



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

**Aspectos ecológicos y fisiológicos del
control de la invasora *Gleditsia
triacanthos* L. en un bosque ribereño del
Río Santa Lucía**

Fabián DEL GIORGIO FIGUEROLA

Magíster en Ciencias Agrarias
opción Ciencias Vegetales

Octubre 2024

**Aspectos ecológicos y fisiológicos del
control de la invasora *Gleditsia
triacanthos* L. en un bosque ribereño del
Río Santa Lucía**

Fabián DEL GIORGIO FIGUEROLA

Magíster en Ciencias Agrarias
opción Ciencias Vegetales

Octubre 2024

Página de aprobación

Tesis aprobada por el tribunal integrado por el Ing. Agr. (Dr.) Oscar Blumetto, la Lic. Biol. (Dra.) Beatriz Sosa, y el Lic. Biol. (Dr.) Alejandro Brazeiro, el 24 de setiembre de 2024. Autor/a: Ing. Agr. Fabián Del Giorgio Figuerola. Directora: Lic. Bio. (Dra.) Carolina Toranza, Codirector/a Ing. Agr. (Dr.) Jaime González Talice.

Dedico este trabajo a mi difunto padre, Edgardo Américo Del Giorgio, quien fuese un gran estímulo, ejemplo de resiliencia y trabajo para mí, impulsándome a buscar lo que yo quería hacer y apoyándome siempre en las buenas decisiones; y a mi madre en vida, cuyo nombre reservo, siempre con timón firme, dando su ejemplo de perseverancia también en las difíciles.

Agradecimientos

Por la posibilidad de realizar mi formación docente dentro del área que me apasiona, agradezco a la Universidad de la República y Facultad de Agronomía, la Comisión Académica de Posgrado, la Unidad de Posgrados y Educación Permanente de Fagro, por la gestión de los procesos administrativos y la revisión de este documento de tesis. A las compañeras de Biblioteca por su colaboración en mis múltiples búsquedas.

A todas las personas de Facultad de Agronomía que de una u otra forma colaboraron o me aportaron algo en este proceso, muchas gracias.

A mi directora de tesis, Carolina Toranza, por orientarme en cada etapa de realización del trabajo, por estimularme a encarar nuevos desafíos y por el continuo apoyo en mi formación docente, eternamente gracias.

A mi co-director de tesis Jaime González, por apoyar, guiar y aportar a las discusiones siempre, por estimular mi desarrollo personal desde el comienzo, gracias, Jaime.

A mis compañeros del Departamento Forestal (Fagro-Udelar) que me motivaron o auxiliaron en diferentes etapas de la maestría; Gabriela Jolochin, Pablo Hernández, Andrés Baietto, Rodrigo Aguiar, Franco Schinatto, Julia Saenz, Eugenia Campón, por su ayuda en algún momento de este trabajo, también a Rita Forastier y, en especial, a Juan Cabris (Q.E.P.D.), eternamente gracias.

A Líber, Lulo y Héctor de la Intendencia de Canelones, y Marcelo Iturburu del Ministerio de Ambiente, y al Sr. Iván Grela González (ex docente del Departamento Forestal), muchas gracias.

A Marianela (una vecina de Picada Alaniz), por auxiliarme un día que me quedé sin agua en un año de sequía para continuar labores de campo, por su buena disposición y amabilidad, eternamente gracias.

A Enrique Morelli y Mathías Jabs, por interesarse en los coleópteros que encontré en Picada Alaniz, por su buena onda y voluntad, por el buen recibimiento en Facultad de Ciencias-UdelaR, muchas gracias.

A todas las personas que me incentivaron en algún momento durante este proceso, eternamente gracias.

Tabla de contenido

	página
Página de aprobación.....	III
Agradecimientos.....	V
Resumen.....	X
Summary.....	XI
Eco-physiological aspects on <i>Gleditsia triacanthos</i> L. invasive tree control in a riparian forest of the Santa Lucía river.....	XI
1. Introducción general.....	1
1.1. Antecedentes del área protegida Picada Alaniz.....	3
1.2. Control químico y hormonal en leñosas.....	4
1.3. Preguntas, hipótesis, predicciones y objetivos.....	6
2. Control químico y hormonal de <i>Gleditsia triacanthos</i> L. en un bosque ribereño de la Provincia Pampeana.....	9
2.1. Resumen.....	9
2. Chemical and hormonal control of <i>Gleditsia triacanthos</i> L. in a riparian forest of the Pampean Province.....	10
2.2. Abstract.....	10
2.3. Introduction.....	11
2.3.1. Implications of <i>G. triacanthos</i> reproduction for its control.....	12
2.3.2. Auxin herbicides for tree control.....	13
2.3.3. Background on <i>G. triacanthos</i> control.....	15
2.3.3.1. Natural control agents.....	15
2.3.3.2. Herbicide applications methods.....	16
2.3.3.3. Cultural and chemical control of <i>G. triacanthos</i> in Uruguay.....	17
2.3.4. Background for gibberellins application during flowering response.....	19
2.3.5. Hypothesis and objectives.....	19
2.4. Materials and methods.....	21
2.4.1. Study area.....	21

2.4.2. Tree selection method.....	22
2.4.3. Herbicide injection application methodology.....	23
2.4.4. Gibberellic acid application methodology.....	24
2.4.5. Data analysis.....	27
2.5. Results.....	27
2.5.1. Control effectiveness on <i>G. triacanthos</i> adults according to application season for herbicide injection trial.....	27
2.5.2. <i>G. triacanthos</i> fruiting response to gibberellic acid application in flowering.....	28
2.6. Discussion and conclusions.....	30
2.7. Bibliography.....	36
2.8. Annexes chapter 2.....	44
2.8.1. Location of Picada Alaniz and associated soils.....	44
3. Caracterización de la regeneración de la invasora <i>Gleditsia triacanthos</i> L. y arbóreas nativas en un bosque ribereño.....	46
3.1. Resumen.....	46
Characterization of <i>Gleditsia triacanthos</i> L. invasive tree regeneration and native trees in a riparian forest.....	47
3.2. Summary.....	47
3.3. Introducción.....	48
3.3.1. Evaluación de la regeneración de <i>G. triacanthos</i> en zona riparia.....	48
3.3.1.1. Regeneración de <i>G. triacanthos</i> bajo tres tipos de dosel: gleditsia viva, seca y bosque nativo.....	49
3.3.1.2. Regeneración en zonas de acumulación de legumbres.....	50
3.3.1.3. Regeneración sobre bostas de ganado bovino y equino.....	51
3.3.2. Regeneración de arbóreas nativas en Picada Alaniz bajo <i>Gleditsia</i> viva, seca y bosque nativo.....	51

3.4. Materiales y métodos.....	54
3.4.1. Fuentes de propágulos y regeneración de <i>G. triacanthos</i> en Picada Alaniz	54
3.4.2. Regeneración de arbóreas nativas en el contexto de invasión por <i>G. triacanthos</i> Picada Alaniz.....	55
3.4.3. Análisis de datos.....	55
3.5. Resultados.....	57
3.5.1. Regeneración de propágulos de <i>G. triacanthos</i>	57
3.5.1.1. Regeneración de propágulos de tipo lluvia directa bajo dosel de bosque nativo, dosel de <i>G. triacanthos</i> vivas y secas.....	57
3.5.1.2. Regeneración de propágulos por “inundación” bajo dosel nativo...59	
3.5.1.3. Regeneración de propágulos en bostas de bovinos y equinos.....61	
3.5.1.4. Comparación entre densidades de regenerantes de <i>G. triacanthos</i> . 62	
3.5.2. Regeneración de arbóreas nativas bajo los doseles GV, GS y BN.....63	
3.5.2.1. Abundancia, densidad y altura de regenerantes nativos.....63	
3.5.2.2. Distancia de regeneración mínima y máxima de arbóreas nativas. .65	
3.5.2.3. Comparación entre distancias de regenerantes arbóreas nativas vs regenerantes de <i>G. triacanthos</i> bajo los tres doseles.....66	
3.5.2.4. Riqueza de regenerantes arbóreas nativas bajo los tres doseles.....67	
3.6. Discusión y conclusiones.....	72
3.6.1. Regeneración de <i>Gleditsia triacanthos</i>	72
3.6.2. El efecto de las diferentes fuentes de propágulo en la invasión.....75	
3.6.3. Regeneración de arbóreas nativas en el contexto de invasión.....78	

3.7. Bibliografía.....	82
4. Discusión general.....	90
4.1. Propuesta de estrategia de control de <i>G. triacanthos</i>	98
4.2. Variables sin explorar sobre el control de la invasión de <i>G. triacanthos</i> . .	99
5. Conclusiones generales.....	101
6. Bibliografía general.....	104
7. Anexos.....	120
7. 1. Invasiones biológicas: ecología de la invasión.....	120
7.2. La vegetación de bosques ribereños y las hipótesis de las invasiones biológicas.....	123
7.3. Biología y reproducción de <i>Gleditsia triacanthos</i> L.....	125

Resumen

Las invasiones biológicas son uno de los principales componentes del cambio global y en Uruguay son un fuerte desafío para la conservación y gestión de bosques nativos. *Gleditsia triacanthos* L. es una arbórea exótica, invasora en Uruguay, que invade ecosistemas fluviales, en particular los bosques ribereños. Existen antecedentes de control químico de *G. triacanthos*, pero el manejo de la especie requiere integrar y comprender su dinámica poblacional, sus características fisiológicas, germinación y establecimiento, para lograr mayor efectividad en el control. Sumado al control químico, dado que *G. triacanthos* es polígamo dioica y conociendo efecto inhibitorio de ciertas giberelinas, surge la interrogante respecto de la inhibición hormonal de la fructificación para disminuir su carga de propágulos, controlando gradualmente adultos de *G. triacanthos* y sus germinantes. El objetivo general es contribuir al desarrollo de una estrategia de manejo integrado, que una aspectos fisiológicos y ecológicos de la arbórea exótica invasora *Gleditsia triacanthos*. El trabajo se compone de un estudio de control químico que evaluó aspectos fisiológicos, y un estudio de la regeneración que evaluó aspectos ecológicos. Los árboles inyectados con herbicida en primavera tuvieron mayor mortalidad (90 %) que los tratados en otoño (76 %), y los árboles testigo no tuvieron mortalidad. El 75 % de los árboles inyectados con GA3 en floración, mostraron una inhibición total de la fructificación. *G. triacanthos* regeneró menos bajo el bosque nativo (BN) que bajo *Gleditsia* viva (GV) o seca (GS). La regeneración de arbóreas nativas fue menor bajo GS que bajo GV y BN. La riqueza de arbóreas nativas fue menor bajo GS. La inyección de herbicida en primavera aumenta la eficiencia de aplicación del herbicida y reduce el impacto medioambiental. La inhibición de la fructificación por GA3 es una nueva herramienta para gestión de árboles invasores con alta capacidad de producción de propágulos. El dosel GV permite la regeneración de arbóreas nativas. Es deseable esperar que regeneren las arbóreas nativas antes de cortar *G. triacanthos*.

