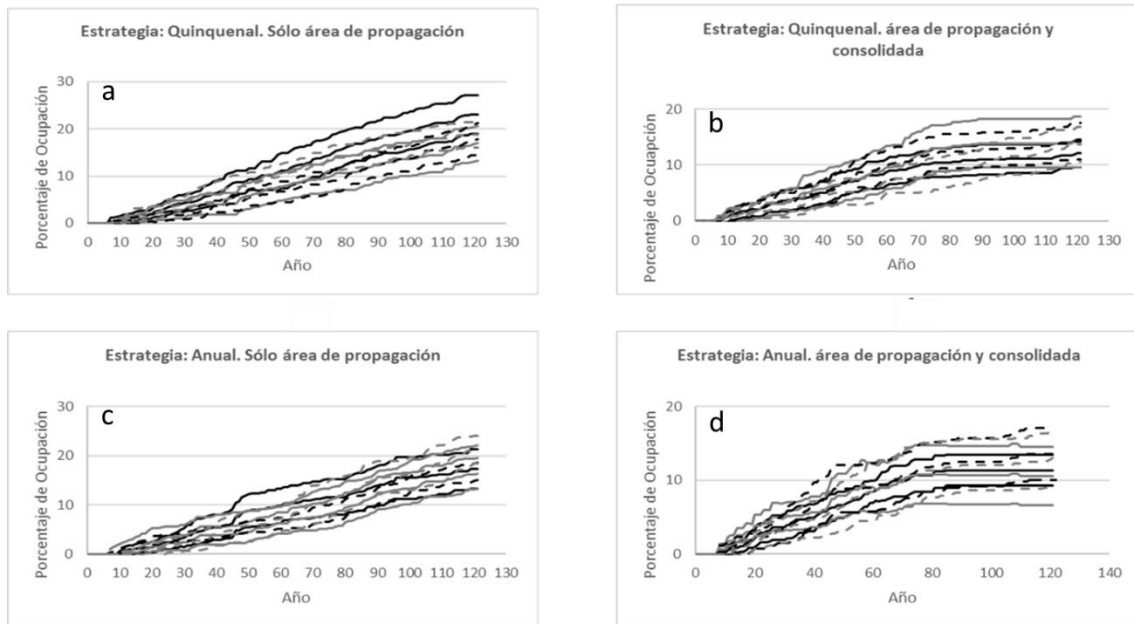


Figura 5. Efectos de las estrategias de manejo en el área inundable. Arriba. Control quinquenal (a) control solo en el área de propagación (b) control en el área de propagación y el área de invasión consolidada. Abajo: Control anual (c) control solo en el área de propagación (d) control en el área de propagación y el área de invasión consolidada. Valores medios e intervalos de confianza para el porcentaje de ocupación. Curvas negras continuas: Mortalidad del 50%. Curvas grises continuas. Mortalidad del 40%. Curvas negras punteadas. Mortalidad del 20%. Curvas grises punteadas. Mortalidad del 10%.

#### Efectos de las estrategias de manejo anual y quinquenal en la zona sur

En la zona sur se observa un comportamiento similar al del área inundable cuando la actividad de control se realiza en ambas áreas (área de propagación y área de invasión consolidada) la población comienza a estabilizarse (Figura 6). Cabe señalar que en esta área. la población también se estabiliza en el escenario de manejo anual cuando el control se realiza sólo en el área de propagación y con alta mortalidad (40% y 50%) (Figura 6).



## Zona Sur

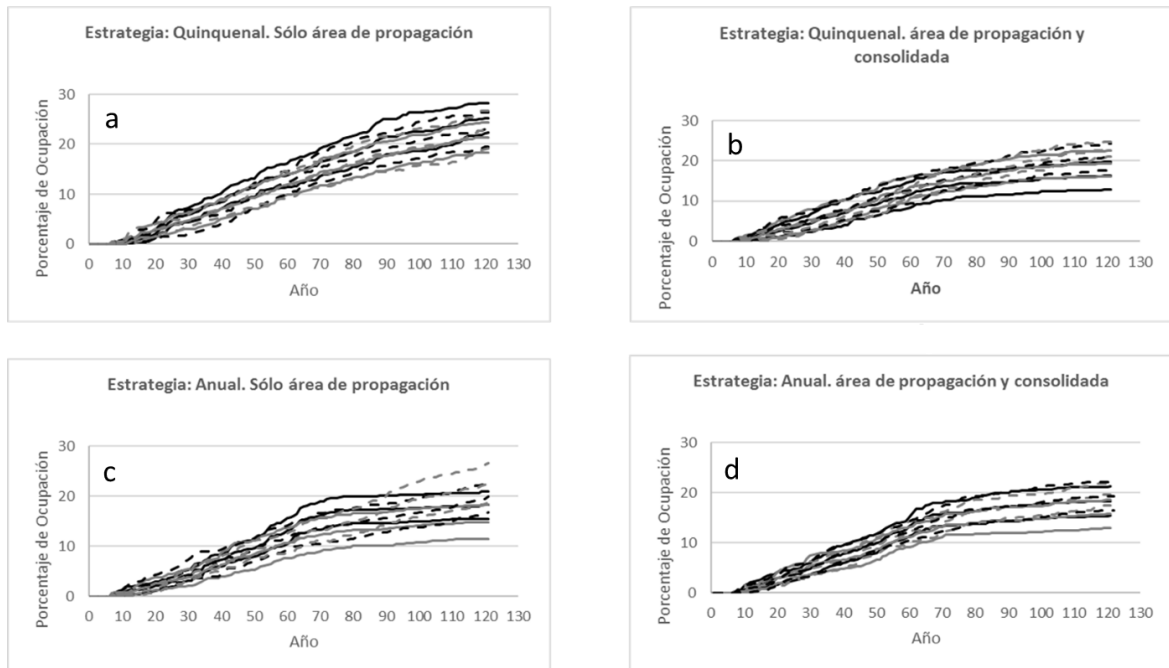


Figura 6. Efectos de las estrategias de manejo en la zona sur. Arriba. Control quinquenal (a) control solo en el área de propagación (b) control en el área de propagación y el área de invasión consolidada. Abajo: Control anual (c) control solo en el área de propagación (d) control en el área de propagación y el área de invasión consolidada. Valores medios e intervalos de confianza para el porcentaje de ocupación. Curvas negras continuas: Mortalidad del 50%. Curvas grises continuas. Mortalidad del 40%. Curvas negras punteadas. Mortalidad del 20%. Curvas grises punteadas. Mortalidad del 10%.

## 4.4 DISCUSIÓN

La remoción rápida de un proceso invasivo se presenta como un objetivo deseable ya que por ejemplo se minimizaría el impacto de la especie invasora sobre la comunidad que invade (Baker, 2016 b). Sin embargo, los resultados de este trabajo indican que el control de *G. triacanthos* en el área de estudio es un proceso que debe planificarse de forma sostenida en el mediano-largo plazo. Si se realiza un único evento de control, aún con máximo esfuerzo no se afectará el avance del proceso invasivo de *G. triacanthos* ya que la reducción del tamaño poblacional implica reubicar la dinámica de invasión en los inicios de la fase de expansión lo que supone un rápido crecimiento poblacional ya que por ejemplo no actuarían mecanismos como la densodependencia que pudieran enlentecer este avance. Por otra parte, implementar este tipo de acción también podría traer consecuencias no previstas en el ecosistema.

De todas formas, para generar una estrategia de control viable se deberían implementar escenarios con un esfuerzo de control alto y sostenido que aseguren al menos un 40% de mortalidad. Bajo este escenario la población de *G. triacanthos* alcanzaría un estado de equilibrio luego de al menos 10 años de esfuerzo sostenido. Si el esfuerzo de control fuera menor, o si se realizara en intervalos regulares (cada 5 años) el tiempo en alcanzar el nuevo equilibrio se

duplicaría o triplicaría según la estrategia elegida generando mucha incertidumbre en relación a un marco temporal operativo de gestión. Cabe señalar que la recuperación de una población está determinada por la tasa de crecimiento de la población y no por la tasa de crecimiento per capita (Hastings, 2016). En tal sentido, en el nuevo equilibrio la tasa de mortalidad resultante de las acciones de manejo estaría igualando a la tasa de crecimiento de la población. Por tanto, en caso de suspenderse las actividades de control la invasión comenzaría nuevamente su fase de expansión. En el equilibrio, la propagación estaría controlada pero la invasión no se habría erradicado.

Las predicciones de este modelo coinciden con varias experiencias de control. En las islas de Polinesia Francesa, Hawaii y Nueva Caledonia, la erradicación de la leñosa invasora *Miconia calvescens* no pudo completarse luego de 15 años de un esfuerzo de control intenso, pero su tamaño poblacional disminuyó como resultado de los esfuerzos de control (Meyer et al. 2011). Los mismos resultados se obtuvieron en el programa de erradicación para la herbácea invasora *Martynia annua* desarrollado en el Parque Nacional Gregory en Australia, luego de 20 años de control la invasión se contuvo, pero no se erradicó (Gardener et al. 2010). En la isla de Gough, (atlántico sur), luego de 10 años de acciones de control sobre la herbácea invasora *Sagina procumbens* el avance del proceso invasivo se contuvo, pero no se erradicó (Cooper, 2011).

Es importante destacar que en el presente modelo la mortalidad vinculada al control está definida en base a porcentajes fijos sobre el total de individuos presentes en el área. Esto significa que el esfuerzo y por tanto los recursos requeridos para obtener un 40% de mortalidad decrece con el tiempo conforme el tamaño poblacional del invasor se reduce. En tal sentido, se podría incrementar paulatinamente la mortalidad reduciendo el tiempo necesario hasta alcanzar el estado de equilibrio. En el equilibrio, el esfuerzo de control sería el mínimo ya que supone actuar sobre un tamaño poblacional reducido, viabilizando un incremento en los esfuerzos de control que podrían determinar la erradicación de la población invasora. No obstante, debiera iniciarse una nueva etapa de monitoreo, alerta y control a los efectos de evitar la reinfección del área. (Panetta, 2009)

En zonas con baja probabilidad de sobrevivencia y en ausencia de control (zona inundable y zona sur) es posible limitar el avance del proceso invasivo en los escenarios donde se realizan actividades de control en el área de invasión consolidada y en el área de propagación. La cantidad de propágulos que llegan a un área reduce el impacto de la estocasticidad ambiental (Simberloff, 2009). Cuando el control se realiza sobre las dos áreas (invasión consolidada y área de propagación) se reduce la llegada de propágulos y las condiciones ambientales limitarían su establecimiento y por tanto la propagación. Alternativamente, si se controla solo la zona con menor abundancia del invasor (área de propagación) existiría un mayor aporte de propágulos compensando la estocasticidad ambiental con la consecuente propagación de la invasión en estas zonas. Cabe señalar que en la zona sur el tamaño poblacional se estabiliza cuando el control se realiza solo en el área de propagación, pero en escenarios de alto esfuerzo de control (mortalidad 50% y 40%). La zona sur se encuentra adyacente y al sur

del área de propagación, por tanto, el control con alta mortalidad sobre esta área podría reducir la llegada de propágulos a la zona sur limitando el crecimiento poblacional en esta zona. Es importante señalar que este modelo no considera la llegada de propágulos desde fuera del sistema, sin embargo, recibe aportes tanto desde tierras altas como desde el bosque ubicado al norte del área de estudio. En tal sentido, la estabilización de la población en estas áreas solo será posible si el aporte externo de propágulos no supera el umbral necesario para determinar el establecimiento de los individuos.

El aporte externo de propágulos también aceleraría la propagación de esta especie en la zona de invasión consolidada y en el área de propagación donde además las condiciones ambientales son favorables. Este efecto podría incrementar el tiempo requerido para que la población alcance su nuevo estado de equilibrio y/o aumentaría el tamaño poblacional en el equilibrio como lo sugieren las simulaciones con menor porcentaje de mortalidad (mayor número de individuos adultos por unidad de tiempo). En tal sentido los resultados obtenidos en relación al tiempo transcurrido y al tamaño poblacional en el equilibrio deben interpretarse como resultados umbrales. El régimen de inundaciones afecta la propagación de este proceso (Cap 3) por tanto períodos sin inundaciones aumentarían el tiempo necesario en llegar al equilibrio y su tamaño poblacional, mientras que períodos con inundaciones reducirían estos parámetros. Dado que estas fluctuaciones afectan fundamentalmente a los estadios tempranos existiría un desfase entre estos efectos y los de las acciones de manejo por lo que resulta muy difícil establecer relaciones causales entre los mismos.

Como la propagación, el manejo de invasoras debe entenderse como un proceso espacial por tanto para ser efectivo debe operar a la misma escala en la que se dispersan los invasores (Fletcher & Westcott, 2013). Se ha reportado en base a modelos de simulación que para la invasora *Spartina alterniflora* en humedales salados la estrategia de manejo óptimo debería asignar recursos para controlar tanto a las invasiones principales como las periféricas (Blackwood et al. 2010). Experimentos de simulación realizados por Minor & Gardner (2016) sugieren que cuando la planta invasora puede dispersarse largas distancias la estrategia de control debiera centrarse en el área de invasión consolidada a los efectos de limitar el aporte de propágulos. Los resultados de este trabajo son consistentes con estas observaciones, la estrategia de manejo debe reducir el aporte de propágulos limitando el establecimiento de nuevos individuos; esta reducción puede no ser suficiente si no se controlan las áreas con mayor densidad de invasores (mayor capacidad de producir propágulos). En este marco resulta necesario identificar las áreas con mayor capacidad de aportar propágulos tanto dentro como fuera del área de estudio y ubicar las áreas de deposición de propágulos como áreas de alto riesgo de invasión.

Las leñosas con período de crecimiento corto y capaces de dispersarse largas distancias mediante hidrocoría se encuentran en el grupo de invasoras que presentan menor viabilidad de erradicación (Panetta & Cacho 2014). Debido a las características de su historia de vida *G. triacanthos*, se encuentra dentro de este grupo. Los resultados de este trabajo también advierten sobre la escasa

viabilidad de implementar un programa de erradicación exitoso ya que en el mejor de los escenarios, la erradicación de *G. triacanthos* estaría condicionada a la existencia de un esfuerzo de control que requerirá el tratamiento sostenido de alrededor del 70% de los individuos durante un período de al menos 20 años que debiera además enfocarse tanto en el área de invasión consolidada como en el actual foco de propagación y continuar en el tiempo con acciones de monitoreo para evitar el establecimiento de nuevos individuos debido al constante aporte de propágulos al área. En tal sentido, la implementación de este escenario requerirá de una cantidad inicial importante de recursos económicos y humanos que paulatinamente podrán decrecer conforme disminuya el tamaño poblacional del invasor. No obstante, es difícil asegurar la disponibilidad de los mismos en el escenario temporal que requiere un programa de erradicación fundamentalmente en un contexto de bajos recursos. El enfoque de *manejo de mantenimiento*, implica controlar a la invasora hasta niveles tolerables de daño y es particularmente utilizado en casos en los que las especies invasoras se encuentran ampliamente distribuidas (Panetta & Cacho 2014). Cuando la erradicación no es posible el manejo de mantenimiento debiera ser implementado (Knap et al. 2011). En tal sentido, las acciones de gestión debieran orientarse en el control de áreas con individuos aislados para asegurar su conservación efectiva ya que de otra forma el proceso invasivo avanzará sobre las mismas aun cuando las condiciones ambientales sean desfavorables. Las definiciones precisas de un programa de manejo de mantenimiento exceden el alcance del presente trabajo.