Palabras clave: inhibición de la fructificación, época inyección herbicida, regeneración arbóreas nativas; árbol invasor nodriza

Summary

Eco-physiological aspects on *Gleditsia triacanthos* L. invasive tree control in a riparian forest of the Santa Lucía river

Biological invasions are one of the main components of global change and in Uruguay they are a strong challenge for the conservation and management of native forests. *Gleditsia triacanthos* L. is an exotic tree with a high invasive capacity in Uruguay, which invades river ecosystems, particularly riparian forests. There are antecedents of chemical control of *G. triacanthos*, but the management of the species requires integrating and understanding its population dynamics, physiological characteristics, germination and establishment, in order to achieve greater effectiveness in control. In addition to chemical control, given that *G. triacanthos* is polygamous dioecious and knowing the inhibitory effect of certain gibberellins, the question arises regarding the hormonal inhibition of fruiting to reduce its propagule load, and gradually control adult trees of *G. triacanthos* and their germinants. The overall objective is to study the characteristics of *G. triacanthos* propagule establishment, the effect of the presence of adults on native regenerants, the application of a herbicide at the time of greatest effectiveness on *G. triacanthos* adult mortality, and the effect of a hormone to inhibit the propagule load of the invader. Trees injected with herbicide in the spring had higher mortality (90%) than those treated in the fall (76%) and control trees had no mortality. 75% of trees injected with GA3 on flowering showed total fruiting inhibition. *G. triacanthos* regenerated less under native woods (NW) than under live (AG) or dry (DG) *Gleditsia*. Native tree regeneration was lower under DG than under AG and NW. Native tree richness was lower under DG. Spring herbicide injection increases herbicide application efficiency and reduces environmental impact. Fruiting inhibition by GA3 is a new tool for management of invasive trees with high propagule production capacity. The AG canopy allows regeneration of native trees. It is desirable to wait for native trees to regenerate before cutting *G. triacanthos*.

Key words: fruiting inhibition, herbicide injection time, native tree regeneration; invasive nurse tree

1. Introducción general

El establecimiento de especies no nativas conocido por invasiones biológicas (IIBB) constituye un conjunto de procesos espacial y temporalmente continuos, que abarcan las fases de transporte, establecimiento y propagación (Sakai et al., 2001). Las IIBB son uno de los principales componentes del cambio global (Vitousek et al., 1997) y en Uruguay han sido identificadas como el mayor desafío para la conservación y gestión de bosques nativos (MVOTMA-MRREE, 2016; DGF-MGAP, 2018). La etapa de propagación o expansión demográfica determinará en última instancia el impacto de un invasor en un entorno nuevo (Hufbauer y Torchin, 2007). Para Hufbauer y Torchin (2007), las expansiones demográficas exitosas de especies introducidas pueden abarcar cambios dentro de los individuos, como el aumento del tamaño o la fecundidad, y dentro de las poblaciones, tener cambios en el aumento de la densidad y la distribución geográfica. Según estos autores, la detección de lo anterior está limitado por tres aspectos que dificultan la medición del impacto: (1) no todas las poblaciones de una especie invasora exhibirán los mismos patrones demográficos, con algunas expandiéndose rápidamente o alcanzando altas densidades, y otras permaneciendo pequeñas; (2) las especies invasoras pueden no tener impactos ecológicos, ambientales y económicos donde invaden, ya que, si bien los diferentes impactos generalmente están vinculados, en algunos casos las especies introducidas pueden tener efectos ecológicos y ambientales negativos o positivos significativos, al tiempo que tienen efectos económicos positivos o negativos; y (3) la falta de líneas de base con las que contrastar los cambios asociados con la invasión.

Existe un amplio consenso de que las plantas exóticas invasoras (PEI) pueden ser una amenaza a las especies nativas de una zona, sus comunidades y ecosistemas, en muchas partes del mundo (Lockwood et al., 2013). Las PEI pueden i) alterar los ciclos y funciones del ecosistema que invaden (Kumar Rai y Singh, 2020), ii) hibridar con especies nativas (Ellstrand y Schierenbeck, 2000), o iii) promover otras especies exóticas (Lockwood et al., 2013). La capacidad de transporte humano ha aumentado de forma exponencial en los últimos siglos, lo cual se acompañó con una movilización global de la biota y disparó la incidencia de las invasiones biológicas

(Gordon, 1998; Kareiva et al., 2007). La evidencia teórica y empírica indica que las especies con mayor éxito invasor tendrían una o más de las siguientes características: 1) mecanismos efectivos de reproducción y dispersión; 2) capacidad competitiva superior a la de especies nativas en el sistema original o modificado; 3) pocos o ningún herbívoro o patógeno, especialmente en comunidades controladas por herbívoros; 4) capacidad para ocupar un nicho vacante; 5) capacidad de alterar el sitio cambiando significativamente la disponibilidad de recursos, los regímenes de perturbación o ambos (Gordon, 1998; Pyšek y Richardson, 2007). Los efectos de algunas especies invasoras sobre la biodiversidad, se dan en varios niveles de organización biológica. A escala ecosistémica, las IIBB incluyen la alteración de procesos geomorfológicos, ciclos biogeoquímicos o hidrológicos, producción primaria, reciclaje de nutrientes o regímenes de perturbación naturales (Gordon, 1998; Macdonald et al., 1989; Vitousek et al., 1996), o del desarrollo del suelo (Vitousek et al., 1996). A escala de comunidad y población, la estructura de los rodales, las tasas de reclutamiento de nativos y la competencia por los recursos pueden verse alteradas por las fenologías de las invasoras, así como sus tasas de crecimiento rápido en relación con las nativas (Pyšek et al., 2014; Vitousek, 1986). Algunas de estas invasiones pueden ser revertidas, frenadas, o recuperadas a sistemas saludables donde dominen las especies nativas, para lo cual se requiere un manejo y control de las invasivas (Lockwood et al., 2013).

En Uruguay la arbórea *Gleditsia triacanthos* L. es una exótica con gran capacidad invasora (Blumetto et al., 2009; Nebel y Porcile, 2006; Sosa et al., 2015), que se ha convertido en un problema en sus ecosistemas boscosos (CEEL-MVOTMA, 2015; Nebel y Porcile, 2006). Una revisión de *G. triacanthos* L. confirmó que es una especie leñosa invasora en Argentina, España, Australia, Sud África, y varios países de Europa Central y del Este (Fernández et al., 2017). Originaria de América del Norte, está dispersa en varios estados de Estados Unidos (Blair, 1990; USDA, NRCS, 2022a-b). Su introducción en Argentina, se cree fue inicialmente con fines alimenticios, dada su capacidad de producir legumbres con una melaza de similar a la del algarrobo europeo (Fernández et al., 2017), mientras que en Uruguay se introdujo principalmente con fines madereros, ornamentales y

para generar sombra (Nebel y Porcile, 2006). Posee gran capacidad para colonizar espacios descubiertos (no sombreados) o espacios con vegetación que le permita a las semillas recibir las condiciones de luz, humedad y contacto con el sustrato del suelo; desplaza especies nativas y altera las comunidades naturales (USDA, NRCS, 2022a). Por ese motivo, el Comité de Especies Exóticas Invasoras de la Comisión Técnica Asesora de la Protección del Medio Ambiente (CEEI, 2015) la categoriza como pionera amenazante para la flora y fauna local por desplazamiento de la vegetación original, y la posiciona dentro de las principales plantas invasoras.

1.1. Antecedentes del área protegida Picada Alaniz

El presente trabajo trata de combinar métodos de control conocidos con otros innovadores para el área de las invasiones biológicas, mediante la elaboración de una estrategia que integre distintas formas de control, para optimizar recursos, cuidar el ambiente y buscar la obtención de beneficios por la presencia de la establecida invasora. El estudio se desarrolló dentro del área protegida municipal Picada Alaniz, adyacente al “Área Protegida con Recursos Manejados Humedales del Santa Lucía”, perteneciente al Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP). Dicha área se encuentra dentro de un padrón de 681 hectáreas propiedad de la Intendencia de Canelones, denominado “El Rincón de Santa Lucía” (Eluén, 2020). Desde el siglo pasado, el área ha servido a los habitantes de la ciudad de Santa Lucía-Canelones para múltiples usos, tales como la extracción de madera, arena, tierra, césped y paja, el pastoreo de ganado bovino y equinos, así como para usos recreativos y educacionales (Gobierno de Canelones, 2015; 2016). Existen antecedentes de uso extractivo de leña para abastecer la usina potabilizadora de la represa de Aguas Corrientes, así como la defensa del territorio en 1920 para evitar la privatización del padrón (Eluén, 2020; Gobierno de Canelones, 2016). Hacia el sur, en la zona del área protegida Picada Alaniz, existió entre 1950 y 1990 un acceso a la playa del río Santa Lucía que incluyó un parador turístico (Eluén, 2020). Hacia el sur de Picada Alaniz, el resto del padrón cuenta con historia de uso pastoril para la actividad lechera y ganadera. Desde 1994 y hasta 2015, no hubo medidas de gestión en el área de uso

público perteneciente a la Intendencia de Canelones. Estando Picada Alaniz a partir de 2013 bajo la órbita de la Intendencia de Canelones, se implementaron de forma paulatina medidas de gestión y manejo para recuperar y mantener los recursos renovables, aunque estos siguen siendo explotados (Eluén, 2020).

En el año 2013, el MVOTMA-Dinama implementó un “Plan de Acción para la Protección de la Calidad Ambiental y la Disponibilidad de las Fuentes de Agua Potable” (PAPCADiFAP), para la Cuenca Hidrográfica del Río Santa Lucía (MVOTMA-Dinama, 2013), que incluye el padrón donde está Picada Alaniz. Dentro del PAPCADiFAP el área de Picada Alaniz queda comprendida dentro de la zona A, cuyo objetivo de uso preponderante es una fuente de agua potable (MVOTMA-Dinama, 2013). Dentro de las once medidas a implementar en ese plan, las medidas vinculadas la zona A y de relevante interés para este trabajo, resalta la relacionada a la vegetación de bosque ribereño (citada como “monte ribereño”). Se trata de la octava medida, la cual se refiere: «instaurar una zona de amortiguación o “*buffer*” en la cuenca hidrográfica declarada ZONA (A), sin laboreo de la tierra ni uso de agroquímicos, para la conservación y restitución del monte ribereño como forma de restablecer la condición hidromórfica del río, en una franja de 40 metros a ambas márgenes de los cursos principales (Río Santa Lucía y Río San José), 20 metros en los afluentes de primer orden (ej: A° Canelón Grande) y 100 metros entorno a los embalses». Esto marca la relevancia para la calidad del agua asignada a este tipo de bosque.

1.2. Control químico y hormonal en leñosas

Entre los productores de empresas agropecuarias, se entiende que el uso del herbicida para combatir leñosas invasoras debe ser rentable, además de eficiente, y que en un área muy invadida, en donde la cantidad de ejemplares de una especie invasora demande un costo que vaya en detrimento de las finanzas y rentabilidad de una empresa, la utilización del herbicida como única forma de control no es implementable por el perjuicio económico, mucho menos si en el largo plazo la medida no es la solución y además debe repetirse. Desde un punto de vista científico,

se busca controlar las plantas invasoras, pero en el caso de *G. triacanthos* no se han encontrado métodos que controlen la misma sin utilizar un herbicida. Teniendo en cuenta lo anterior, sería necesario implementar un programa de manejo que incluya el monitoreo y un protocolo de control de especies invasoras, para lo cual deben evaluarse los efectos de los métodos del control sobre las comunidades y las especies que se intenta proteger (Byers et al., 2002). En este sentido, se identificó la necesidad de generar una alternativa más integradora que demande menos horas hombre y un uso de herbicidas acotado y eficiente que permitan la recuperación del ecosistema nativo invadido, en este caso el bosque ribereño.

En Uruguay se ha evaluado la efectividad de la aplicación de herbicidas de distinta composición química sobre *G. triacanthos*, a distintas concentraciones y formas de aplicación, y en diferente ubicación geográfica (Blumetto et al., 2009; Rizzo, 2019; Sosa et al., 2015). Los primeros antecedentes encontrados sobre la acción del herbicida mezcla Picloram + 2,4-D para el control de *G. triacanthos* mediante inyección en la base del tronco, datan de 1975 y 1976, ambos experimentos realizados en primavera y verano temprano del hemisferio norte (Geyer y Biles, 1975; 1976). Sin embargo no existen antecedentes relativos a la época o estación de crecimiento en donde la efectividad de la aplicación del herbicida mezcla Picloram + 2,4-D sea comparada en dos épocas contrastantes de crecimiento (primavera y otoño). Esto es importante para dar conocimiento a quienes utilizan herbicidas de distinta composición y concentraciones, sin contemplar cual época es la más efectiva para cada herbicida en función de la especie que se quiere controlar y la recomendación del fabricante del herbicida.

Se ha evaluado la efectividad de aplicación de herbicidas de distinta composición química, en distintas concentraciones, formas de aplicación o ubicación geográfica para la especie *G. triacanthos*. Sin embargo, faltan estudios que contrasten la efectividad de los herbicidas respecto a la época o estación de crecimiento que hace que la aplicación de un determinado herbicida sea más efectiva en una u otra estación para *G. triacanthos*, considerando es una especie caducifolia. En nuestro experimento, se tuvieron en cuenta las recomendaciones del fabricante

del herbicida Tordon101 en cuanto a las limitantes ambientales para su aplicación y se contemplaron antecedentes, comenzando por Geyer y Biles (1975).

A pesar de haber estudios sobre inhibición de fructificación con posibilidad de utilización para controlar la producción de propágulos (Barbosa and Dornelas, 2021; de Dios et al., 2019; Li et al. 2018; Moncur and Hasan, 1994), no existen estudios enfocados en el uso de hormonas vegetales sintéticas para disminuir o evitar la fructificación de *G. triacanthos*. Esta es una de las características más destacadas que contribuyen a la invasividad de estas especies. Inhibir la fructificación, tiene potencial uso en casos donde no se puede aplicar un herbicida, como en áreas protegidas y sistemas riparios, o para llevar adelante un plan de restauración de bosques u otros ecosistemas naturales invadidos por arbóreas exóticas. Por otra parte, para llevar adelante un plan de restauración de bosques u otros ecosistemas naturales invadidos por arbóreas exóticas, el uso de una hormona vegetal como el ácido giberélico (GA3) tiene gran potencial por ser mucho menos tóxico, estar permitido legalmente, y el efecto que pueda tener en la floración y/o fructificación, si el mismo resulta ser inhibitorio. En este sentido no existen estudios, salvo en casos puntuales (Barbosa y Dornelas, 2021; de Dios et al. 2019). Con el uso de GA3 como inhibidor de la fructificación se busca: i) disminuir la carga de semillas producidas si se logra inhibir la fructificación, ii) brindar tiempo para el crecimiento de arbóreas nativas para realizar un control químico de los ejemplares fructificantes a *posteriori*, y iii) disminuir el control químico o manual de los germinantes de *G. triacanthos* en los sitios con disturbio *post mortem* de los adultos. Lo anterior permitirá proponer una nueva alternativa de control al disminuir la carga de semillas. Si se reduce la carga de semillas sin eliminar el cobijo del adulto de *G. triacanthos*, se brindaría refugio a las arbóreas nativas con necesidades de sombra para el buen crecimiento.

1.3. Preguntas, hipótesis, predicciones y objetivos

Esta tesis se enmarca dentro del “Plan Piloto de Control de *Gleditsia triacanthos* del Comité de Especies Exóticas Invasoras (CEEI)”, que se desarrolla desde el año 2020 en el área protegida municipal “Picada Alaniz”. Dicho plan se

lleva adelante por la colaboración interinstitucional del CEEI, la Intendencia de Canelones y el Departamento Forestal de Facultad de Agronomía.

Preguntas que busca responder esta tesis de maestría:

1) Para maximizar la eficiencia del control de *G. triacanthos* en términos de mortalidad de árboles adultos, ¿la aplicación del herbicida en la base del tronco mediante el método de inyección es más efectiva en otoño o primavera?

2) ¿Se puede inhibir o disminuir la floración o fructificación en individuos con gineceo fértil (árboles fructificantes) a partir de la aplicación de ácido giberélico?

3) ¿Cuáles son las principales fuentes de propágulos de *G. triacanthos* en la zona de estudio?, y ¿cuál es el peso relativo de las distintas fuentes de propágulos en el reclutamiento de la especie?

4) ¿Hay regeneración de arbóreas nativas bajo la sombra de *G. triacanthos*? Si es así, ¿qué especies arbóreas nativas regeneran bajo *G. triacanthos*?

Hipótesis (H_i) y predicciones

En este contexto se plantean las siguientes hipótesis y predicciones:

H₁) El control químico mediante herbicida aplicado con taladro en la base del tronco, tiene diferente efectividad, % mortalidad, según la época de aplicación (primavera vs otoño);

Predicción 1: habrá mayor mortalidad de *G. triacanthos* con la aplicación de primavera que la de otoño.

H₂) La aplicación de ácido giberélico (GA3) disminuye la producción de frutos en *G. triacanthos*, baja la carga de semillas debajo de los árboles tratados y por consecuencia del ambiente.

Predicción 2: la aplicación de ácido giberélico en árboles fructificantes de *G. triacanthos* en floración, disminuirá o inhibirá la fructificación, independientemente de la carga de semillas bajo el árbol o el ambiente.

Objetivos

El objetivo general de esta tesis es contribuir al desarrollo de una estrategia de manejo que integre aspectos fisiológicos y ecológicos de la arborea invasora *Gleditsia triacanthos*.

Objetivos específicos:

1) Determinar la estación del año (otoño o primavera) que maximice la eficiencia del control químico (Picloram + 2,4D) sobre la mortalidad de adultos de *G. triacanthos*, para evitar la producción de semillas y efectos no deseados.

2) Estudiar el/los efecto/s de la aplicación de ácido giberélico sobre la fructificación de *G. triacanthos*.

3) Caracterizar las distintas fuentes de propágulos y regenerantes de *G. triacanthos* en el bosque ribereño de Picada Alaniz;

4) Describir la regeneración de *G. triacanthos* en el área de estudio, bajo tres doseles diferentes.

Los objetivos 3 y 4 apuntan a mejorar el entendimiento de la ecología de *G. triacanthos* y la generación de nuevo conocimiento para elaborar un control integrado que permita: a) un mejor manejo de las áreas invadidas por esta especie; b) la regeneración de arbóreas nativas bajo los árboles secados de *G. triacanthos*, con miras en la regeneración del bosque nativo ribereño en el largo plazo.

5) Describir la comunidad de regenerantes arbóreas nativas en el área de estudio bajo los mismos doseles que los regenerantes de *G. triacanthos*. Esto permitirá conocer cuales son las arbóreas nativas que crecen bajo *G. triacanthos* y elaborar planes para la regeneración y restauración de bosque nativo ripario en el largo plazo.

2. Control químico y hormonal de *Gleditsia triacanthos* L. en un bosque ribereño de la Provincia Pampeana

2.1. Resumen

Las invasiones biológicas constituyen un gran desafío para la conservación y manejo de bosques nativos. *Gleditsia triacanthos* L. invade bosques ribereños pampeanos y su manejo debe ser más efectivo. La aplicación de herbicida en la mejor estación del año aún debe ser probada para aumentar la efectividad y reducir su uso. Con 36 % de árboles fructificantes, los efectos inhibitorios del ácido giberélico (GA3) reducirían la carga local de semillas, reduciendo el uso de herbicida. Se probó la inyección en tronco de 2,4D + Picloram en primavera y otoño, registrando la mortalidad de adultos (%). Se aplicó GA3 a árboles fructificantes en floración, y se registró el efecto sobre la fructificación (%), comparando los tratamientos de inyección y pulverización, frente a los árboles no tratados con GA3. Los árboles inyectados con herbicida en el tronco en primavera tuvieron un 90% de mortalidad, los árboles tratados en otoño tuvieron un 76% y los árboles testigo tuvieron un 0% de mortalidad. En la evaluación del GA3, el 75 % de los árboles inyectados mostraron una inhibición total de la fructificación, el 25 % de los árboles pulverizados tuvieron una inhibición total y los árboles del tratamiento testigo no tuvieron inhibición de la fructificación. La inyección de herbicida en primavera aumenta la eficacia de aplicación del herbicida y reduce el impacto medioambiental. La inhibición de la fructificación mediante GA3 es una nueva herramienta para gestionar el control de árboles invasores caracterizados por su alta capacidad de producción de propágulos, y reduce el banco de semillas de *G. triacanthos*.

Palabras clave: ácido giberélico; época control; inhibir fructificación; carga semillas.

2. Chemical and hormonal control of *Gleditsia triacanthos* L. in a riparian forest of the Pampean Province

Fabián Del Giorgio ^{a 1} Jaime González-Tálice ^a, Carolina Toranza ^a

^a Departamento Forestal, Facultad de Agronomía, P.O. Box 12900, Universidad de la República, Uruguay

2.2. Abstract

Biological Invasions constitute a major challenge for native forest conservation and management. *Gleditsia triacanthos* L. invades the Pampean riparian forests and its management requires more effective control. Best season for herbicide trunk injection is yet to be determined in order to boost its effectiveness and reduce herbicide usage. However, propagule regeneration from seed remains a problem in the area of the controlled individual. With 36% fruiting trees, the inhibitory effects of gibberellic acid (GA3) would reduce local seed load, reducing herbicide usage. Trunk injection of 2,4D + Picloram was tested on spring and autumn, recording adult mortality (%). GA3 was applied on trees with fruiting capacity, and the effect on fruiting (%) was recorded, comparing injected and spraying treatments, against no GA3 treated trees. Spring herbicide trunk injected trees had 90% mortality, autumn treated trees had 76% mortality and control trees 0% mortality. In the GA3 evaluation, 75% of injected trees showed total fruit inhibition, 25% of sprayed trees had total inhibition and control trees had no fruiting inhibition. Spring herbicide injection increases the efficiency of herbicide application and reduces the environmental impact. Fruiting inhibition by GA3 is a new tool to manage the control of invasive trees characterized by its high propagule production capacity, and reduces *G. triacanthos* seed bank.