Las deficiencias más comunes identificadas en estos programas incluyen la ausencia de fondos durante el período temporal necesario para cumplir con los objetivos del plan de manejo, el riesgo de reinvasión y una insuficiente tasa de remoción (Dana et al. 2019). El ejercicio de simulación realizado en este trabajo permitió visibilizar la importancia de considerar estos tres aspectos asignando un marco temporal y un orden de magnitud al esfuerzo de control en el marco de las acciones de manejo.

#### **4.5 CONCLUSION**

Este trabajo constituye un ejemplo del aporte de los modelos de simulación en el análisis de factibilidad de los programas de control de invasoras. A modo de predicción general se puede establecer que en sistemas riparios con procesos de invasión extendidos los programas de control de leñosas invasoras requerirán períodos temporales largos y continuados; un esfuerzo de control cercano al 50% de la población del invasor que debe incluir tanto el núcleo de invasión como sus focos y considerar además el aporte de propágulos. Estas premisas destacan las grandes dificultades que presentan las acciones de restauración en estos sistemas, constituyéndose en otro factor que incrementa su vulnerabilidad.

## 4.6 BIBLIOGRAFÍA

Aurambout, J. & Endress, A. 2018. A model to simulate the spread and management cost of kudzu (*Pueraria montana* var. *lobata*) at landscape scale. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2017.12.004>

Baker, C.M. & Bode, M. 2016. Placing invasive species management in a spatiotemporal context. *Ecological Applications*, 26(3): 712–725. <https://doi.org/10.1890/15-0095>

Baker, C.M. 2017. Target the Source: Optimal Spatiotemporal Resource Allocation for Invasive Species Control. *Conservation Letters*.10(1): 41–48. DOI: 10.1111/conl.12236

Bankes, S., Robert J. Lempert, R. & Popper, S. 2002. Making Computational Social Science Effective. *Epistemology, Methodology, and Technology. Social Science Computer Review*. 20: 377–388.

Blackwood, J., Hastings, A. & Costello, Ch. 2010. Cost-effective management of invasive species using linear-quadratic control *Ecological Economics* 69: 519–527. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2009.08.029>

Büyüktaktakin, I. & Haight, R. 2018. A review of operations research models in invasive species management: state of the art, challenges, and future directions. *Annals of Operations Research*. 271:357–403.

Cooper, J., Cuthbert, R., Gremmen, N., Ryan, P. & Shaw, J. 2011. Earth, fire and water: applying novel techniques to eradicate the invasive plant, procumbent pearlwort *Sagina procumbens*, on Gough Island, a World Heritage Site in the South Atlantic. En: C.R. Veitch, M.N. Clout and D.R. Towns (eds.) *Island invasives: eradication and management*, pp. 162–165. Occasional Paper SSC no. 42. Gland, Switzerland: IUCN and Auckland, New Zealand: CBB. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.SSC-OP.62.en>

Dana, E., García-de-Lomas, J., Verloove, F. & Vilà, M. 2019. Common deficiencies of actions for managing invasive alien species: a decision-support checklist. *NeoBiota* 48: 97–112 doi: 10.3897/neobiota.48.35118

Epanchin-Niell, R. & Hastings, A. 2010. Controlling established invaders: integrating economics and spread dynamics to determine optimal management. *Ecology Letters*. 13 (4): 528–541. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01440.x.

Fletcher, C. & Westcott, D. 2013. Dispersal and the design of effective management strategies for plant invasions: matching scales for success. *Ecological Applications*, 23(8):1881-1892. doi: 10.1890/12-2059.1.

Gardener, M., Cordell, S., Anderson, M., Richard D. & Tunnicliffe, R. 2010. Evaluating the long-term project to eradicate the rangeland weed *Martynia annua* L.: linking community with conservation. *The Rangeland Journal*. 32: 407–417. <http://dx.doi.org/10.1071/RJ10029>

Getz, W., Marshall, Ch., Carlson, C., Ryan, S., Giuggioli, L., Roma, S., Boettiger, C., Chamberlain, S., Laurel Larsen, L., D'Odorico, P. & O'Sullivan, D. 2018. Making ecological models adequate. *Ecology Letters* 21: 153–166. doi: 10.1111/ele.12893

Grimm, V., Revilla, E., Thulke, H., Berger, U., Weiner, J., Jeltsch, F., Mooij, W., Wiegand, T., Steven, F., Railsback, S. & DeAngelis, D. 2005. Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science*. 310: 987-991. DOI: 10.1126/science.1116681

Hastings, A. 2016. Timescales and the management of ecological systems. *PNAS*. 113 (51): 14568-14573. <https://doi.org/10.1073/pnas.1604974113>

Knapp, D., Knapp, J., Stahlheber, K. & Dudley, T. 2011. A little goes a long way when controlling invasive plants for biodiversity conservation. En: C.R. Veitch, M.N. Clout and D.R. Towns (eds.) *Island invasives: eradication and management*, pp. 162–165. Occasional Paper SSC no. 42. Gland, Switzerland: IUCN and Auckland, New Zealand: CBB. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.SSC-OP.62.en>

Lorscheid, I. Berger, U., Grimm, V. & Meyer, M. 2019. From cases to general principles: A call for theory development through agent based modeling. *Ecological Modelling*. 393:153-156. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.10.006>

Meyer, J-Y, Loope, L. & Goarant, A-C. 2011. 'Strategy to control the invasive alien tree *Miconia calvescens* in Pacific Islands: eradication, containment or something else?'. En: C.R. Veitch, M.N. Clout and D.R. Towns (eds.) *Island invasives: eradication and management*, pp.91–96. Occasional Paper SSC no. 42. Gland, Switzerland: IUCN and Auckland, New Zealand: CBB. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.SSC-OP.62.en>

Minor, E. & Gardner, R. 2016. Landscape connectivity and seed dispersal characteristics inform the best management strategy for exotic plants. *Ecological Applications*. 21 (3): 739–749.

Panetta, D. 2009. Weed eradication: an economic perspective. *Invasive Plant Science and Management*. 2(4): 360–368  
DOI: <https://doi.org/10.1614/IPSM-09-003.1>

Panetta, D. & Cacho, O. 2014. Designing weed containment strategies: An approach based on feasibilities of eradication and containment. *Diversity and Distributions*. 20: 555–566. <https://doi.org/10.1111/ddi.12170>

Schuwirth, N., Borgwardt, ., Domisch, S., Friedrichs, M., Kattwinkel, M., Kneis, D., Kuemmerlen, M., Langhans, S., Martínez-López, J. & Vermeiren, P. 2019. How to make ecological models useful for environmental management. *Ecological Modelling* 411: 108784. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108784>

Shigesada, N. & Kawasaki, K., 1997. *Biological invasions in theory and practice*. Oxford University Press, Oxford, Oxford Series in Ecology and Evolution.

Simberloff, D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual. Review of. Ecology. Evolution and. Systematics*. 40:81–102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>

Sosa, B., Romero, D, Fernández, G. & Achkar, M. 2018. Spatial analysis to identify invasion colonization strategies and management priorities in riparian ecosystems. *Forest Ecology and Management*. 411(1):195-202. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.039>

Sosa, B., Caballero, N, Carvajales, A., Fernández, G., Mello, A. L. & Achkar, M. 2015. Control de *Gleditsia triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. 25(3): 158-278.

Walters, C. & Holling, C. 1990. Large-scale management experiments and learning by doing. *Ecology*. 71(6): 2060-2068. DOI: 10.2307/1938620

Watts, D. 2014. Common Sense and Sociological Explanations. *American Journal of Sociology* 120:313-351.

Wilhere, G. 2002. Adaptive Management in Habitat Conservation Plans. *Conservation Biology*. 16(1): 20-29.

Wittenberg, R., Cock, M.J.W. (eds.) 2001. *Invasive Alien Species: A Toolkit of Best Prevention and Management Practices*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, xvii - 228.

## CAPÍTULO 5

### DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las invasiones biológicas son procesos que se desarrollan en múltiples escalas espaciales por lo que la consideración espacial para el abordaje de estos procesos adquiere especial relevancia (Kueffer & Hadorn 2008). En tal sentido se desarrolló una metodología basada en la inferencia deductiva al cuestionarse sobre los posibles mecanismos explicativos que podrían generar el patrón espacial observado (McIntre & Fajarado 2009). Este trabajo denota la pertinencia de realizar este tipo de abordajes. En una primera instancia, se desarrolló una metodología que permitió describir el patrón espacial de propagación de la especie invasora. Esta descripción constituye una herramienta para la gestión al zonificar el área de estudio en relación a las distintas fases del proceso invasivo (Capítulo 1). Asimismo, el patrón espacial fue consistente con la hipótesis primaria de investigación que orientó esta investigación.

Se identificó a la estrategia de invasión limitada por el establecimiento como el mecanismo subyacente a este proceso invasivo (Capítulo 1). Según este mecanismo, el patrón de propagación espacio-temporal es consistente con un patrón de propagación estratificado por coalescencia. Las simulaciones realizadas en este trabajo avalan este patrón y dan cuenta de la rápida expansión de este proceso invasivo (Capítulo 3). Este mecanismo está mediado por la ocurrencia de “ventanas de oportunidad” espacio-temporales que permiten el establecimiento de esta especie y el concomitante desarrollo del proceso invasivo. En este trabajo se detectaron estas ventanas espaciales relacionadas con el contenido de arena del suelo (Capítulo 2) y temporales vinculadas a la ausencia de grandes inundaciones (Capítulo 3). En conjunto las ventanas de oportunidad que median la propagación del proceso invasivo están vinculadas con el régimen hídrico del humedal que media los procesos de erosión-deposición en estos sistemas y la ocurrencia de inundaciones destacándose la relación existente entre un proceso invasivo y el proceso ecosistémico clave de los sistemas riparios. Estos resultados concuerdan con el modelo general planteado por Bornette et al. (2008) para sistemas fluviales templados quienes postulan que el régimen de inundaciones y los procesos de erosión-deposición (que pueden ser inferidos mediante la textura del suelo) determinan las estrategias de las plantas que en ellos se establecen. En este trabajo se señala que estos mismos factores determinan, al menos en parte, una estrategia de invasión contribuyendo al desarrollo de modelos generales sobre esta temática. La importancia actual de este abordaje queda expresa al considerar que el régimen hídrico se encuentra muy afectado en el marco del cambio global por lo que analizar las relaciones recíprocas que se establecen entre las invasiones



biológicas y estos procesos constituye una línea de investigación en la que resulta necesario profundizar.

La perspectiva biogeomorfológica reconoce que los procesos y sus relaciones varían espacialmente (Bendix & Stella 2013). En este trabajo se destaca también la relevancia de considerar la variabilidad espacial de las relaciones entre variables incluso en pequeñas extensiones. Se detectaron tres tipos de relaciones (positivas, negativas y neutras) entre el contenido de arena del suelo y la abundancia de individuos de *G. triacanthos*, estos resultados contrastan con la bibliografía que analiza estas relaciones en ecosistemas riparios (Jolley, 2010; Mendelssohn & Kuhn, 2003; Zedler J. & Kercher 2004), la metodología espacialmente explícita para la detección de estas relaciones (Capítulo 2) podría explicar estas diferencias y pone de manifiesto además la complejidad inherente a la definición de relaciones causales en sistemas altamente heterogéneos. Los resultados del capítulo 3 en los que el patrón espacial del proceso invasivo coincide con un proceso de Poisson heterogéneo apoyan estas observaciones destacando la importancia de considerar la heterogeneidad espacial en el análisis de los procesos invasivos. Franklin (2008) ha señalado que la ausencia de trabajos empíricos que analicen los efectos de la heterogeneidad espacial constituye una limitante para el desarrollo de esta temática. Si bien este trabajo constituye un aporte en este sentido debería ampliarse mediante una caracterización eco-funcional que realice una tipificación geomorfológica en relación a los procesos de deposición-erosión del área, y que considere también otros tipos de formaciones vegetales como el pajonal y la pradera.

Analizar los efectos de la heterogeneidad espacial sobre los procesos ecosistémicos y poblacionales requiere de gran esfuerzo por tanto es necesario considerar la pertinencia de integrar el análisis espacial en las investigaciones ecológicas, habiéndose planteado que este enfoque debiera integrarse a los estudios regionales y globales (Strayer, 2008). A escala regional y global el efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la distribución de los procesos invasivos es principalmente analizado mediante modelos de distribución de especies (Taucare-Rios et al. 2006; Walker et al. 2017; Romero et al. 2019). Es incipiente el uso de estos modelos a escala local (Descombes et al. 2016). Este trabajo constituye otro abordaje metodológico que destaca la pertinencia de abordar el análisis espacial a escala local ya que permitió detectar el patrón de avance del proceso (Cap 1), inferir relaciones causales (Cap 2) y evaluar los resultados de acciones de gestión (Cap 4).

La dificultad para definir relaciones causales queda expresa además al reconocer a los procesos invasivos como procesos dinámicos. Por tanto, los factores ambientales podrían afectar en forma diferencial el proceso invasivo según su fase de avance; recíprocamente el avance del proceso invasivo

modularía las condiciones ambientales en conformidad con el concepto de sucesión fluvial geomorfológica. Según este concepto se identifican 4 etapas; en la primera etapa los procesos hidrogeomorfológicos determinan las condiciones para la dispersión y el establecimiento, en una segunda fase las condiciones hidrogeomorfológicas controlan la dinámica de la vegetación, posteriormente se identifica una fase biogeomorfológica en la que, las alteraciones ambientales mediadas por las plantas modularían la dinámica de las geformas y de la comunidad vegetal; finalmente se identifica una fase ecológica en la que los procesos hidrogeomorfológicos no afectarían a la comunidad vegetal y las condiciones bióticas regularían la sucesión (Cornebilt, 2007). En este sistema la dinámica de la invasión coincide con este esquema general, el régimen de deposición erosión determinaría las zonas favorables para el establecimiento (Capítulo 2), la ocurrencia de las inundaciones modularía la dinámica del proceso invasivo (Capítulo 3), la fase biogeomorfológica es visible en el borde costero del albardón donde la presencia de individuos adultos de *G. triacanthos* incrementaría los procesos de erosión debido a la estructura erecta de su fuste que no actuaría como barrera de protección para el albardón (Observaciones de campo). En relación a la última fase, la alta capacidad de desplazamiento de la invasora sobre las nativas indicaría que los efectos de la resistencia biótica no afectarían en forma importante a esta invasión.