Key words: gibberellic acid; herbicide season; fruiting inhibition; propagule load.

1 Corresponding author at: Departamento Forestal, Facultad de Agronomía, P.O. Box 12900, Uruguay. E-mail address: fdelgiorgio@fagro.edu.uy (Fabián Del Giorgio).

2.3. Introduction

Before embarking on a weed management program, it is important to develop a simple rationale for the actions you plan to take (Hoshovsk and Randall, 2022). A weed control program should be viewed as part of an overall restoration program, so it is best to focus on what is wanted rather than simply eliminating the weeds (Tu et al., 2001). From a technical point of view a weeds management program is comparable to an invasive exotic plant which acts as a weed in a place we do not want it to be, then the weed control program is equally extrapolable the invasive plants management, given that we are still talking about plants in an environment we do not want them to be (Lorenzo and Morais, 2023; Radosevich et al., 2009). Furthermore, it should be kept in mind that the dynamic equilibrium for an alien species control or elimination model depends mainly on: (1) disturbance management; and (2) manipulation of productivity (Huston, 2004).

While selecting control methods, it was contemplated that the ultimate purpose of this work is to preserve species, native communities and functioning ecosystems. According to Tu et al. (2001), this is achieved by using an adaptive management approach as follows: 1) establish management goals and objectives for the site; 2) determine which species or plant populations block or have the potential to block achievement of the management goals and objectives; 3) determine what methods are available to control the weed(s); 4) develop and implement a management plan designed to move conditions toward the management goals and objectives; 5) monitor and evaluate the impacts of management actions in terms of their effectiveness in moving conditions toward these goals and objectives; and 6) re-evaluate, modify, and begin the cycle again. Control activities are not initiated until the first three steps have been taken (Tu et al., 2001). In this research, we went as far as step 5.

Based on previous *G. triacanthos* control experiences, which considered environmental effects (Sosa et al., 2015), the Picloram + 2,4D trunk injection after drilling method was used. This herbicide mixture controls *G. triacanthos* effectively by trunk injection after drilling (Melichar et al., 1986; Sosa et al., 2015). Regarding

few studies with 2,4D + Picloram herbicide mix (Geyer and Biles, 1975, 1976; Sosa et al., 2015), there is a lack of studies taking into account differences in effectiveness inside the growing season (spring vs autumn) that makes the 2,4D + Picloram herbicide mix trunk injection more effective for this deciduous species and taking into account the herbicide manufacturer recommendations, in terms of environmental constraints for its application.

Also considering the control of invasive trees, there is no history of studies focused on the use of synthetic plant hormones for fruiting reduction or prevention, an important characteristic of invasive trees and their invasiveness. Plant growth regulators would have potential use in cases where herbicides application is restricted, such as protected areas and riparian locations. Specifically, there are no studies in the literature focused on the effects of gibberellic acid (GA3) application on buds or by introduction into the trunk, on the development of floral primordia or on fruiting inhibition for most invasive exotics.

This study aimed to introduce the use of growth regulators to reduce the use of herbicides in *G. triacanthos* control, through fruiting inhibition and lowering propagule load. The use of herbicides is a restriction in protected areas, particularly in riparian zones. Considering the invasion of this species in protected riparian areas such as "Esteros de Farrapos", where impenetrable walls of *G. triacanthos* have formed (Sosa et al., 2015), or in "Arroyo Conventos" and other riparian areas of the Uruguay River (Nebel and Porcile, 2006), it seemed appropriate to study the effects of GA3 application on the flowering stage of this species.

2.3.1. Implications of *G. triacanthos* reproduction for its control

Since *G. triacanthos* is a polygamous dioecious species, with staminate or monoecious flowering trees, trees with perfect flowers or trees with all flower types on a single stem (Gordon, 1966; Izaguirre and Beyhaut, 2003; Silvera-Ruiz et al., 2022), there's a possibility to reduce the use herbicide if we need *G. triacanthos* adults trees alive to protect native young trees but want to reduce *G. triacanthos* propagule load. While the inhibitory effect of certain gibberellins in some plant

species is known (Barbosa and Dornelas, 2021), the question arises regarding the possible effect of hormonal inhibition of fruiting trees to reduce the local environmental load of seeds, gradually controlling *G. triacanthos* at the level of adults and its germinants, gradually allowing the native species regeneration.

It is assumed that of the total number of specimens of *G. triacanthos*, about 36% are capable of bearing fruit (Schnabel and Hamrick, 1995). Mazía et al. (2001) found that *G. triacanthos* regenerants growing under canopy openings, forest thinning and in disturbed grassland patches, interrupted their development if canopy closure occurred in the case of the forest canopy, or if the pastures grew very rapidly closing the incident light passage. According to this background, if GA3 application inhibits *G. triacanthos* fruiting, the species management could be carried out in such a way as to reduce its propagules and therefore its regenerants under both the invasive forest canopy or native forest canopy, indirectly lowering the germination or appearance of propagules that are increased after a disturbance in the forest canopy generated after the cutting or harvesting of a tree, or after any kind of pasture disturbance. This would provide the necessary time for slow-growing native species to thrive in the shelter of mature specimens of *G. triacanthos*, something that was evaluated (the results are in chapter 3 of this thesis).

2.3.2. Auxin herbicides for tree control

Auxin, or indole acetic acid (IAA), is an endogenous plant growth regulator with a crucial role in plant cell division, differentiation and elongation (Cobb and Reade, 2010). It influences many aspects of plant physiology, including seedling morphology, geotropism, phototropism, apical dominance, leaf senescence and abscission, flowering, fruit formation and ripening. It is synthesized through tryptophan-dependent and tryptophan-independent pathways in actively growing meristematic tissues and is found throughout the plant body in a concentration range from 1 to 100 $\mu\text{g IAA per kg}^{-1}$ fresh weight. Young seedlings and rapidly growing and elongating tissues contain relatively higher auxin concentrations than mature tissues, and it is believed that the youngest tissues are the most sensitive to this

growth regulator. Auxins can: (a) inhibit as well as stimulate plant growth in a concentration-dependent manner; and (b) have differential sensitivity to applied auxins on different tissues. As a consequence of auxin herbicide treatment, ethylene biosynthesis is stimulated inducing senescence, accompanied by an increase in abscisic acid (ABA) biosynthesis (Grossmann et al., 2001), which induces stomatal closure and thus cessation of carbon assimilation by photosynthesis. Since the treated plant is still exposed to light, hydrogen peroxide (H₂O₂) accumulates and produces oxidative damage that also contributes to phytotoxicity. The application of synthetic auxinic herbicides with similar action to IAA, generates increases in cellular concentrations of such regulators, determining growth abnormalities (Diez de Ulzurrun, 2013). These herbicides are systemic (absorbed mainly by foliage but also by roots) and are transported by phloem and xylem to the growing points, and the symptoms of auxin herbicide activity in dicotyledonous plants range from plant growth arrest by wilting to mild chlorosis in new leaves. The residual activity of auxin herbicides can vary from one week to months depending on the chemical family, soil organic matter content, texture and moisture. The chemical families of these auxin herbicides are four: benzoic acids, pyridine-carboxylic acids, phenoxy-carboxylic acids and quinolinecarboxylic acids. 2,4D belongs to the family of phenoxy-carboxylic acids and Picloram belongs to the family of pyridine-carboxylic acids (Diez de Ulzurrun, 2013).

The first experimental study on injection control method with a mixture of Picloram and 2,4D named Tordon101 in *G. triacanthos*, was carried out by Geyer and Biles (1975) in the spring of the northern hemisphere, with 99% of trees dead. The following year Geyer and Biles (1976) obtained 91% effectiveness on late spring and early summer for *G. triacanthos* control. For Sosa et al. (2015), who got 66 and 60% tree mortality with trunk herbicide injection for 50% water diluted Glifotec (Glyphosate) or Tordon101 respectively, herbicide trunk injection constitutes the most appropriate management for this invasive plant, since it minimizes the effects on environment, reduces visual impact, and decreases management costs.

However Sosa et al. (2015), tested spring herbicide injection alone, following Tu et al. (2001) recommendations in terms of the most physiologically active stage.

The study compared an auxinic (Tordon101) and a non-auxinic herbicide (Glifotec), which is interesting considering environmental effects for closer plants. A herbicide composed of a mixture of two auxins such as Picloram and Triclopyr, both pyridine-carboxylic acids, was mixed with gas oil for its application, making them more polluting to groundwater and more toxic to soil organisms (Di Marzio et al., 2009). In this sense, environmental studies on herbicides tested in our work and with efficacy on *G. triacanthos* control, are specific for mobility (percolation) through soil and their adherence (Sarmah et al., 2004), a major reason for choosing them over more recent used herbicides with lesser studies on *G. triacanthos* control methods. Blumetto et al. (2009) found that the addition of gas oil is not necessary in these herbicide mixtures, and instead, water is used to eliminate gas oil addition as an extra contaminant, unlike the case proposed by Harmony (2016).

2.3.3. Background on *G. triacanthos* control

2.3.3.1. Natural control agents

Environmental conditions and fauna are source of control for *G. triacanthos* dispersal. Mazía et al. (2010), found that armadillos create barriers to the dispersal of this tree species, digging and creating galleries in remnant grassland and shrub communities where *G. triacanthos* has not yet invaded. A reduction in the germination of the species during years with rainfall below the annual average and a rainfall increase in years where the annual average was exceeded were found, confirming that environmental conditions such as rainfall can be a limiting factor in terms of germination of new specimens, but also the lack of floods prevented the dispersal of legumes through watercourses (Mazía et al., 2010).

Pastures are an effective barrier against survival and growth of germinants (Aranda et al., 2015; Mazía et al., 2013). Similarly, defoliation of low-lying seedlings by grazing can be a control tool in pastures, if carried out in a controlled and consistent manner (Aranda et al., 2015).