La consideración de esta dinámica resulta necesaria al realizar un análisis de relaciones causales ya que podría constituir un elemento distorsionante de los resultados si no se considera explícitamente. En tal sentido, la fase en la que se encuentra el proceso invasivo debiera ser identificada con anterioridad al análisis de estas relaciones. En este trabajo el patrón espacial del proceso invasivo (Cap 1) fue analizado con anterioridad a la detección de relaciones causales (Cap 2). Este enfoque orientó el diseño de muestreo ya que el mismo se realizó solo en la zona identificada como de propagación de la invasión asociada fundamentalmente a las dos primeras fases de la sucesión biogeomorfológica, reduciendo por tanto el posible "ruido" vinculado a las fases posteriores que operarían en áreas en las que el proceso invasivo se encuentra consolidado. Por otra parte, cabe señalar que este trabajo definió como unidad de análisis al proceso invasivo como un proceso espacio-temporal determinado por los individuos adultos y que no se enfocó en los aspectos poblacionales subyacentes. En tal sentido, la relación existente entre las fases biogeomorfológicas y los distintos estadios de desarrollo del invasor debieran ser abordados en trabajos posteriores.

La ecología de invasiones desafía a ecólogos y biólogos evolutivos con una interesante paradoja: ¿por qué los organismos invasores que no han tenido la oportunidad de adaptarse al ambiente local logran establecerse e incluso desplazar a las especies nativas? (Sax & Brown, 2000). Actualmente se

reconocen un total de 39 hipótesis explicativas que se agrupan en cinco clases conceptuales: disponibilidad de recursos, interacciones bióticas, propágulos, estrategias y clusters de Darwin (Enders, 2020). Los resultados de este trabajo indican que el patrón de propagación de *G. triacanthos* en el área de estudio se explica principalmente por el conjunto de hipótesis asociadas a los grupos de propágulos y disponibilidad de recursos. En este último grupo se encuentra la hipótesis de ventanas de oportunidad que implica la ocurrencia de hábitats apropiados y la desaparición de barreras que limiten el establecimiento del invasor (Johnstone, 1986). Los investigadores vinculados a la biología de invasiones reconocen principalmente a la hipótesis de las perturbaciones, la de la presión de propágulos y la de liberación del enemigo (Enders, 2018). En este trabajo se destaca el rol de la hipótesis de ventanas de oportunidad en sistemas riparios. Además de avanzar en la comprensión de los procesos invasivos en sistemas riparios el desarrollo de esta hipótesis presenta connotaciones importantes desde la gestión, la identificación de ventanas espaciales (sitios favorables para el establecimiento) permite zonificar un área en relación al riesgo de invasión e identificar las ventanas temporales implica comprender que cambios ambientales facilitarían la expansión de la invasión, permitiendo alertar en forma temprana sobre el desarrollo de los mismos.

Dada la complejidad espacio-temporal de estos ecosistemas no resulta razonable suponer que los procesos invasivos estarán mediados por un único mecanismo explicativo, sino más bien por varios mecanismos operando a distintas escalas espacio-temporales. Debido a las dificultades referidas a realizar estas aproximaciones desde el trabajo de campo el desarrollo de modelos de simulación que permitan integrar distintas hipótesis explicativas se constituye en una herramienta especialmente útil para el abordaje de dinámicas espacio-temporales complejas. En particular el abordaje de modelo orientado a patrones (POM por sus siglas en inglés), constituye una metodología muy oportuna ya que remite al desarrollo de un único modelo que integre distintos patrones operando a distintas escalas espacio-temporales (Grimm, 2005). En este trabajo, se exploraron dos patrones, el referido a la propagación espacio-temporal del proceso invasivo (propagación estratificada por coalescencia) que se encuentra documentada en la descripción de gran variedad de procesos invasivos (Boltovskoy et al. 2006; Suarez et al. 2001; Sosa et al. 2018) y formalizada mediante modelos matemáticos (Shigesada & Kawasaki 1997) y el referido a la regulación de su propagación en relación a la ocurrencia de inundaciones. El estudio de las relaciones existentes entre este proceso invasivo y el régimen de inundación debiera ser profundizado. Otro patrón importante, que no fue analizado en este trabajo lo constituye el asociado al proceso invasivo y la actividad ganadera. Avanzar en el reconocimiento de estos y otros patrones e integrarlos al modelo conforman un ciclo que opera de vínculo entre la investigación empírica y la generación de teoría (Grimm et al. 2017). Este trabajo

ha contribuido a la integración teórica al visualizar la relación existente entre las hipótesis explicativas provenientes de la ecología *ventanas de oportunidad, estrategia de invasión limitada por el establecimiento*) y el marco conceptual desarrollado desde la biogeomorfología *sucesión fluvial biogeomorfológica* (Figura. 1).

Estas consideraciones contribuyen al debate, entre la utilidad en la generación de conocimiento de modelos basados en estudio de caso, de escasa aplicabilidad general y la construcción de modelos generales que permitan orientar en forma más o menos rápida la toma de decisiones (Evans et al 2013). Este modelo presenta una estructura muy sencilla que representa características generales de los sistemas riparios, heterogeneidad ambiental y régimen de inundaciones, y las características comunes a una leñosa invasora en estos ecosistemas. No obstante, describe un proceso espacio-temporal complejo la propagación estratificada por coalescencia por lo que puede utilizarse como base para modelar otros procesos invasivos similares en estos ambientes. La posterior delimitación del área de estudio (Cap 4), le confiere la singularidad geográfica necesaria para la toma de decisiones. Debido a la importancia de los aspectos hidrogeomorfológicos en estas dinámicas avanzar en estos desarrollos resulta especialmente relevante.

Un modelo parsimonioso es aquel que presenta poder predictivo y explicativo con el menor número de parámetros y procesos; la parsimonia es un concepto importante en el modelado de sistemas ya que nuestra habilidad para modelar la complejidad es siempre mayor que nuestra capacidad para validar y calibrar los modelos (Mulligan & Wainwright, 2004). La principal limitante del modelo se identifica en la parametrización del mismo. Dado que éste no presenta un enfoque poblacional, el principal parámetro a determinar sería la tasa de avance del proceso invasivo en términos de unidad de superficie/año. Si bien se utilizaron técnicas de procesamiento de imágenes satelitales de alta resolución para detectar a la invasora y realizar comparaciones interanuales en el área de estudio, no se obtuvieron resultados definitivos (Sosa et al. 2015), debiéndose avanzar en el uso de distintas técnicas que permitan realizar estas comparaciones. La tasa de mortalidad de plántulas y semillas asociada a los eventos de inundación constituye otro parámetro importante que afecta la propagación de la invasión y por tanto debiera estimarse, sin embargo, este diseño experimental deberá resolver varias limitantes.

Los resultados de este trabajo indican que es muy probable que *G. triacanthos* pueda ser controlada pero no erradicada del área de estudio, por tanto, en ausencia de acciones de gestión el proceso invasivo continuará (Capítulo 4). Además de las contribuciones operativas en relación a la definición de escenarios de gestión, estos resultados señalan la existencia de procesos de

degradación prácticamente irreversibles en un contexto realista de gestión. Este hecho adquiere especial relevancia al considerar que el área de estudio es un área protegida cuyo objetivo es la conservación de la biodiversidad. Las especies invasoras con baja factibilidad de erradicación se presentan entonces como un ejemplo que cuestiona al enfoque tecnocentrista basado en la capacidad de control sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Castoriadis, 1993). Por otra parte, resulta también relevante el planteo de Boonam-Berson et al. (2014) quienes señalan que para resolver las diferencias de enfoque entre científicos y políticos y las necesidades de gestión sería pertinente abordar la problemática de como cohabitar o vivir con el conjunto de los seres vivos. En este caso particular la pregunta se centra en cómo cohabitar con especies invasoras en áreas protegidas. Además de comprender los procesos invasivos, la ecología de invasiones biológicas debe estar orientada a la generación de conocimiento que oriente su gestión (Kueffer & Hadorn 2008). Desde una perspectiva amplia la ecología de invasiones debiera también contribuir con conceptualizaciones sobre la relación sociedad-naturaleza en el marco del Antropoceno.

Uno de los mayores desafíos intelectuales de la ecología actual lo constituye el aporte de conocimiento para la gestión sustentable en un mundo espacial y temporalmente heterogéneo (Haver, 2008). Dentro de este contexto global, Uruguay presenta grandes desafíos en relación a la gestión de los sistemas riparios y sus procesos invasivos asociados. La multidimensionalidad y heterogeneidad espacio-temporal de esta problemática requiere la generación de líneas de investigación interdisciplinarias que integren al menos ecología, hidrología, y geomorfología. El desarrollo de esta investigación constituye un pequeño aporte en este sentido. En concreto, mediante un abordaje desde la inferencia deductiva se elaboró un modelo conceptual en relación a la dinámica de propagación de *G. triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos que puede ser contrastado en otros sistemas riparios a los efectos de avanzar en la definición de modelos generales (Figura. 1). La construcción de este modelo permitió también identificar orientaciones para la gestión del área en relación a la identificación de áreas de riesgo de invasión, a la consideración de los eventos de sequía como factores que aceleran el proceso invasivo y a la infactibilidad de la erradicación de la especie en el área (Figura. 1)

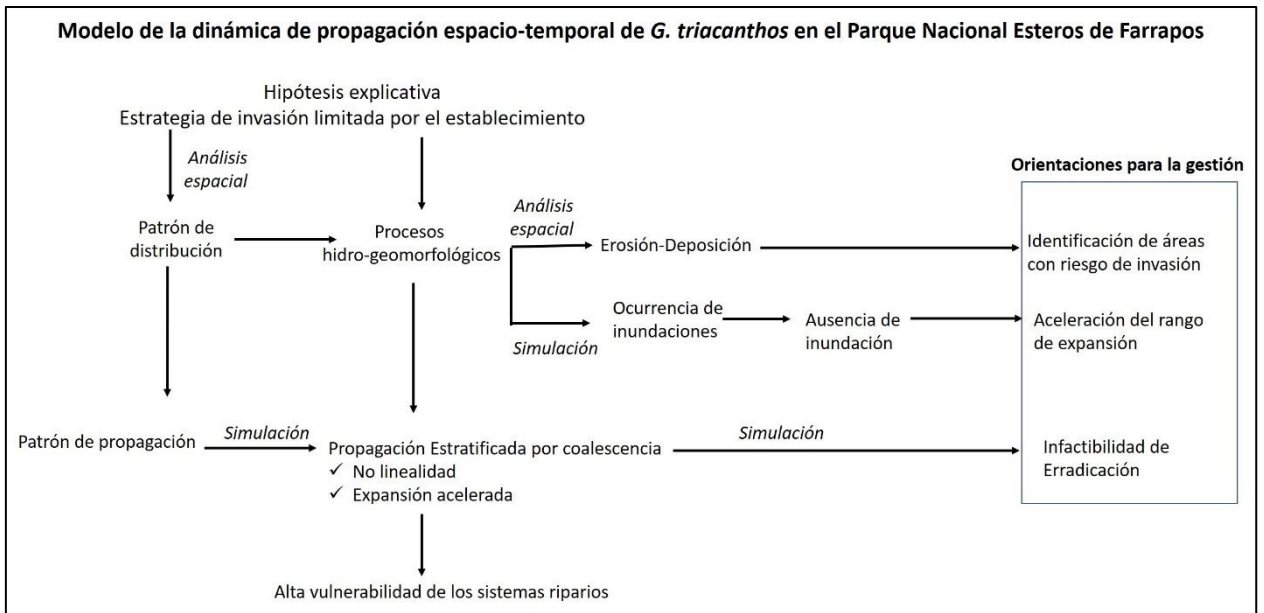


Figura 1. Modelo explicativo sobre la propagación espacio-temporal de *G. triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos y sus aportes para orientar la gestión

## 5.1 BIBLIOGRAFÍA

Bendix, J. & Stella, J. 2013. Riparian Vegetation and the Fluvial Environment: A Biogeographic Perspective. *Treatise on Geomorphology*. 12:53-74.  
10.1016/B978-0-12-374739-6.00322-5

Boltovskoy, D., Correa, N., Daniel Cataldo, D. & Sylvester, F. (2006). Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biological Invasions* 8: 947–963  
10.1007/s10530-005-5107-z

Boonman-Berson, S., Turnhout, E. & Tatenhove, J. 2014. Invasive species: The categorization of wildlife in science, policy, and wildlife management. *Land Use Policy*. 38: 204–212

Bornette, G., Tabacchi, E., Hupp, C., Puijalon, S. & J. Rostan. 2008. A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biology* 53: 1692–1705.

Castoriadis C (1993) *El Mundo Fragmentado – Encrucijadas del Laberinto III*. Altamira/Nordan. Buenos Aires-Montevideo. 170 pp.

Corenblit, D., Tabacchi, E, Steiger, J. & Gurnell, A. 2007. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews* 84: 56–86.

Descombes, P., Petitpierre, B., Morard, E., Berthoud, M., Guisan, A & Vittoz, P. 2016. Monitoring and distribution modelling of invasive species along riverine habitats at very high resolution. *Biological Invasions* 18: 3665–3679.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-016-1257>

Enders, E., Frank Havemann, F., Florian Ruland, F., Bernard-Verdier, M., Catford, J., Gómez-Aparicio, L., Haider, S., Heger, T., Kueffer, Ch., Kühn, I., Meyerson, L., Musseau, C., Ana Novoa, A., Ricciardi, A., Sagouis, A., Schittko, C., Strayer, D., Vilà, M., Essl, F., Hulme, Ph., Lockwood, J., van Kleunen, M., Mabey, A., Kumschick, S., McGeoch, M., Palma, E., Pyšek, P., Wolf-Christian Saul, W., Yannelli, F. & Jeschke, J. 2020. A conceptual map of invasion biology: Integrating hypotheses into a consensus network. *Global Ecology and Biogeography* 29 (6): 978-991.

Enders, M., Hutt, M., & Jeschke, J. 2018. Drawing a map of invasion biology based on a network of hypotheses. *Ecosphere*. 9 (3): 1-14.

Evans, M., Grimm, V., Johst, K., Tarja Knuuttila., de Langhe, R., Lessells, C., Merz, M., O'Malley, M., Orzack, S., Weisberg, M., Wilkinson, D., Wolkenhauer, O., Benton, G. 2013. Do simple models lead to generality in ecology?. *Trends in Ecology and Evolution* 28(10):578-83. doi: 10.1016/j.tree.2013.05.022.

Franklin, J. 2008. Spatial Pattern and Ecosystem Function: Reflections on Current Knowledge and Future Directions. Cap 21. En: *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. Lovett, G., Turner, M., Jones, C. Weathers, K. Eds. Springer. New York, USA

Grimm, V., Revilla, E., Thulke, H., Berger, U., Weiner, J., Jeltsch, F., Mooij, W., Wiegand, T., Steven F. Railsback, S. & Donald L. DeAngelis, D. 2005. Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science*. 310: 987-991. DOI: 10.1126/science.1116681

Grimm, V., Aylo, D. & Railsback, S. 2017. Next-Generation Individual-Based Models Integrate Biodiversity and Ecosystems: Yes We Can, and Yes We Must. *Ecosystems*. 20: 229–236  
DOI: 10.1007/s10021-016-0071-2

Haver, G. Spatial Heterogeneity: Past, Present, and Future. Cap 22. 2008. En: *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. Lovett, G., Turner, M., Jones, C. Weathers, K. Eds. Springer. New York, USA

Johnstone, M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Review*. 61: 369-394

Jolley, R., Graeme, B., Cavalcanti, G. 2010. Changes in riparian forest composition along a sedimentation rate gradient. *Plant Ecology*. 210: 317-330

Kueffer, C. & Hadorn, G. 2008. How to Achieve Effectiveness in Problem-Oriented Landscape Research: The Example of Research on Biotic Invasions. *Living Reviews in Landscape Research*. 2. [Online Article]: <http://www.livingreviews.org/lrlr-2008-2>

McIntire, E. & Fajardo, A. 2009. Beyond Description: The Active and Effective Way to Infer Processes from Spatial Patterns. *Ecology*. 90 (1): pp. 46-56.

Mendelssohn, I. & Kuhn; N. 2003. Sediment subsidy: effects on soil–plant responses in a rapidly submerging coastal salt marsh. *Ecological Engineering* 21: 115–128.



Mulligan, M. & Wainwright, J. 2004. Modelling and Model Building. En: Environmental Modelling Finding Simplicity in Complexity. Eds. Mulligan, M. & Wainwright, J. John Wiley & Sons Ltd, The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex, England

Sax, D., Stachowicz, J., Brown, J., Bruno, J., Dawson, M., Steven D. Gaines, S., Grosberg, R., Alan Hastings, A., Holt, R., Mayfield, M., O'Connor, M. & Rice, W. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. Trends in Ecology and Evolution 22(9): 465-471.

Romero, D., Olivero, J., Real, R. & Guerrero J.C. 2019. Applying fuzzy logic to assess the biogeographical risk of dengue in South America. Parasites & Vector 12: 428. doi:10.1186/s13071-019-3691-5

Shigesada, N., Kawasaki, K., 1997. Biological invasions in theory and practice. Oxford University Press, Oxford, Oxford Series in Ecology and Evolution.

Strayer, D. Challenges in Understanding the Functions of Ecological Heterogeneity Cap 20. 2008. En: Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes. Lovett, G., Turner, M., Jones, C. Weathers, K. Eds. Springer. New York, USA

Sosa, B., Romero, D., Fernández, G. & Achkar, M. 2018. Spatial analysis to identify invasion colonization strategies and management priorities in riparian ecosystems. Forest Ecology and Management 411: 195-02.2018.https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.039

Sosa, B., Chiale, C., Fernández, G. & Achkar, M. 2015. Potencialidad de las imágenes satelitales de alta resolución en la detección de especies leñosas invasoras I° Simposio de Geografía del Cono Sur. Montevideo. Uruguay.

Suarez, A., Holway, D. & Case, T. 2001. Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. PNAS 98 (3): 1095–1100. https://doi.org/10.1073/pnas.98.3.1095

Taucare-Rios, A., Bizama, G., Bustamante, R. 2016. Using Global and Regional Species Distribution Models (SDM) to Infer the Invasive Stage of *Latrodectus geometricus* (Araneae: Theridiidae) in the Americas. Environmental Entomology, 45(6): 1379–1385

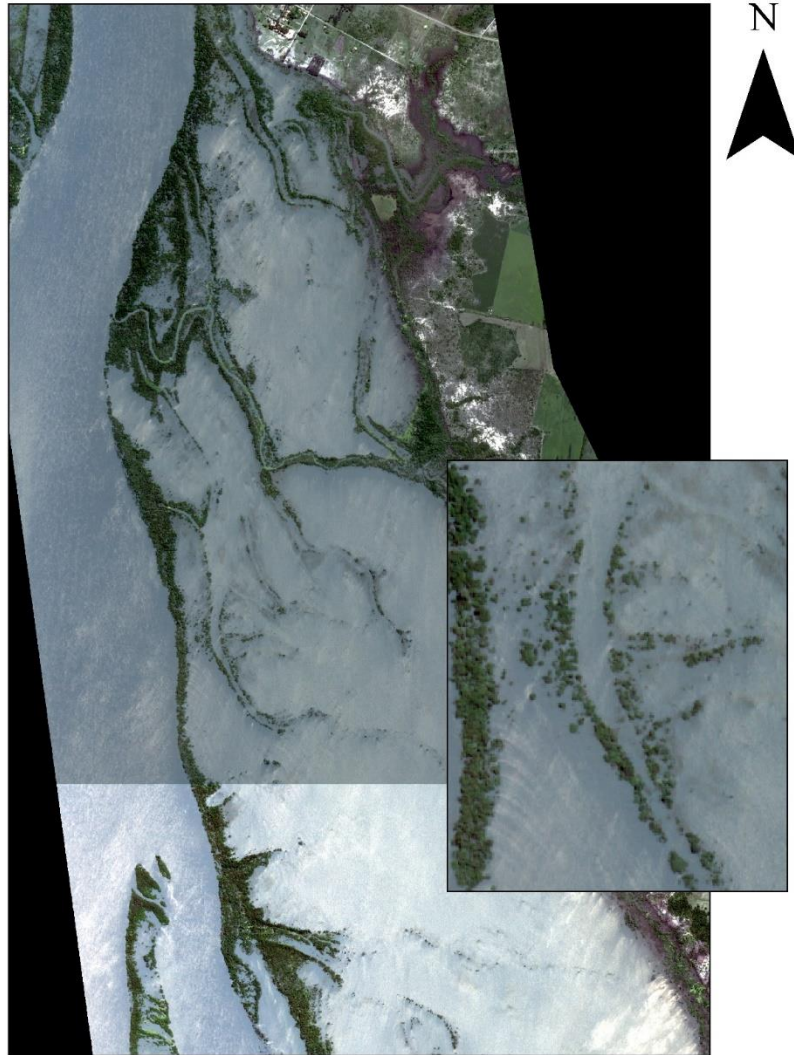
Walker, G., Robertson, M., Gaertner, M., Gallien, L. & Richardson, D. 2017 The potential range of *Ailanthus altissima* (tree of heaven) in South Africa: the roles

of climate, land use and disturbance. *Biol Invasions* 19, 3675–3690 (2017).  
<https://doi.org/10.1007/s10530-017-1597-8>

Zedler, J. & Kercher, S. 2004. Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23(5):431–452.

## ANEXO 1

### INUNDACIÓN EN EL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS E ISLAS DEL RÍO URUGUAY



Inundación en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay durante el mes de Noviembre de 2002. Imagen Satelital multiespectral de Quick Bird con una resolución de 2,4m.

## ANEXO 2

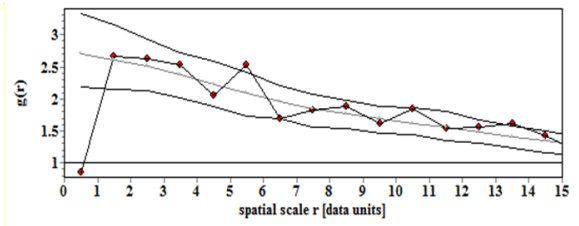
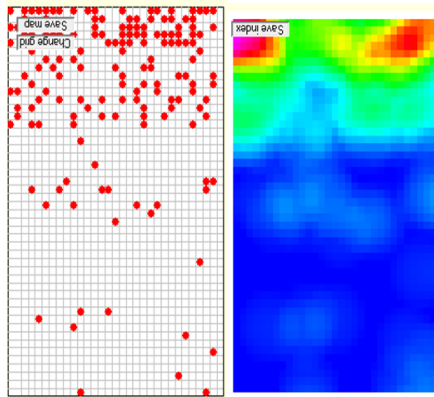
### **PATRÓN DE PROPAGACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE *G. TRIACANTHOS* Y PROPAGACIÓN ESTRATIFICADA**

La utilización de la función de intensidad sobre los resultados de las simulaciones permitió visualizar el patrón de propagación espacial de *G. triacanthos*. Luego de los 20 años de transcurrida la invasión su frente de avance se extiende desde la zona en la que fue inicialmente plantado sobre su región adyacente y desarrolla un nuevo parche en el área que coincide con la zona de condiciones ambientales favorables. A los 60 años desde el inicio de la simulación se observa además la formación de un nuevo parche en la zona de acumulación de propágulos (borde de acumulación de la pantalla) que corresponde con la zona de condiciones ambientales desfavorables. Este patrón se repite en las 10 simulaciones realizadas.

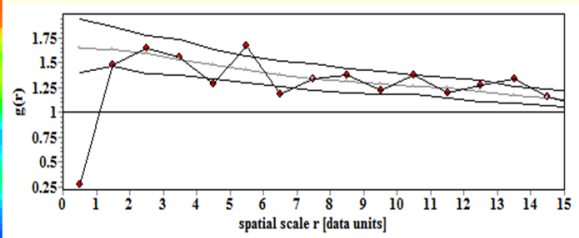
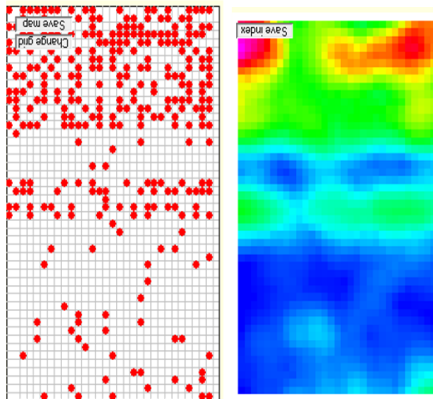
Ver metodología en el capítulo 3.

# Simulación 1

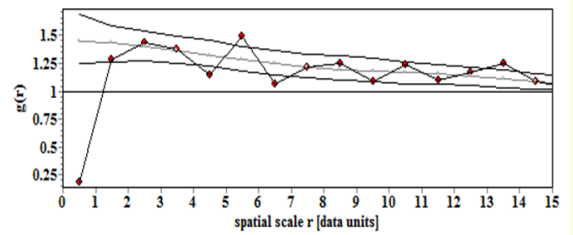
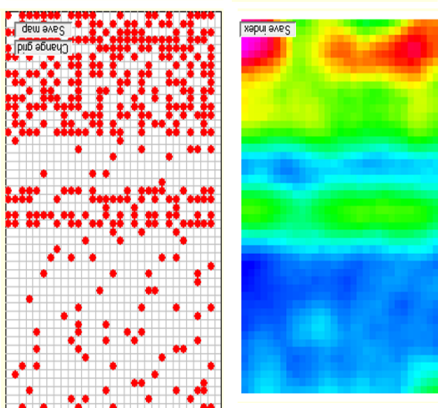
Step\_20



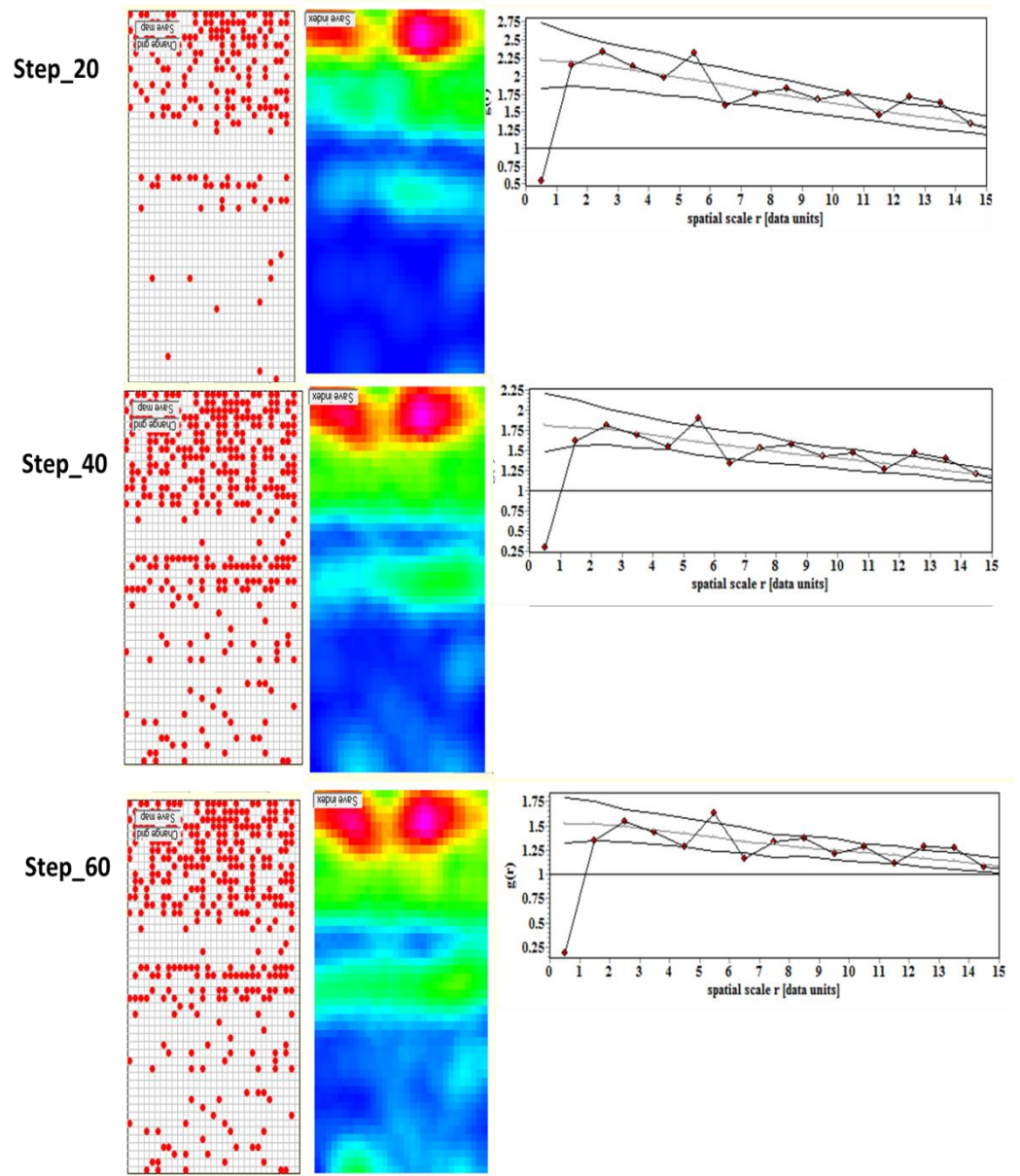
Step\_40



Step\_60

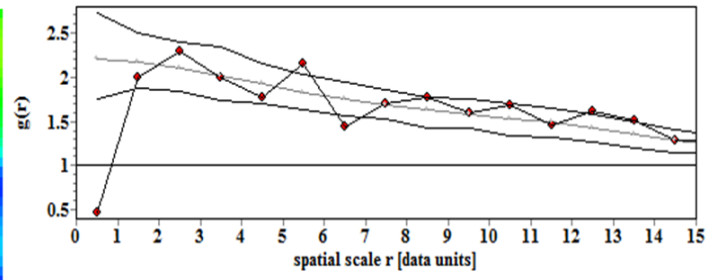
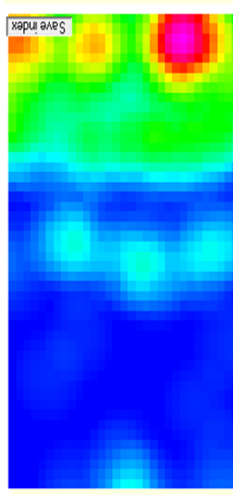
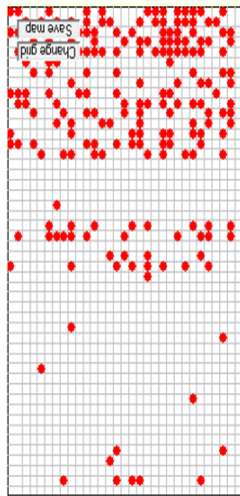