Di Iorio (2005) found an Asian bruchid beetle feeding on *G. triacanthos*, which he first identified as *Bruchidius endotubercularis* Arora, 1980 (Coleoptera: Chrysomelidae – Bruchinae). Later it was re-identified by the same author (Di Iorio, 2015) as *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904) Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae, eliminating between 28.77 to 67.98% of viable seeds. *M. tonkineus* was also reported in several countries (Del Giorgio et al., 2022; György, 2007; Jermy et al., 2002; Korotyayev, 2011; Kurtek et al., 2017; Salgado, 2021; Yus-Ramos and Carles-Tolrá, 2017; Yus-Ramos, 2009) from Asia, Europe, Africa and South America continents, being active in the control of *G. triacanthos*, feeding and completing its development inside the seeds. *Amblycerus robiniae*, a *G. triacanthos*- specific bruquin, was also found at the same site and specimens of *G. triacanthos* where *M. tonkineus* species was found, in Picada Alaniz (Del Giorgio et al., 2022). According to a recent study, *M. tonkineus* alone would not be enough to exert sufficient biological control over the amount of seeds, and it recommends adding another biological controller that feeds on seeds (Salgado, 2021). *M. tonkineus* was also found feeding on the native species *Gleditsia amorphoides* (Griseb) in Argentina (Di Iorio, 2015). On the other hand, *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus, 1839) which also controls *G. triacanthos* seeds, was first reported in Italy and later in Croatia (Yus-Ramos et al., 2014).

Finally, in a trial conducted by Mazía et al. (2013), they found the first filter for *G. triacanthos* establishment after its dispersal, was seed consumption by a local small-sized granivorous rodent, *Akodon azare*, the 'Ratón de pastizal pampeano' or 'Ratón de campo' (South American) widely distributed in Uruguay.

2.3.3.2. Herbicide applications methods

There are different herbicide application methods for invasive species control as certain herbicide control methodologies work well for some species but not for others (Venegas and Perez, 2009). Venegas and Pérez (2009) analyzed 5 methods of chemical control on woody plants, among which trunk injection used in this work, is described. The method (iii) used in our work was *in vivo* herbicide action without

tree felling, by injecting pure herbicide into the trunk, for adult specimens and young shoots control. Cycles required to eradicate a plant invader depend largely on treated species, in addition to the type of herbicide. Besides the fact that herbicide application to the stump has been shown to be more effective, in certain cases it may be of interest not to coppice nor to kill the tree, or to use a more targeted methodology with less product drifting to the environment, and this is when method (iii) is best recommended. The method (iv) (Venegas and Pérez, 2009), consists of the application of herbicide in the basal zone of the trunk for treatment to young shoots with stems less than 15 cm in diameter, up to 2.5 m in height, and fully developed leaves. The herbicide application is pure, undiluted and with coadjuvant vegetable oil. A series of longitudinal incisions are made at the base of the trunk, around its entire perimeter using different tools depending on the caliber of the trunk or branch and the hardness of the wood, such as the edge of a chainsaw, machete or similar. The herbicide is applied to the first 30-50 cm of the trunk, until its entire basal area is completely impregnated (Venegas and Pérez, 2009). The method (iv) is not recommended as the herbicide can reach the soil and nearer plants and has many ecotoxicological risks for soil fauna, as well as water plants and animals (Di Marzio et al., 2009; Sosa et al., 2015).

2.3.3.3. Cultural and chemical control of *G. triacanthos* in Uruguay

Several studies have been carried out in Uruguay on effectiveness of herbicides with different chemical composition, different concentrations and application methods on *G. triacanthos* control (Blumetto et al., 2009; Rizzo, 2019; Sosa et al., 2015). Blumetto et al. (2009) evaluated three mixtures of different chemical composition, using the herbicide stump-painting method on felled individuals, finding 100% effectiveness (no differences) between the herbicide mixtures used, when evaluating post-treatment regrowth. The mixtures used in this case were: a) Picloram + 2,4D + water; b) Picloram + 2,4D + gas oil; c) Glyphosate + water. This work concluded that it is not necessary to use gas oil in the Picloram + 2,4D mixture, a practice that had not been carried out until then in our country but is wasn't rare in

other ones (Harmony, 2016). Another study evaluated two herbicides' efficacy when applied inside *G. triacanthos* by trunk injection after drilling, obtaining an average mortality of 66% for Tordon (Picloram + 2,4D) and 60% for Glifotec (glyphosate) (Sosa et al., 2015). These authors injected Tordon101® (Picloram + 2,4D), at a rate of 0.5 g of AI (Active Ingredient of Tordon101), equivalent to 1.65 cm³ of commercial product per hole made in the BOT every 5 cm of diameter breast height (DBH). They concluded that both herbicides were effective for *G. triacanthos* control and that it did not affect the rest of woody plant seedlings after application, but subsequent active management is required to achieve restoration.

A recent work evaluated different herbicides and application methods for *G. triacanthos* invasion control in another riparian forest (Rizzo, 2019). In that study, two different methods were evaluated: (i) banding and herbicide injection with Garlon (Triclopyr) application; and (ii) Imazapyr and Glyphosate capsules introduced inside the trunk by a herbicide shell application lance (the EZ-Ject lance). In the case of Triclopyr, mortality was higher with banded application (78%) compared to the injection application (7%). Using the application lance, capsules containing Imazapyr were more effective (61%) than those containing glyphosate (21%). Notwithstanding the above, differences in mortality between different diameter classes in all treatments were found being imazapyr more effective for trees smaller than 45 cm CBH (circumference breast height) (Rizzo, 2019) compared to glyphosate capsules. Furthermore Rizzo conducted an analysis of capsules composition revealing a gel content together with the herbicides. The gel has low melting point, presenting solution retention problems at temperatures higher than 30°C, making temperature a limitation for capsules storing.

According to everything mentioned so far on the used herbicides for *G. triacanthos* control, a chemical control carried out with herbicide injection method of herbicide mixture of Picloram + 2,4D, tested on this species in the Pampean Province, it is in our opinion the best method in cases where native woods restoration is desired. In addition to its effectiveness and being a herbicide available at the local market, the direct herbicide impact of spilling, splashing, drifting or dripping towards individuals of other species close to the specimens treated with herbicide, is avoided,

in contrast to an application made with a brush or backpack sprayer, after cutting or banding any specimen, according to the world literature review and personal experience on this subject.

2.3.4. Background for gibberellins application during flowering response

Gibberellins (GAs) are growth hormones of the tetracyclic diterpenoid type, involved in various developmental processes in vegetables (Kalra and Bhatla, 2018). Despite being more than 100 the number found in plants, there are only a few that demonstrate biological activity, and their discovery in plants dates back to 1926 by Eichi Kurosawa (Kalra and Bhatla, 2018; Tamura, 1991). This substance synthesized by the fungus *Gibberella fujikuroi* (now called *Fusarium fujikuroi*), was named after 1935 as "gibberellin" by Kurosawa himself (Tamura, 1991).

GAs are known to have opposite effects on floral transition in different species (Barbosa and Dornelas, 2021; de Dios et al., 2019). They can induce flowering in *Arabidopsis thaliana*, *Malus domestica* and *Brassica oleracea*, or suppress flowering in *Prunus persica* and *Eucalyptus* sp., *Passiflora edulis*, *Persea americana*, *Mangifera indica* and in *Jatropha curcas* (Barbosa and Dornelas, 2021). Li et al. (2018) found that exogenous application of a type of gibberellin, the GA3, inhibited flowering in *Jatropha curcas*, while inhibitors of gibberellins biosynthesis promoted its flowering. GA3 application to grafted cuttings of *Eucalyptus nitens*, reduced its reproductive activity, diminishing flower buds by 40% after application, in contrast to cuttings that flowered when paclobutrazol was applied, showing lower gibberellin concentrations (Moncur and Hasan, 1994). To our knowledge, there is no record of the use of GAs to inhibit flowering and/or fruiting of invasive plants up to date.

2.3.5. Hypothesis and objectives

Summarizing the above in this section, *G. triacanthos* is a species that colonizes disturbed areas and acts as a fast-growing pioneer in succession. Its control as an invader in a colonized area depends on population dynamics, determined by the

amount of propagules, recruitment and the presence of adults, among others. Therefore, the effectiveness of the management and control of the species in the area, depends on the adequate elimination of the adults and on the control of the propagule contribution made directly by the adult trees to the forest.

Regarding the role of the season of application on the effectiveness of adult control, the following hypothesis (H_i) are proposed:

H_1) Chemical control using a known herbicide mixture applied by injection, has different effectiveness depending on the season of application, being more effective at times of greater translocation of photo assimilates in the plant, that is greater effectiveness is expected in the spring than in the fall.

Considering the background described in this section regarding the use of GA3 as a flowering inhibitor, in this study the following hypothesis is proposed:

H_2) The application of gibberellic acid (GA3) in spring inhibits fruit production, at the time it lowers down the seed load under the treated trees.

The main objective of this study is to assess the effect of the time of application on the effectiveness of chemical control on adults of *G. triacanthos*, and to evaluate the inhibition of fruiting of the species by gibberellic acid (GA3) through the use of different application techniques. This study seeks to contribute to an effective and efficient management of both the adult individuals of *G. triacanthos*, as well as the propagule load that they contribute through direct rainfall in the study area.

The specific objectives of this chapter are as follows:

(1) To evaluate the role of the season on the effectiveness of the application of herbicide composed of Picloram plus 2,4-D diluted in water, on the mortality of *G. triacanthos* adults in a riparian forest of the Santa Lucía River;

(2) To study the effect of GA3 on *G. triacanthos* fruiting in the Picada Alaniz area, by using two different application methods (i.e.: injection in the base of the trunk and rain with a backpack-sprayer).

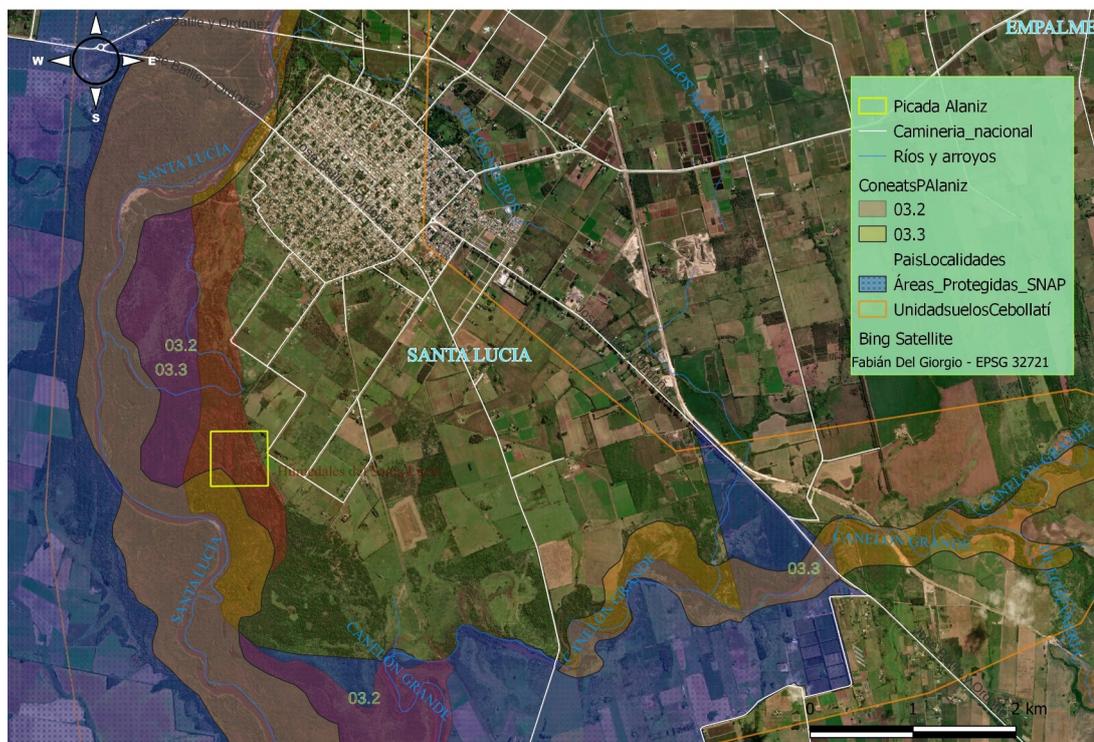
2.4. Materials and methods

2.4.1. Study area

The present study was carried out in the Picada Alaniz protected area ($34^{\circ} 28' 44.43''$ S; $56^{\circ} 24' 06.59''$ W), in Canelones (Uruguay) (figure 1).