## Simulación 2

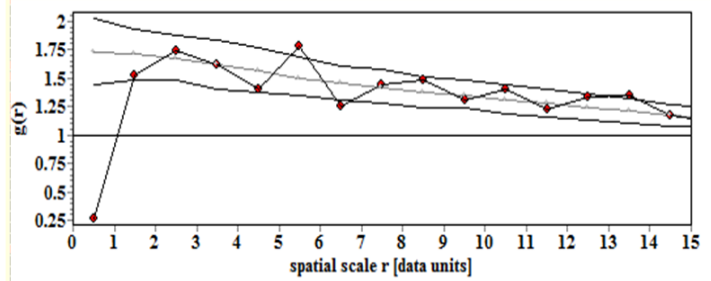
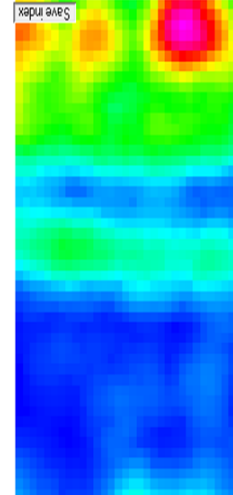
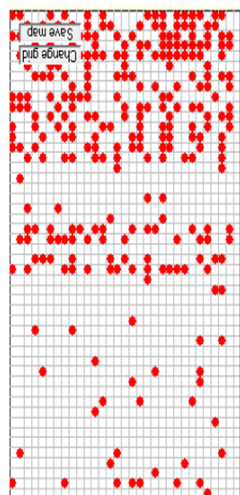


### Simulación 3

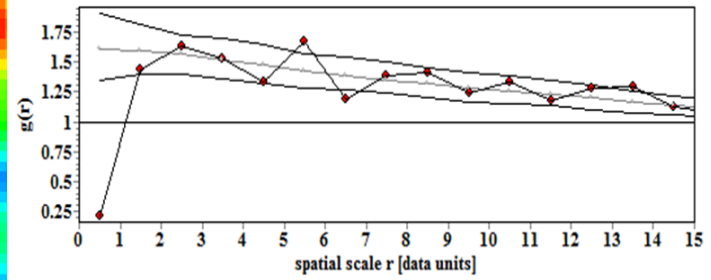
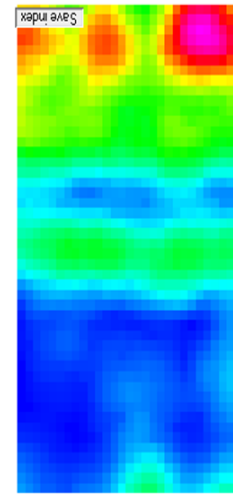
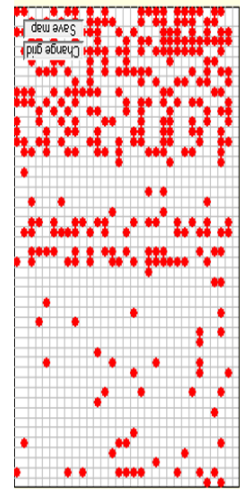
Step\_20



Step\_40

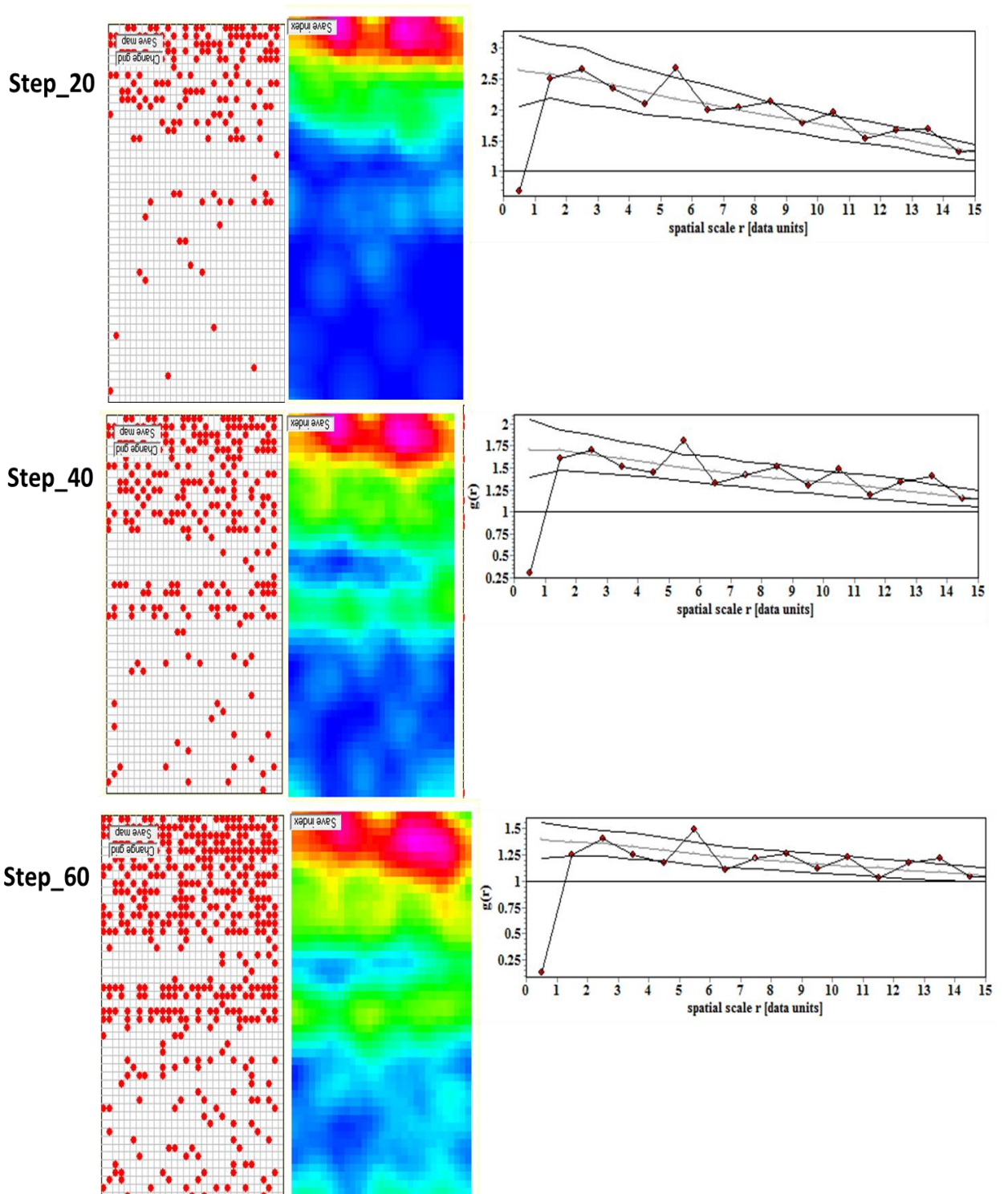


Step\_60



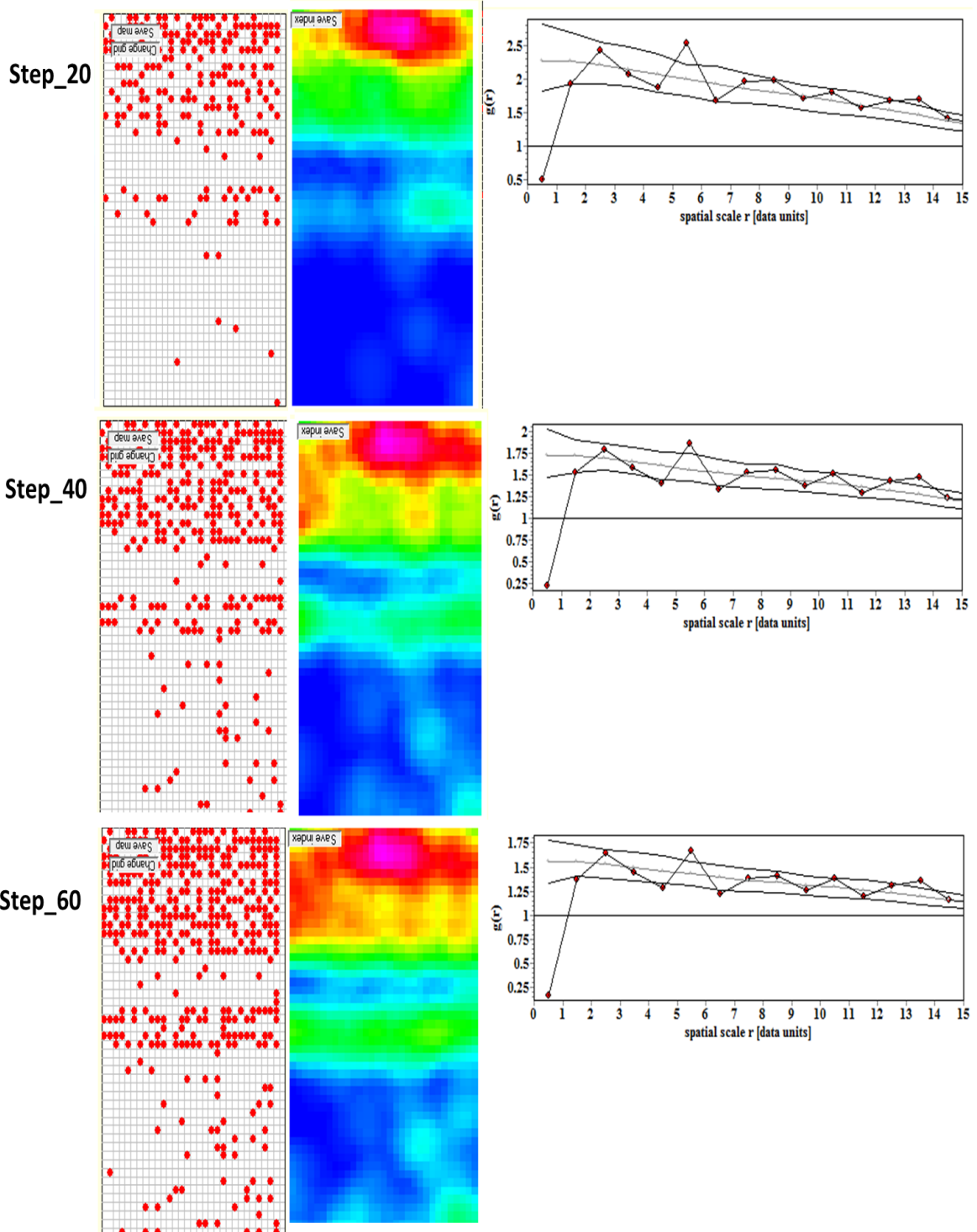


## Simulación 4

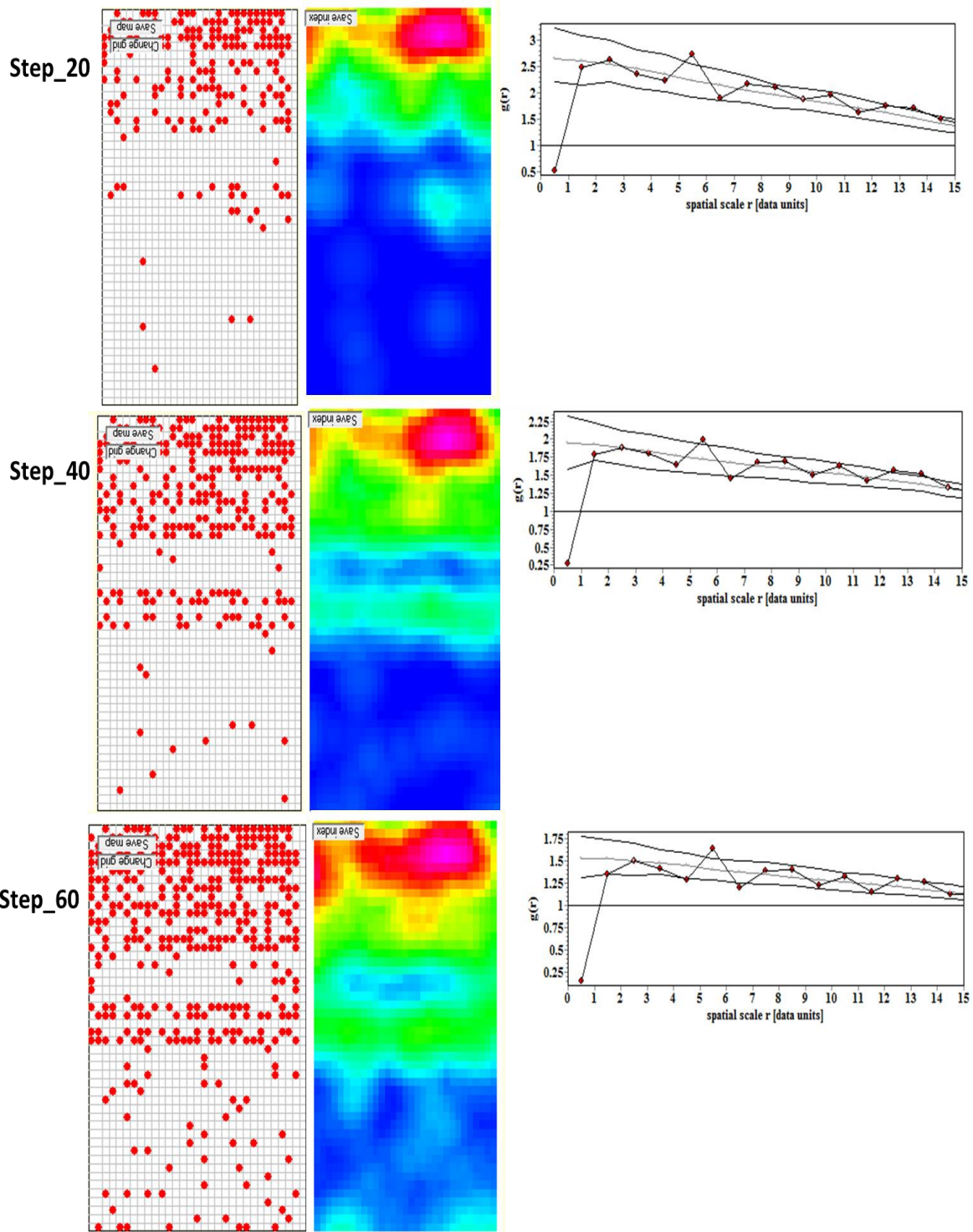




## Simulación 5

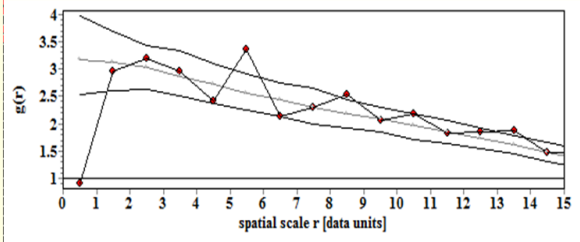
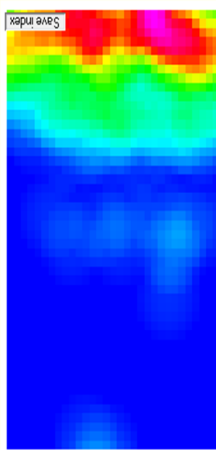
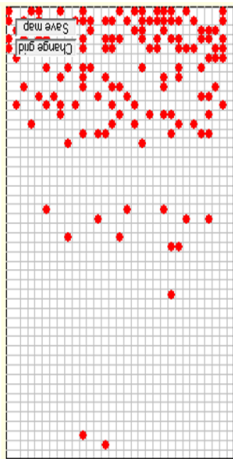


## Simulación 6

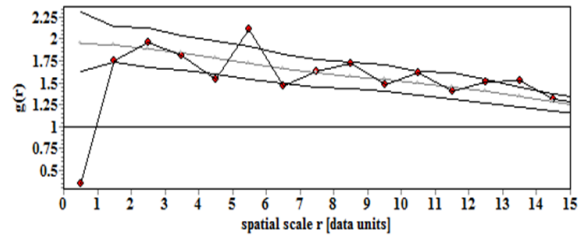
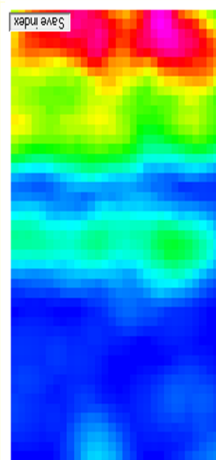
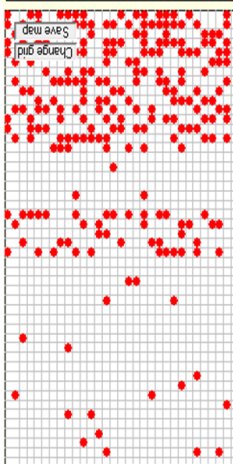


# Simulación 7

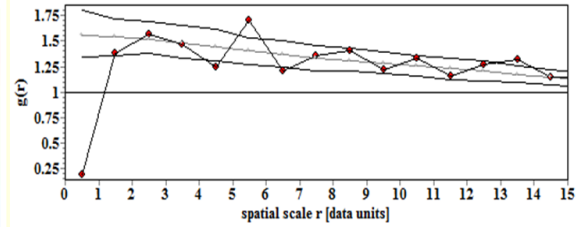
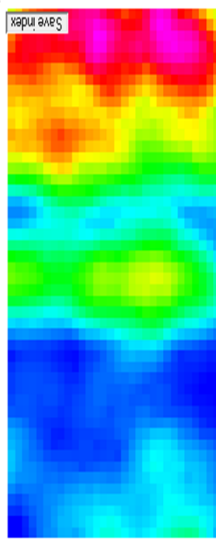
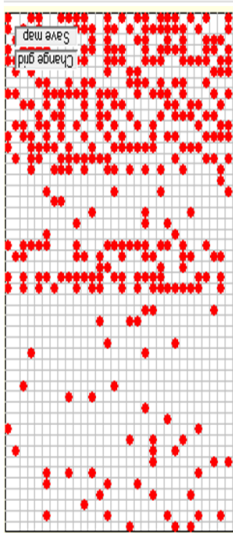
Step\_20



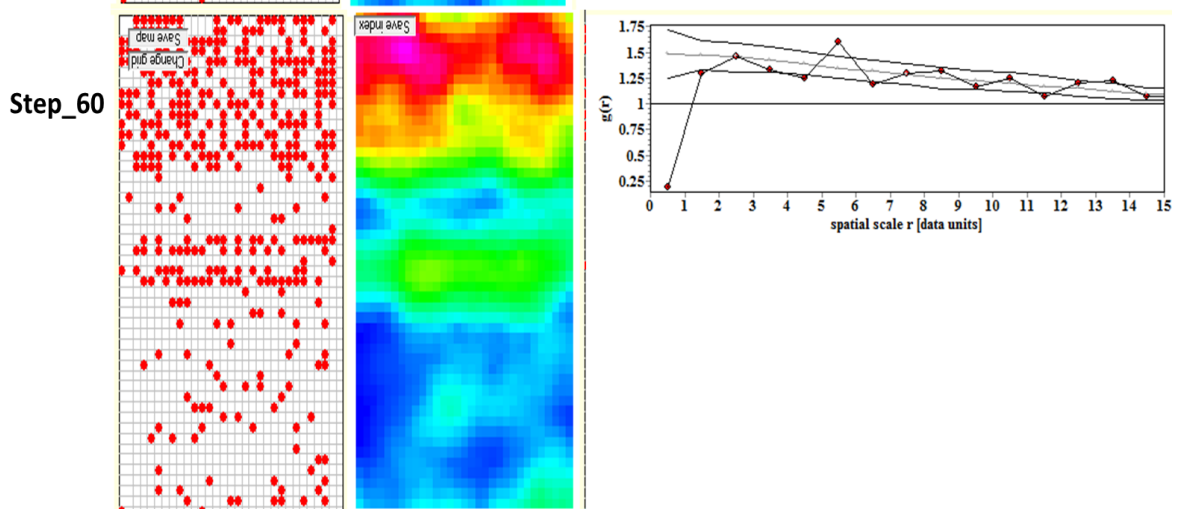
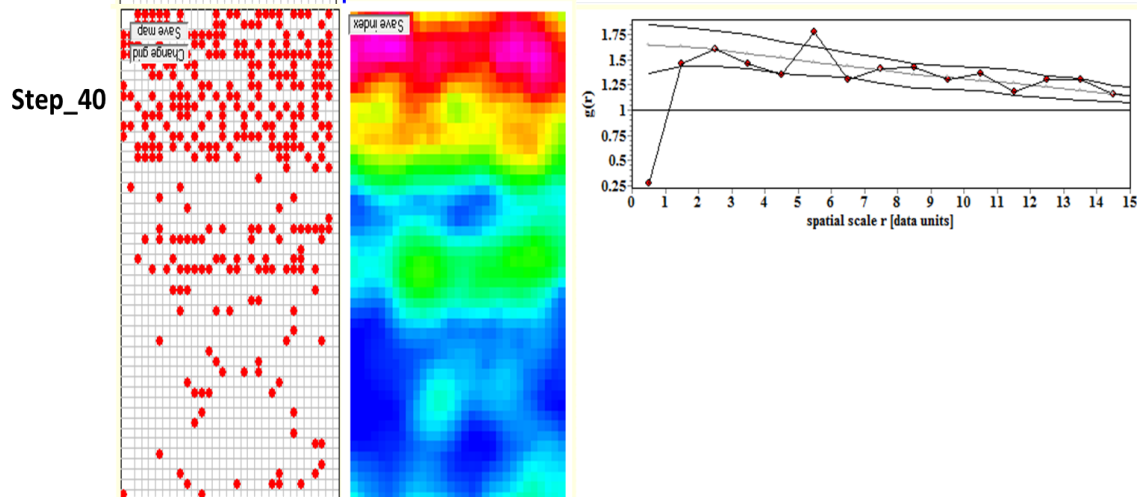
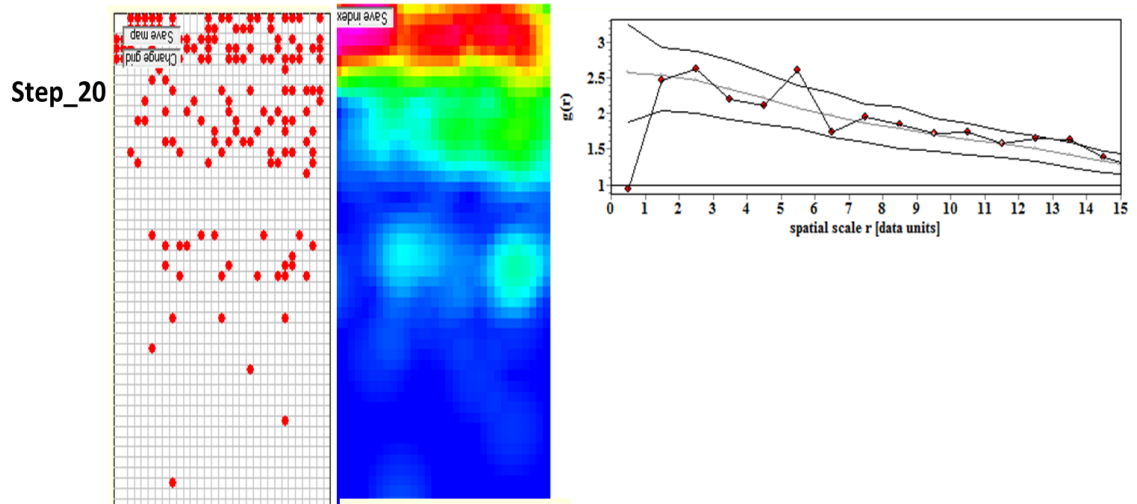
Step\_40