Figure 1

Study area location in Picada Alaniz, Canelones, with CONEAT and Soil Units.



This is a riparian zone with vegetation alternating between riparian forests and grasslands, with native species typical of these ecosystems, and invasive exotic trees such as *G. triacanthos*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Morus alba* and *Acer negundo*. There coexist grasslands under long periods of waterlogging and waterlogg tolerant trees, such as *Salix humboldtiana*, *Pouteria salicifolia* and *Cephalanthus glabratus*, along with other riparian forest species that are less tolerant to long periods of waterlogging. In the riparian areas, there is the typical fluvial forest throughout the

country associated with soils of the Cebollatí Unit (Uruguay-MAP, 1979), in association with hydrophilous uliginous communities, park and predominantly summer meadow, of dense tapestry, which are closely linked to the Santa Lucía river flooding regime (Uruguay-MAP, 1976). This coincides with the description from Brazeiro et al. (2020) on the type of forests and distribution, which places Picada Alaniz within the riparian forests with low infiltration sectors within the riparian forest. Within the classifications for forest ecosystems, it incorporates it to the broadleaf forests of floodplains. It also highlights the importance of Uruguay's forests for the country's biodiversity, having 91% of the woody component of the native flora and a big part of fauna (amphibians: 38%, reptiles: 89%, birds: 61%; mammals: 91%).

Picada Alaniz zone has variable textured soils and can have argilluvic horizons (Luvic Gleysols), or not (Gleysols), remaining saturated of water for a large part of the year and just where *G. triacanthos* is present, particularly during autumn and winter, or in extraordinary flooding events of the Santa Lucía River, at the expense of the rainfall regime variability (Uruguay-MAP, 1976; 1979).

According to updated vector layers for the CONEAT Soil Groups, soil classification by CONEAT Index (MGAP-Renare, 2020) establishes CONEAT Soil Groups of 03.2 and 03.3 for Picada Alaniz study area (Annex 2.8.1.).

Maps were realized using free software QGIS.org (versions 3.16, 3.22 and 3.28). Plot data were marked in the field with SWMaps application, available for Android cellphones. Images used are from Bing Satellite and Google Satellite.

2.4.2. Tree selection method

To evaluate the effect of the herbicide application season, as well as the GA3 effect on *G. triacanthos* fruiting, 120 *G. triacanthos* adult trees were selected, properly labeled for later recognition and georeferenced by GPS using SWMaps. The trees were selected in the riparian forest, considering a height greater than 4 m, with flowering capacity, and taking into account that the proximity between them was natural. Thus, we included trees up to 50 cm apart to rule out the effects of herbicide

from one tree to another through their roots and consider its effects if detected. The randomization of the treatments for the trees was a posteriori, leaving the treatments and the selected trees completely randomly distributed. Among selected trees, there were individual trees having between one to six stems or trunks. Coppice tree individuals with 2 to 6 trunks had been coppiced years ago and were as tall as one trunk non-coppice trees. All trees were adults tested during flowering season. Each individual was measured for height, number of stems and diameter at breast height (DBH) per tree, and were then randomly assigned to a treatment in the herbicide application season experiment and in the GA3 application experiment.

2.4.3. Herbicide injection application methodology

The technique used in this work and described by Venegas and Pérez (2009) is the 'method iii'. This is an *in vivo* herbicide action method without tree felling and injecting pure herbicide into the trunk, for adult specimens and young shoots control. In our case the herbicide is diluted 50% in water. Perforations were made at the base of the trunk using a drill with a downward inclination at an angle of 45° to favor the phytocide penetration. Holes were drilled one after the other forming a crown around the entire perimeter, with an approximate distance between holes of 5-10 cm. Herbicide was then applied to the hole using a syringe and the holes were sealed with silicone to prevent dilution from rain or flooding. At the same time they recommend carrying out the application in a methodological, precise and exhaustive way, being essential to apply the herbicide immediately after drilling. Delaying the herbicide injection for only a few minutes can significantly reduce the effectiveness of the method, due to pores and plant tissues sealing by resin and other metabolites (Venegas and Pérez, 2009). Following Sosa et al. (2015) as a reference for the Active Ingredient (AI) level of dose, adjustments to the dose per hole in the BOT were made to be applied. The adjustments made were: 2 cm³ AI, plus 2 cm³ of H₂O per hole in BOT, leaving a final mixture of 4 cm³ per hole. Each hole was made with an 8 mm (0.8 cm) in diameter Brad Point wood drill-bit, with an operating length of at least 9 cm. With holes 8 cm deep and 0.4 cm radius, the volume of herbicide solution

capable of entering each hole is 4.021 cm^3 , which allows the introduction of 4 cm^3 of herbicide solution. To evaluate the most effective herbicide application season, 50% herbicide was applied after drilling by injecting the mixture into the BOT at two contrasting times for movement of processed sap, spring 2020 and fall 2021, recording adult mortality (%) one month and one year after application, and contrasting each application time with control trees (trees without herbicide application).

Of 120 trees selected and randomized at the beginning of the study, 30 trees were assigned to S treatment (Spring 2020 herbicide application), 30 to F treatment (Fall 2021 herbicide application) and 30 individuals remained as NT (No Treated or control tree), with a total of 90 plots without replacement (one tree = one plot) for the application season study. The number of holes per tree for herbicide application was calculated based on DBH. Every 5 cm of DBH, one hole was made in the BOT: being the minimum two holes per tree, since the treated trees had more than 5 cm of DBH. To inject the herbicide after making the orifices, a cattle doser was used with a 500 cm^3 bottle coupling with a screw cap attached to the rubber spout of the doser to supply the exact dose per orifice, and personal protection elements.

$$\text{Mixture dose} = [\text{Picloram} + 2,4\text{D}] 50 \% + [\text{H}_2\text{O}] 50 \% = 4 \text{ cm}^3$$

$$\Rightarrow \text{herbicide dose} = 2 \text{ cm}^3 * \text{BOT hole}$$

The herbicide action effects were monitored since the first week after application and mortality was recorded up to one year after herbicide application.

2.4.4. Gibberellic acid application methodology

To assess gibberellic acid (GA3; commercially: Giberlan36®) effect application on *G. triacanthos* fruiting, we relied on experiences with fruit trees and other woody perennials (Li et al., 2018; Moncur and Hasan, 1994). Flowering of the 120 trees selected in 2020 was recorded in October 2020 to record the proportion of adult specimens selected with fruiting flowers (fertile gynoecium) and non-fruiting flowers (rudimentary gynoecium). GA3 was applied on fruiting trees during

flowering in 2021 spring, recording the effect on fructification (% of trees with legumes), from 45 days since application until the end of fruiting season in autumn 2022. Treatments used to evaluate inhibition were made in 36 fruiting trees with measured fruiting one year before. The treatments were: (i) 12 trees in early flowering to which GA3 was applied by injection in the base of the trunk (BOT), 10 cm above the ground, mimicking the methodology for herbicide injection; (ii) 12 trees in early flowering to which GA3 was applied by rain, sprayed with a backpack-sprayer, up to 4 m height; and (iii), 12 control trees without GA3 application at the same period; all were flowering. Of the 120 trees randomly selected initially and mentioned at herbicide application methodology section, 60 were only destined exclusively for herbicide treatments (S and F), 30 trees destined for control (NT). The remaining 30 trees were part of the GA3 trial, of which 12 were fruiting trees and were intended for GA3 spray application. To match the fruiting trees amount found for fruiting trees on control treatment and GA3 assigned treatments, 12 more fruiting trees were randomly selected for GA3 application by injection in BOT during october 2021 (same application time than GA3 spraying treatment). Applications with GA3 were carried out with a commercial AI concentration of GA3 of 36 g.L⁻¹, and a weight percentage of 4.27. The applied dose was 100 mg.Kg⁻¹ solution [100mg/L solution], in H₂O. The previous dose is obtained as follows: if 1 g of Gibberellan36® (GA3) is diluted in a 10 L solution, then 36 g GA3 dilutes in 360 L solution. And, further, 1 g of Gibberellan36® are 27.7 cm³ precisely.

The GA3 dose used in our study was increased by 26% because it is different from G4 and G7 used by Lobos and Yuri (2006). The resulting spraying dose was 35 cm³ of Gibberellan36® in 10 L of water (27.7 cm³ * 1.26). The total possible broth or mixture to be obtained with 1 L of the commercial product is equal to 28.57 backpacks of 10 L. That is 285.7 L of mixture or broth, something to be considered due to the water content that must be carried to the field experiment. In the sprayed trees, the average expenditure of GA3 per tree was 18 cm³, for an average DBH of 16.5 cm and a total expenditure of broth or mixture of 62 L for 12 trees, equivalent to 6.2 refills of 10 L spraying backpacks, using a tank with a corresponding capacity.

In the injection treatment, each hole made at the BOT allows 4 cm³ volume after drilling at 45 degrees to inject the GA3, which replaces the need of a 62 L water tank to the use of a 156 cm³ water bottle and a livestock dispenser. The GA3 concentration used per tree was dosed as a function of DBH, at the rate of 0,91 cm³ GA3 per 1 cm DBH (cm³.DBHcm⁻¹) for treated trees by injection into the BOT, to match the GA3 concentration used per DBH in the spraying treatment. To understand the above, 1 hole in the BOT every 5 cm of DBH is needed to dose each tree with GA3 adequately. In this sense, the GA3 injection application method and dose tested in this study is something new.

In the sprayed trees, 1.09 cm³ of GA3.cm⁻¹ DBH was used, but this was reduced to 1 cm³ of GA3.cm⁻¹ DBH in the injected ones, since the application is pure, directly between the xylem and phloem of the plant, close to the roots and without environmental losses in opposition to the spraying treatment. Plots location are shown for effectiveness on herbicide application time treatments, and treatments to evaluate fruiting inhibition (figure 2).

Figure 2

Location of treatments on *G. triacanthos* in Picada Alaniz.