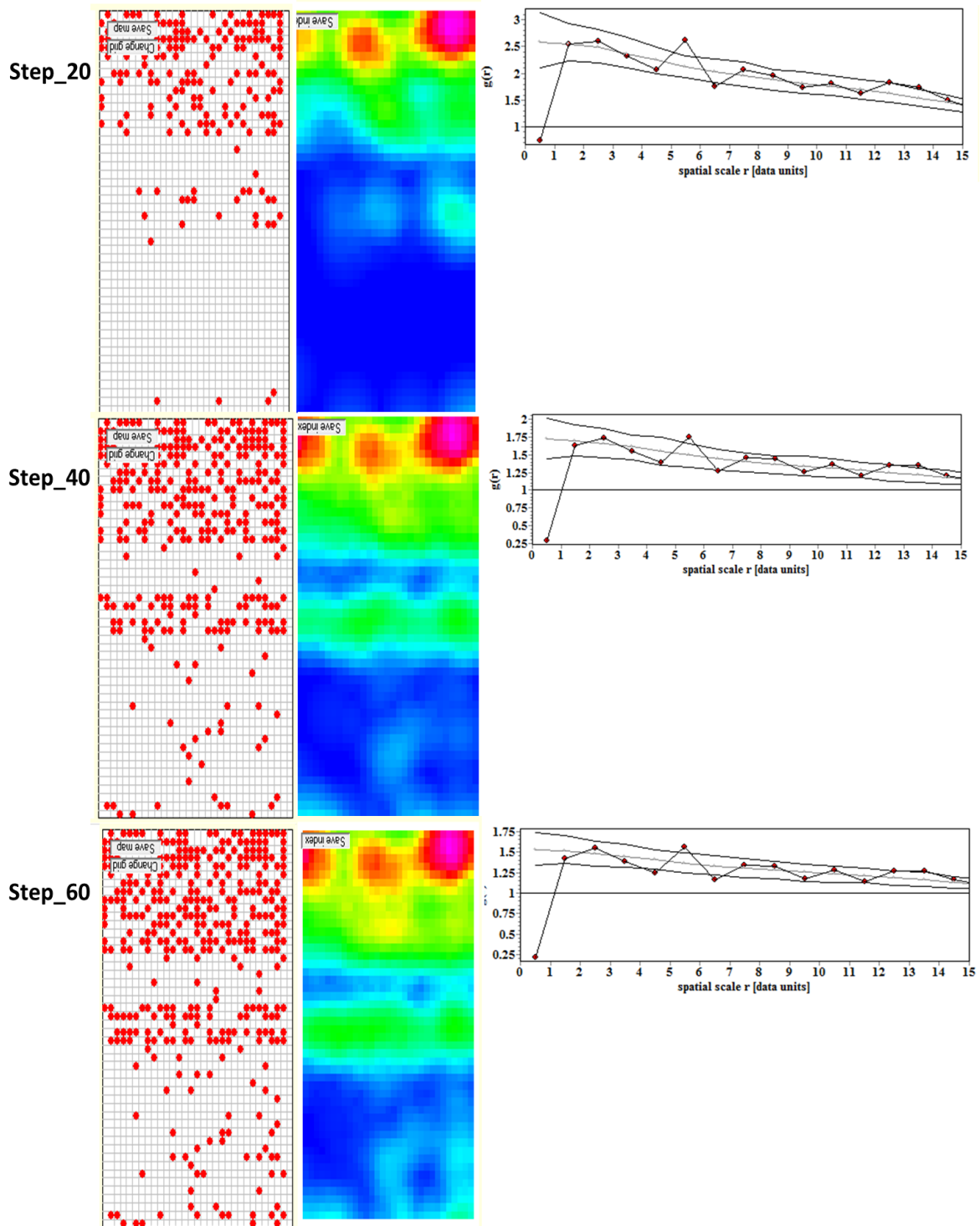
Step\_60



# Simulación 8

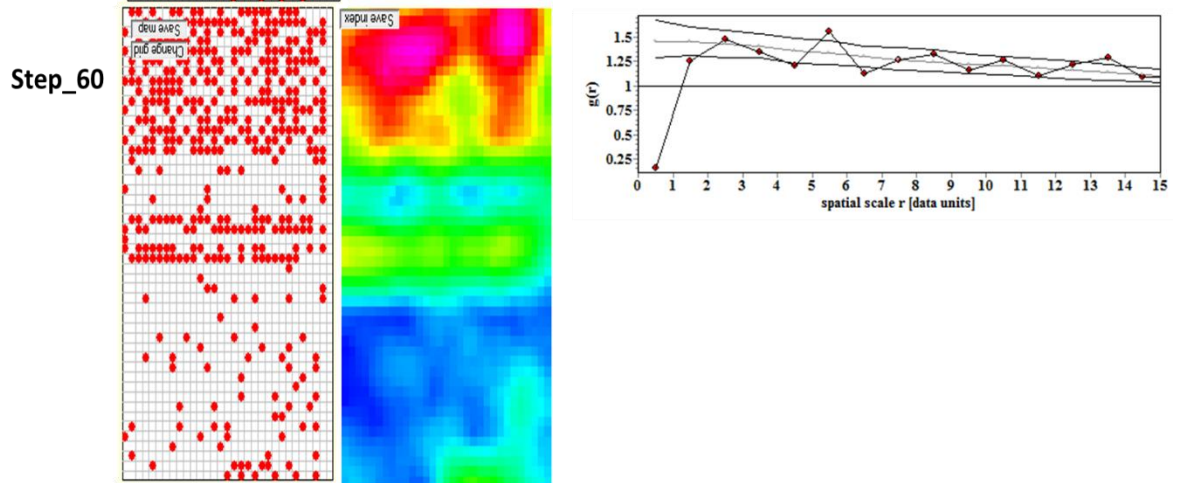
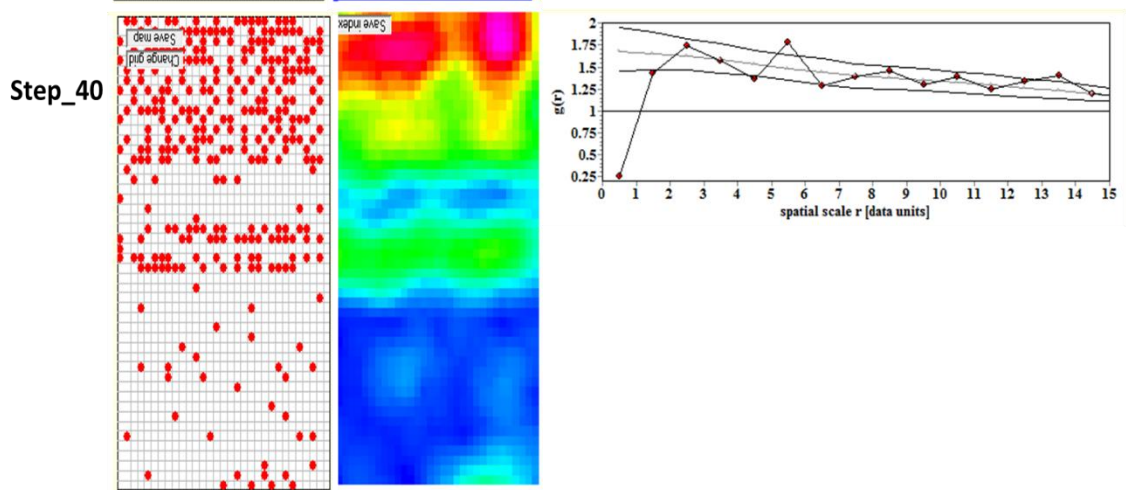
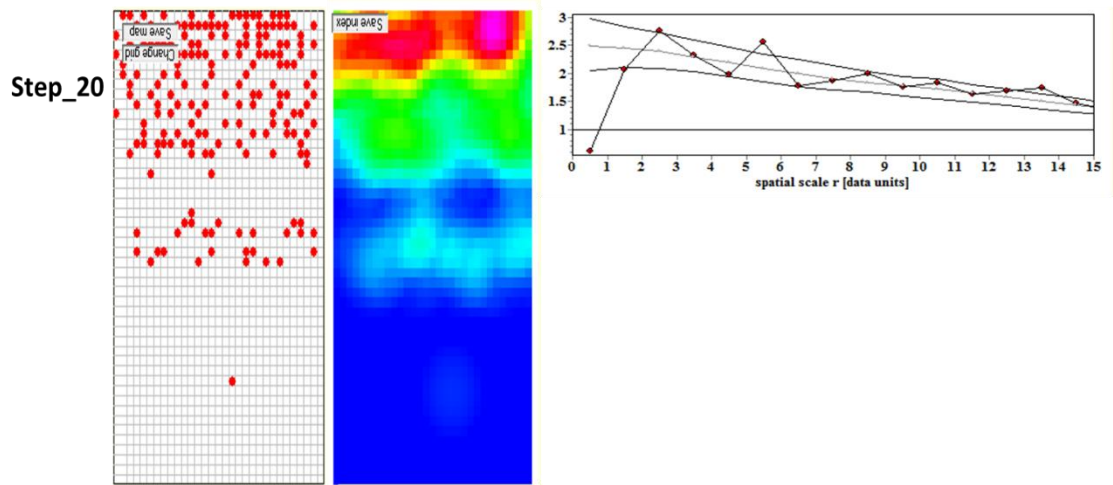


# Simulación 9





# Simulación 10



## ANEXO 3

### **ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD PARA EL MODELO DE PROPAGACIÓN DE *G. TRIACANTHOS* EN EL PARQUE NACIONAL ESTEROS DE FARRAPOS**

El análisis de sensibilidad constituye un paso necesario para evaluar la validez del modelo desarrollado; constituye una investigación sistemática que evalúa los efectos de realizar pequeñas modificaciones en los parámetros del modelo sobre los resultados del mismo.

En este trabajo se realizó el análisis de sensibilidad modificando los parámetros con mayor potencial de afectar los resultados del modelo en relación a los resultados obtenidos en el capítulo 3. En particular se evaluó:

#### **1. Modificación de probabilidades de sobrevivencia en estadios tempranos y su tiempo de transición.**

Se modificaron las probabilidades de sobrevivencia de plántulas o juveniles y de plántulas y juveniles en conjunto con las modificaciones en su tiempo de transición conformando un total de 24 escenarios (Tabla 1). Las probabilidades de sobrevivencia se modificaron en  $\pm 5\%$  y el tiempo de transición en + 1 año. La variable analizada fue la abundancia total al final de la simulación (70 años). Se realizaron un total de 15 repeticiones para cada escenario.

Tabla. 1. Escenarios definidos para el análisis de sensibilidad modificando probabilidad de sobrevivencia y tiempo de transición en las clases de talla plántulas y juveniles. Sob +: Incremento en la sobrevivencia en 5% con respecto al valor de calibración. Sob0. Valor de sobrevivencia en el modelo calibrado. Sob -. Reducción en la sobrevivencia en 5% con respecto al valor de calibración. T+ Incremento de un año en el tiempo de transición de plántula a juvenil. T0. Tiempo de transición de plántula a juvenil coincidente con el modelo calibrado. T-. Reducción de un año en el tiempo de transición de plántula a juvenil.

Clase de Talla	Sobrevivencia	Tiempo Transición	Escenario
Juv	Sob +	T0	1
		Tmas	2
		Tmenos	3
	Sob0	T0	4
		Tmas	5
		Tmenos	6
	Sob-	T0	7
		Tmas	8
		Tmenos	9
Plántula	Sob +	T0	10
		Tmas	11
		Tmenos	12
	Sob0	T0	13
		Tmas	14
		Tmenos	15
	Sob-	T0	16
		Tmas	17
		Tmenos	18
JuvPlantula	Sob+	T0	19
		Tmas	20
		Tmenos	21
	Sob-	T0	22
		Tmas	23
		Tmenos	24

La abundancia de adultos al final de la simulación queda definida por el tiempo de transición entre estadios y no por las probabilidades de sobrevivencia de los mismos. El análisis de cluster separa dos grupos; uno integra las simulaciones en las que se incrementó el tiempo de transición y el otro las simulaciones en las que esta variable no fue modificada (Figura 1). No se obtuvieron resultados en las simulaciones en las que se redujo el tiempo de transición ya que el programa NetLogo no pudo procesarlas debido al alto número de agentes (plántulas). Los grupos de simulaciones con mayor tiempo de transición presentaron menores valores en la abundancia total de adultos (Figura 1)



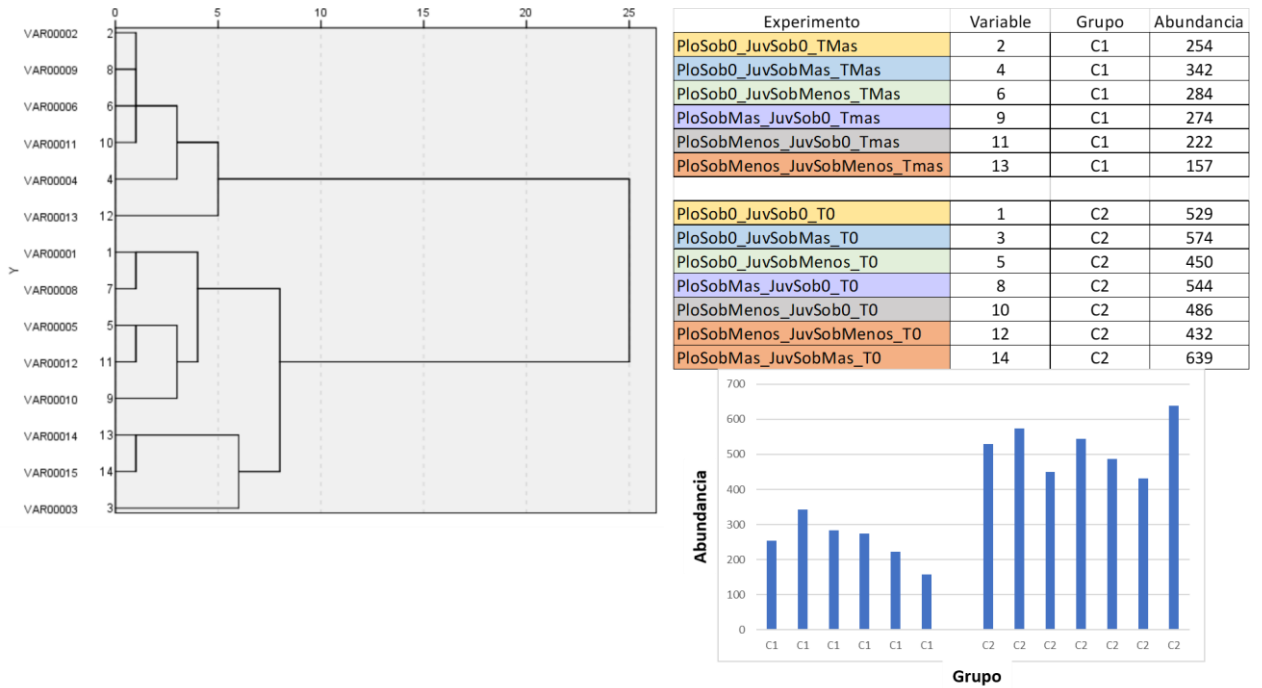


Figura 1. Resultado del análisis de sensibilidad para modificaciones en las probabilidades de sobrevivencia y tiempo de transición en las clases de talla plántulas y juveniles.

## 2.Modificación en las probabilidades de dispersión y las condiciones ambientales

Se modificaron las probabilidades de dispersión de los frutos incrementando y reduciendo en un 5% su probabilidad de permanecer cerca del adulto que le dio origen o dispersarse a algún lugar en los parches más altos simulando la dispersión por ganadería. Además, se evaluó el efecto de la dispersión con la variación en las condiciones ambientales. En este marco se realizaron un total de 9 escenarios (Tabla 2). Las probabilidades de dispersión se modificaron en un  $\pm 5\%$ ; los cambios en las condiciones ambientales se simularon mediante variaciones de  $\pm 5\%$  en la sobrevivencia de todas las clases de talla.

Se compararon las curvas de crecimiento poblacional construidas a partir de los valores medios de la abundancia de adultos y sus intervalos de confianza; el solapamiento en los intervalos de confianza indica la ausencia de variaciones significativas entre las curvas. Además, se analizó el patrón espacio-temporal de propagación al final de la simulación. Para ello se utilizó la función  $\lambda(\mathbf{x})$  y se evaluó su ajuste con un modelo de Poisson Heterogéneo (Ver Cap 3).

Tabla 2. Escenarios definidos para el análisis de sensibilidad modificando la dispersión y las condiciones ambientales.

Condiciones Ambientales	Dispersión	Escenario
Ambiente +	+	1
	0	2
	-	3
Ambiente 0	+	4
	0	5
	-	6
Ambiente -	+	7
	0	8
	-	9

En las simulaciones en las que no se modificaron las condiciones ambientales las variaciones en la probabilidad de dispersión no afecta las curvas de crecimiento (Figura 1). El patrón de propagación espacio-temporal coincide con el de propagación estratificada y es consistente con un modelo de Poisson Heterogéneo (Figura 2).

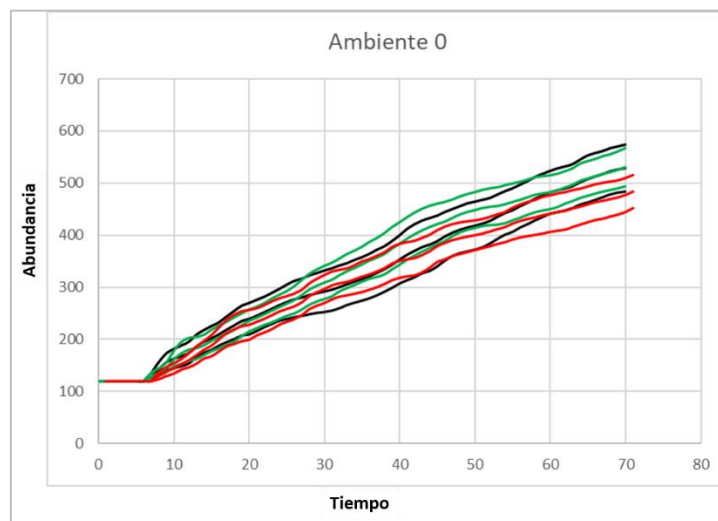


Figura 1. Curva de crecimiento de *G. triacanthos* cuando se modifica la probabilidad de dispersión y las condiciones ambientales se mantienen constantes. Negro: Parámetros para el modelo calibrado. Verde. Incremento en la dispersión. Rojo. Reducción en la dispersión

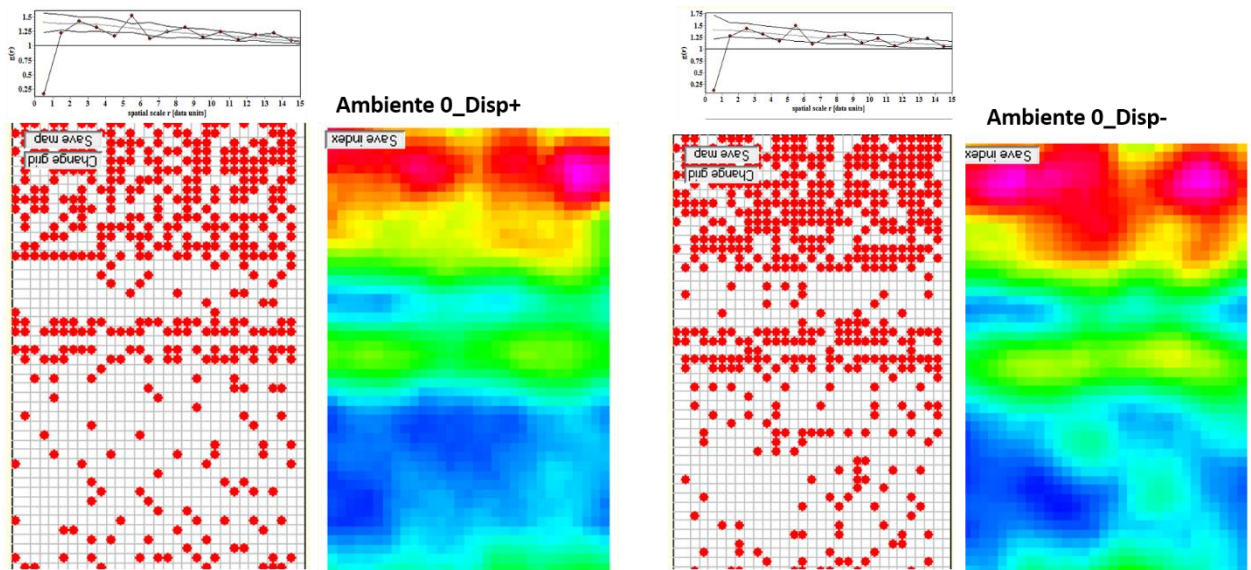


Figura 2. Patrón de propagación y ajuste a un modelo de Poisson Heterogéneo para modificaciones en la probabilidad de dispersión.

En las simulaciones en las que se mejoraron las condiciones ambientales se identifica una tendencia hacia valores más altos de abundancia en comparación con la curva de calibración, no obstante, se mantiene el solapamiento de los intervalos de confianza. Las curvas de las simulaciones con mejoras en las condiciones ambientales y variaciones en la probabilidad de dispersión presentan solapamiento entre sus intervalos de confianza, por lo que estas variaciones no afectarían las curvas de crecimiento (Figura 3). El patrón de propagación espacio-temporal coincide con el de propagación estratificada y es consistente con un modelo de Poisson Heterogéneo (Figura 4).

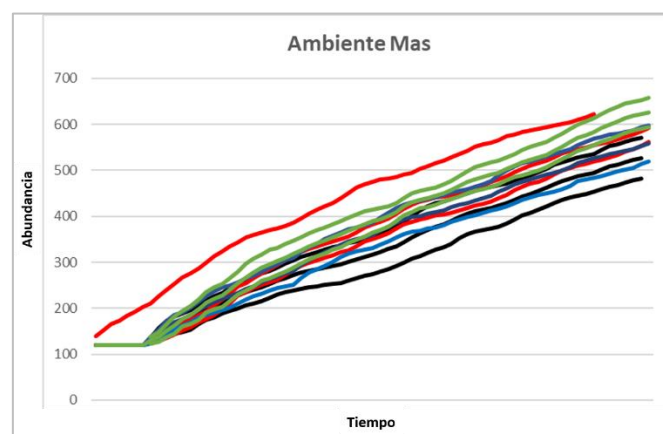


Figura 3. Curva de crecimiento de *G. triacanthos* cuando se modifica la probabilidad de dispersión y se mejoran las condiciones ambientales. Negro: Parámetros para el modelo calibrado. Verde. Incremento en la dispersión. Azul: Reducción en la dispersión. Rojo. No se modifica la dispersión.

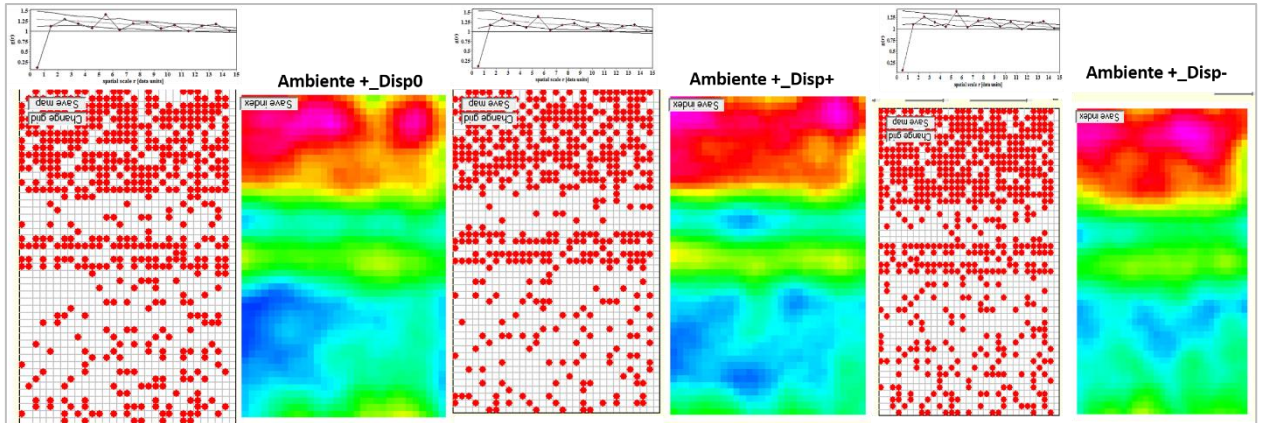


Figura 4. Patrón de propagación y ajuste a un modelo de Poisson Heterogéneo para modificaciones en la probabilidad de dispersión cuando se mejoran las condiciones ambientales.

Las simulaciones con condiciones ambientales desfavorables presentan valores más bajos de abundancia en comparación con la curva de calibración. Esta diferencia es significativa ya que los intervalos de confianza de la curva de calibración no se solapan con los intervalos de confianza de las curvas con condiciones ambientales menos favorables (Figura 5). Estas últimas curvas no son afectadas por la variación en las probabilidades de dispersión ya que sus intervalos de confianza se solapan (Figura 5). El patrón de propagación espacio-temporal coincide con el de propagación estratificada y es consistente con un modelo de Poisson Heterogéneo (Figura 6).

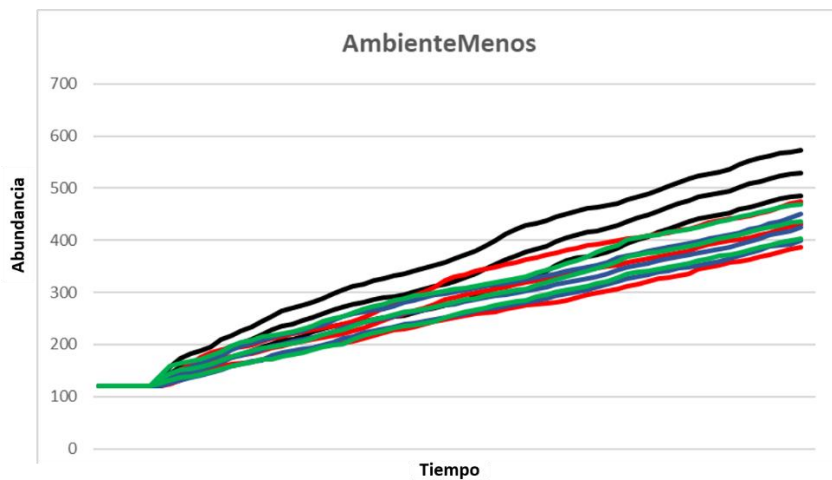


Figura 5. Curva de crecimiento de *G. triacanthos* cuando se modifica la probabilidad de dispersión en condiciones ambientales desfavorables. Negro: Parámetros para el modelo calibrado. Verde. Incremento en la dispersión. Azul: Reducción en la dispersión. Rojo. No se modifica la dispersión.

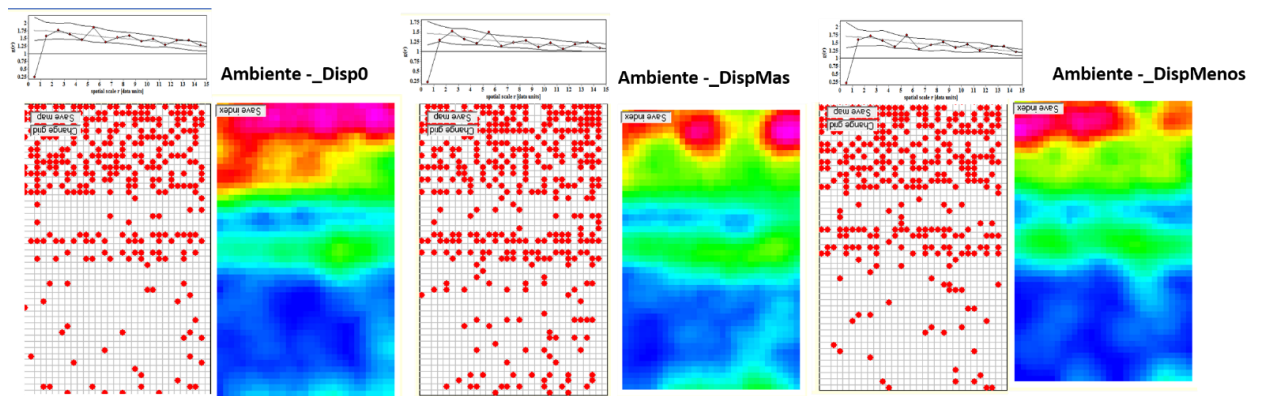


Figura 6. Patrón de propagación y ajuste a un modelo de Poisson Heterogéneo para modificaciones en la probabilidad de dispersión bajo condiciones ambientales desfavorables.

#### 4.Modificación en la magnitud de la inundación

Se modificó la forma de la función a partir de la cual se calcula la distancia de desplazamiento de los frutos y el porcentaje de mortalidad de frutos y plántulas durante los eventos de inundación. En el modelo calibrado este cálculo se realiza tomando al azar un número correspondiente a los días de inundación registrados en el período 2005-2013, en este modelo este valor corresponde a un número aleatorio definido por una función de Poisson con media el número de días de inundación registrado para el período analizado. Se realizaron dos grupos de simulaciones: simulaciones con ocurrencia aleatoria de inundación y simulaciones con presencia continua de inundaciones. Estas curvas se ajustaron a una recta y se compararon sus residuos mediante técnicas multivariadas (escalamiento multidimensional no métrico) (Cap 3).

Las curvas obtenidas mediante simulaciones con ocurrencia aleatoria de inundaciones presentan un patrón discontinuo, a diferencia de las curvas resultantes de las simulaciones con inundaciones constantes que presentan un patrón continuo (Figura 7). El análisis de los residuos de las curvas confirma este patrón. Los residuos de las curvas obtenidas en simulaciones con inundación permanente se encuentran en el centro del espacio de ordenación; los residuos de las curvas resultantes de simulaciones con ocurrencia aleatoria de inundaciones se ubican en los márgenes de este espacio (Figura 8). Cabe señalar que este patrón coincide exactamente con el detectado en el modelo calibrado (Capítulo 3).



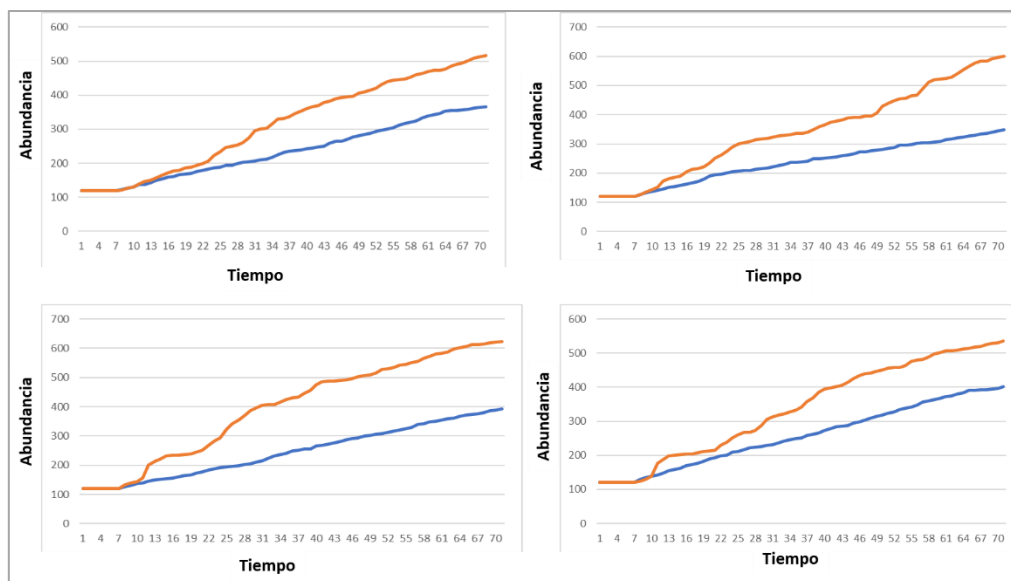


Figura 6. Curva de crecimiento de *G. triacanthos*. Naranja: Simulaciones con ocurrencia aleatoria de inundaciones. Azul: Simulaciones con ocurrencia permanente de inundaciones.

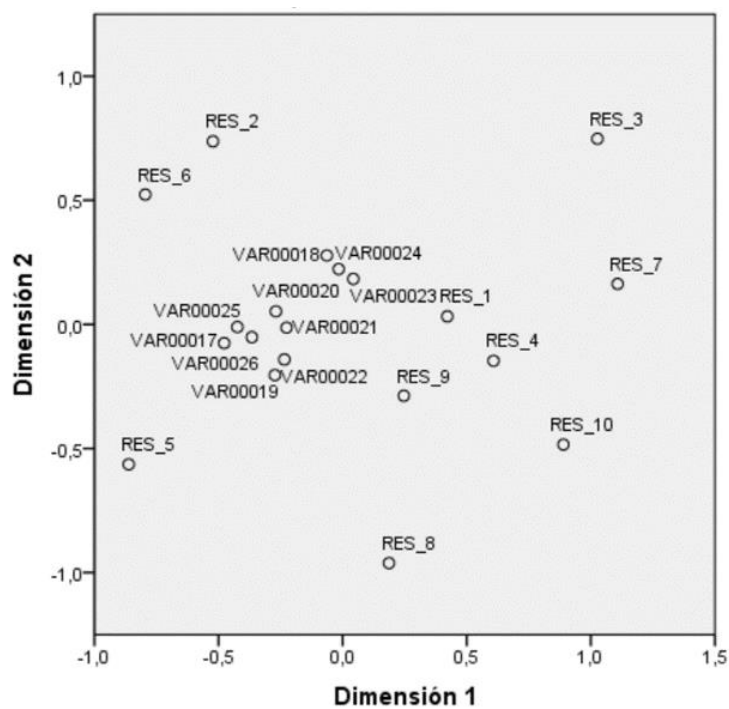


Figura 7. Resultados del análisis multidimensional no métrico para los residuos de las curvas resultantes de las simulaciones. Var. Residuos de curvas resultantes de simulaciones con inundación constante. RES. Residuos de curvas resultantes de simulaciones con inundación aleatoria.

## Conclusiones

- El tamaño poblacional al final de la simulación está determinado por el tiempo de transición entre los estadios tempranos que en forma indirecta afecta la sobrevivencia de los individuos (mayor tiempo de permanencia menor probabilidad de sobrevivencia). En este trabajo la disminución en el tiempo de permanencia carece de significado biológico. Es necesario considerar que el incremento en el tiempo de permanencia entre estadios enlentece el desarrollo del proceso invasivo. Los resultados de este trabajo indican que el proceso se encuentra en fase de expansión, estos resultados son consistentes con las observaciones de campo por lo que el tiempo de permanencia entre estadios puede considerarse válido para el análisis de este proceso invasivo en el área de estudio.
- Los cambios en las condiciones ambientales afectan levemente a la dinámica del proceso cuando se simulan ambientes menos favorables; en las simulaciones con ambientes favorables la dinámica no parece afectarse. Es importante señalar que pequeñas variaciones en la dispersión no afectan la dinámica del proceso, ni su patrón de propagación, ni su ajuste con un modelo de Poisson Heterogéneo.
- Cuando la magnitud del proceso de inundación se define en base a una función de Poisson la dinámica de inundación presenta un patrón discontinuo si las simulaciones se realizan con ocurrencia aleatoria de inundaciones y continuo en curvas resultantes de simulaciones con ocurrencia continua de inundaciones. Cabe señalar que estos resultados coinciden con los obtenidos con el modelo calibrado.

Los resultados del análisis de simulación no presentaron variaciones relevantes en relación a los resultados presentados en este trabajo (Capítulo 3) aportando elementos que permiten asumir la validez del modelo elaborado.