2.4.5. Data analysis

The effectiveness of herbicide application season was analyzed using a Fisher's test comparing mortality (totally dead vs alive trees) by application season, spring or fall treatments, compared to control treatment. The Fisher's test is a non-parametric test for two unpaired groups comparison, used in this case to compare treatments on two possible results, dead vs alive trees. Fisher's exact test, as its name implies, always gives an exact P value and works fine with small sample sizes and is useful for categorical data that result from classifying objects in two different ways (GraphPad, 2024). The effect of GA3 application by injection to the BOT compared to GA3 spray dipping (here we called it 'spraying') up to 4 m height and the control was evaluated using Fisher's test as well, considering fruiting vs inhibited trees. In this case, three groups are compared in completely randomized design (CRD) treatments. After Fisher's test analysis results was finished, a Holm's p-value adjustment was performed on this study. A graphical analysis was also performed on percentage of fruiting specimens and the suitability of this species characteristics for the species control strategy. All data analysis were performed using the R statistical program and its platform Rstudio (Posit team, 2023).

2.5. Results

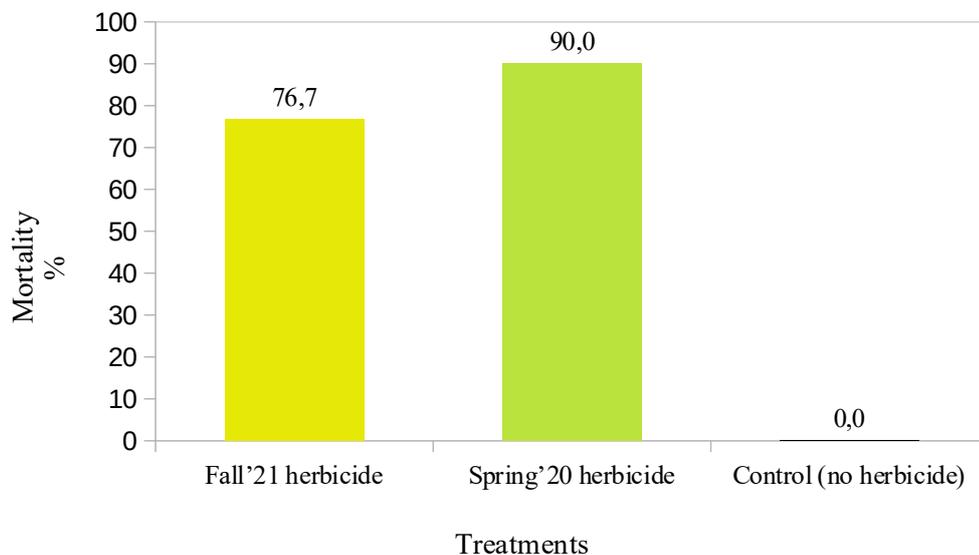
2.5.1. Control effectiveness on *G. triacanthos* adults according to application season for herbicide injection trial

The Tordon101® herbicide injection at the BOT induced differential mortality of adults according to the season of application, with mortality in Spring (S) being 14% higher than in Fall (F). Twelve months after application, mortality in the spring treatment was 90 % compared to 76,7 % in the fall treatment, while no mortality was recorded in the control (figure 3). Both treatments, S (Fisher's; $p < 0.001$) and F (Fisher's; $p < 0.001$), were statistically different for tree mortality compared to control trees (NT). The first herbicide action effects were observed between 7 and 10 days

after application, and mortality was recorded up to one year after herbicide application. First visual effect in both treatments was leaf yellowing. On S treatment, flowering and fruiting abortion were also observed. Finally, death of the rhytidome and rapid trunk rot were observed in younger specimens for both S and F treatments.

Figure 3

G. triacanthos adults mortality upon herbicide injection at two contrasting seasons.



2.5.2. *G. triacanthos* fruiting response to gibberellic acid application in flowering

From the 120 adult *G. triacanthos* trees surveyed in October 2020, 44 were recorded with fruiting capacity (37% of the total) (figure 4). The Fisher's test performed to evaluate hormonal inhibition on fruiting, showed significant differences between injected GA3 (*a*) and control treatments (*b*) ($p < 0.001$). There were marginal differences ($p = 0.078$) on fruiting inhibition for GA3 injection application treatment (*a*) compared to GA3 spraying treatment (*ab*) after Holm's p-value adjustment. No differences among fruiting inhibition were found between spraying (*ab*) and control treatments (*b*) ($p = 0.21$). Fruiting inhibition on GA3 treatments was 75% $((9/12) \cdot 100)$ for GA3 injection application treatment at BOT (letter *a*), 25%

((3/12)*100) fruiting inhibition for GA3 spraying application treatment up to 4 m height (letter *b*), and 0% ((0/12)*100) inhibition for fruiting control trees (letter *b*) (figure 5).

Figure 4

Percentage of *G. triacanthos* adult trees with and without legume.

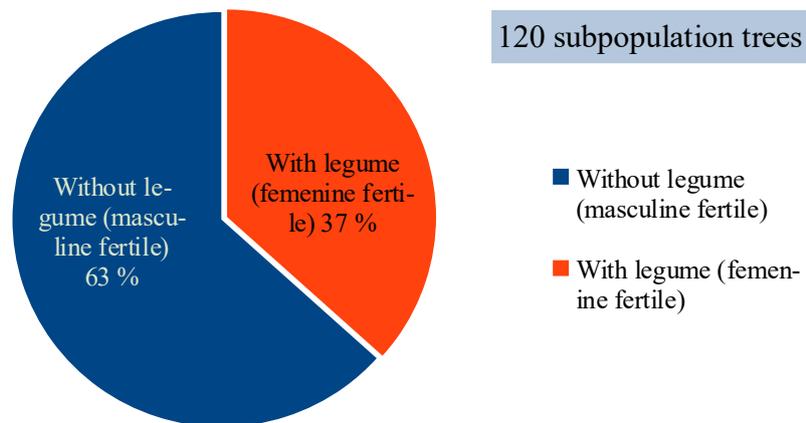
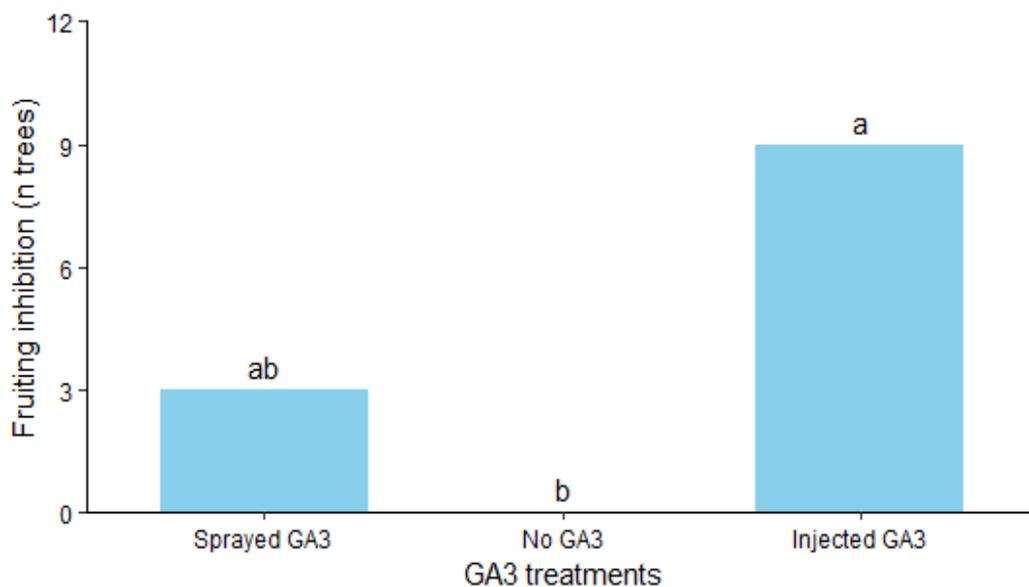


Figure 5

G. triacanthos fruiting inhibition for GA3 application treatments.



In terms of fruiting inhibition, the results can be expressed as trees with legume

production. Then we got a 100% of the control trees with fruiting, 75% of GA3 sprayed trees with fruiting and only 25% of GA3 injected trees fructified. For the sprayed trees, the volume of GA3 (in 62 L of water dilution) used on 12 trees was 217 cm³, in contrast to that used for GA3 injection treatment, where a total volume of 156 cm³ of GA3 was applied for 12 trees. The expenditure of GA3 was 28.5% higher (62 cm³) for spraying treatment compared to BOT injection.

2.6. Discussion and conclusions

Although a variety of methods have been tested for invasive exotic *G. triacanthos* invasion management, in cases where it is of interest not to fell the tree and/or to use a methodology with less product drift to the environment, the herbicide injection method used in this study proved to be a successful and effective method, as it was in previous studies (Geyer and Biles, 1975, 1976; Sosa et al., 2015; Sosa, 2021). In our study, Spring application season proved to be more effective in absolute terms (90% effectiveness) in concordance with Geyer and Biles (1976) findings, compared to Fall application season (76% effectiveness), coinciding with what was reported in previous studies for the northern hemisphere where the same mixture (Picloram + 2,4D) was more efficient between spring and summer than fall season (Ballard and Nowak, 2006), but not as effective as spring application by Geyer and Biles in 1975, with 99% effectiveness. In addition, no adverse impacts were recorded on native plants near herbicide-treated trees, nor on any other regenerating specimens of *G. triacanthos* or other exotics near the treated specimens. This reaffirms what was previously found in studies for this species where this herbicide mixture was tested with the Tordon101 injection method (Sosa et al., 2021). Although it is not possible to compare the evaluated application periods because of the temporal distance in spring and autumn herbicide-mix application treatments, it seems logical to think that from an economical and input utilization point of view it is preferable to opt for the spring application that left only 10% of specimens alive, as compared to autumn (fall) application that left 24% of specimens alive after one year of application. Furthermore, the fact of drying fruiting trees in

spring prevents them from leaving new propagules in the site, which would happen if they were harvested or if herbicide was applied in autumn. Spring herbicide application particularly in early flowering, also collaborates with the reduction of seed load it produces, something that agrees with the findings of Isaacs et al. (1989). In our case, when herbicide was applied in fall, the standing dried fruiting trees lost canopy foliage but were left with legumes on their branches. As was seen in parallel in this study, after drying, with the soil free without competition for light and with human trampling acting as a scarifier, the necessary species conditions for *G. triacanthos* remain to germinate.

One of the reasons to illustrate the fruiting tree specimens percentage or specimens capable of fruiting according to their fruiting survey, is to simply contrast the difference between spending herbicide on drying inoculum-producing trees and non-inoculum-producing trees, versus only drying inoculum-producing trees (37%). Looking at it the other way around, it takes 2.7 times as much herbicide (100/37) to dry all the trees, when to lower the inoculum load this is not necessary. Besides knowing which are the trees to be applied with GA3, this is important to know which trees are a source of propagule and are most important from an invasion management point of view. Drying fruiting trees would already make a significant difference in terms of reduced environmental and economic costs within a financial year, not to mention the difference in reduced operating costs. Similarly, for a BOT herbicide application for trees with fruiting capacity only, the operational cost of herbicide application (or GA3 if needed) in the BOT is reduced to 0.37, compared to an application of herbicide on the total individuals, for which 2.7 times the amount of herbicide (100/37) is needed to dry all trees, when to lower the inoculum load this is not necessary. The GA3 would be used in fruiting trees that have shadow tolerant native trees growing below them.

GA3 has been reported to inhibit flowering in *Jathropa curcas* (Li et al., 2018), reducing the amount of apical buds in *Eucalyptus nitens* cuttings (Moncur and Hasan, 1994), and suppressing flowering in other woody species (Barbosa and Dornelas, 2021). Regarding to GA3 trunk injection, Salazar-Garcia and Lovatt (1999) demonstrated that: "*high concentration of GA3 trunk-injected in the winter*

prior to bud break can, through increased bud abscission or inactivity, reduce inflorescence number with no effect on vegetative shoot number", in 'Hass' avocado buds. In this work, we documented for the first time the fruiting control of an Invasive Alien Plant (IAP) with GA3 application. In this regard, BOT injection application of GA3 was effective in inhibiting fructification and stopping flowering, being applied at early flowering. In contrast, foliar application (spray-dipping) did not differ from control trees in terms of fruiting. Besides, spraying application also meant having to transport a tank with water to the working area in order to dilute GA3 in water and fill the backpack-sprayer as many times as necessary, which was more laborious and inefficient in practice.

Given the extent and magnitude of the invasion of *G. triacanthos* in the Pampean region (Fernández et al., 2017; Ghersa et al., 2002), a temporary decrease in the amount of seeds due to induced decrease in fruiting would be of importance to perform a more efficient chemical and cultural control, in the short and long term. Due to the success in inhibiting fructification by injection with GA3 in *G. triacanthos* in this case study, it would not be unwise to say this method could be considered as an instrument to regulate the supply of propagules directly from specimens with propagule producing flowers (fruiting trees), helping the control task by reducing the amount of propagules in future years. Meanwhile, the herbicide control can focus on the progressive control applying herbicide in larger fruiting trees, while smaller fruiting trees are delayed in terms of flowering and fructification. Keeping fruiting *G. triacanthos* alive while inhibiting its fructification, allows a progressive decrease of seeds in the soil, in the seed bank and therefore a decrease of regenerants (seedlings) of this invader. At the same time, this method would allow the growth of native trees seedlings and juveniles that are tolerant to the shade of *G. triacanthos*, reducing competition with the juveniles and seedlings of the invasive. Once fruiting trees have been lowered to the lowest levels inside a managed area, non-fruiting individuals and new IAP trees are going to be the control focus.

The GA3 injection on fruiting IAP trees has also the benefit of not affecting native trees and seedlings, which is a very desired secondary effect in a native wood area. According to our results, after the establishment of native trees, a chemical

control would be carried out using the herbicide based on Picloram + 2.4D injected at base of the trunk in fruiting trees. With the GA3 injection in other fruiting specimens of reproductive age to prevent their fructification where there are seedlings of native trees, the growth of native riparian forest tree species could be possible, eventually applying the herbicide on the fruiting specimens once the native trees have reached a desirable size. Ultimately, after diminishing the fruiting trees and regenerants of *G. triacanthos* population, the trees with infertile gynoecium (non-fruiting) population would be gradually dried out. To complement this proposed control method, the management of invaded area should also be accompanied by the exclusion of livestock (Blumetto and Brazeiro, 2022), since livestock and flooding of rivers and streams disperse propagules (Blair, 1990; USDA, NRCS, 2022a-b). Cattle affects trophic levels that depend directly on the plant community, with a decrease in the abundance of vertebrate herbivores and carnivores, as well as herbivores and invertebrate pollinators, due to competition for food resources and cattle trampling that damage burrows (Filazzola et al., 2020).

On the other hand, lowering the propagule load decreases dispersal intensity, which is one if not the most important factor involved in the success of the invasion process (Vedder et al., 2021). Some studies point out that *G. triacanthos* is a pioneer species that colonizes open spaces (Ceballos et al., 2020; USDA, NRCS, 2022a-b), whose seeds have a high germination capacity adapting to a wide range of environmental conditions, being highly tolerant to light, which makes it a successful invasive woody (Tognetti et al., 2019). In this sense, this study constitutes the first precedent of GA3 application to reduce fruiting and seed production in an invasive woody plant, where we successfully recorded a significant decrease in fruiting of *G. triacanthos* when GA3 was applied to fruiting trees by injection at the base of the trunk. Among the main advantages associated with the use of GA3 for the control of *G. triacanthos*, it was initially thought to reduce the application of polluting chemicals such as herbicides used to reduce the density of this species population in protected areas. As some exotic plants species have been proven to act as nursing plants (Foster and Sandberg, 2004; Yang et al., 2009), by gradually eliminating the fruiting specimens and lowering the environmental seed load of *G. triacanthos*, it is

possible to allow native trees regeneration, in case the aptitude of this invasive exotic as a nurse for native trees is proven. The amount of GA3 used in this trial and per inhibited tree is significantly lower in volume than that used to kill a tree using the herbicide tested here, comparing the dose used for inhibition by injected GA3 against the dose of herbicide used in injection to kill a tree of the same size at the same time. For each cm³ of GA3 used for fruiting inhibition, compared to the volume of herbicide used to dry an individual, the excessive use of these soil and water pollutants such as Picloram and 2,4-D, is avoided. These are also two of the most studied herbicides in terms of their persistence in the environment (Sarmah et al., 2004), especially considering that the cutting of *G. triacanthos* creates clearings in the soil that favor the regeneration of this species because of its shade intolerant (direct sun stimulates its germination) (Blair, 1990; Grime and Jeffrey, 1965).

The herbicide injected in the spring in some fruiting specimens, together with the injection of GA3 in other fruiting specimens that have been selected as nurse plants because they harbor native trees under their canopy, or because they are in a protected area that does not support most herbicides, improves the possibilities for managing the control of *G. triacanthos*. Given its polygamous dioecious condition (Gordon, 1966; Izaguirre and Beyhaut, 2003; Silvera-Ruiz et al., 2022), the injection of GA3 is the most effective method to prevent fructification, applied during flowering period in plants with observed fructification, according to our results. On the other hand, the use of GA3 as a new tool for cultural control of this species, opens a range of possibilities for the treatment of invasive species with greater propagule production capacity than native species, being the injection of GA3 at the base of the trunk an effective method, but not the spraying method. For the same number of trees, GA3 expenditure was 28% higher in the sprinkling method, which makes this method not very convenient due to its higher cost and application time (less efficient), besides not being effective due to showing 50% less inhibition than the GA3 injection method. In addition, the application of GA3 by spraying has drip drift to other plants in the environment under the tree, which could stimulate the growth of axillary buds (Katyayini et al., 2020) of other invasive species or regenerate *G. triacanthos* seedlings, or even inhibit the fruiting of native trees which

has not been studied yet, but given the results of this work and the aforementioned background, it would be possible to expect.

In relation to the ecological conditions for the invasion of the species in the ecosystem under study mentioned by Rai and Kim (2019), and in particular speaking of an environmental factor, there could be an affinity with the soils where it is invading, in addition to the proximity to watercourses or riparian zones, drains and flooded environments. This has not been studied at the moment in the region covered by this study, but the bibliography of the species mentions that it has a preference for certain soils, which are its nutritional sustenance. This type of study in relation to the affinity of the species with soil types, would be beneficial to determine more accurately which are the sites with greater vulnerability to be invaded if the species had the opportunity to overcome the barriers of invasion, which is highly probable given that it only depends on the dispersal and natural dispersal agents for this species in the region. When GIS layers were overlaid for the soil types found at this site, they were found to be repeated, particularly the CONEAT Soil Groups. This study could not cover a survey of the soils the species is invading, but, in our opinion and given the previous background (Blair, 1990; Schindelbeck and Riha, 1988; Sosa et al., 2023), a study of these characteristics could also provide information on germination and regeneration success, to establish the suitability of different soils and environments that favor the continuous success of this invasion.

2.7. Bibliography

Aranda, M. J., Tognetti, P.M. and Maza, N. (2015). Grass competition surpasses the effect of defoliation on a woody plant invader. *Acta Oecologica*, 68, 37-42.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.07.003>

Barbosa, N. C. S. and Dornelas, M. C. (2021). The Roles of Gibberellins and Cytokinins in Plant Phase Transitions. *Tropical Plant Biology*, 14(1), 11-21.
<https://doi.org/10.1007/s12042-020-09272-1>

- Ballard, B. and Nowak C. (2006). Timing of Cut-Stump Herbicide Applications for Killing Hardwood Trees on Power Line Rights-of-Way. *Arboriculture & Urban Forestry*, 32(3), 118-125. <https://doi.org/10.48044/jauf.2006.016>
- Blair, R. M. (1990). *Gleditsia triacanthos* L. Honeylocust, Leguminosae: Legume family. In: Burns, Russell M., Honkala, B. H. *Silvics of North America. Volume 2, Hardwoods. Agriculture Handbook 654* (pp, 358-364) United States Department of Agriculture, Forest Service.
- Blumetto, O., La Cava, C. and Piñeyro, E. (2009). Control de especies arbóreas exóticas invasoras: evaluación de diferentes métodos químicos. Conference: TURAP 2009 5º Congreso Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Volumen 1. Montevideo, Uruguay.
- Blumetto, O. and Brazeiro, A. (2022). Ganado e invasión del bosque nativo por árboles exóticos: desde la facilitación al control. In *Oportunidades y desafíos del uso de los bosques nativos integrados a la producción ganadera de Uruguay* (pp, 41-52). INIA.
- Brazeiro, A., Betancourt, A. and Haretche, F. (2020). Bosques nativos de Uruguay: Distribución, diversidad y propuesta de clasificación. *Plantae*, 3, 18-35.
- Ceballos, J. C., Jiménez, Y. G. and Fernández, R. D. (2020). Estructura de los bosques de *Gleditsia triacanthos* en función de la edad (valle de La Sala, Tucumán, Argentina). *Ecología Austral*, 30(2), 251-259. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1083>
- Cobb, A. H. and Reade, J. P. H. (2010). *Herbicides and Plant Physiology*. 2nd edition. Crop and Environment Research Centre Harper Adams University College. Newport Shropshire, UK. ISBN: 978-1-405-12935-0. 295 p.
- de Dios, E. A., Delaye, L. and Simpson, J. (2019). Transcriptome analysis of bolting in *A. tequilana* reveals roles for florigen, MADS, fructans and gibberellins. *BMC Genomics*, 20, 473, 18p. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5808-9>
- Del Giorgio, F., Morelli, E., Yus-Ramos, R. and Jabs, M. (2022). Primer registro de *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904) y *Amblycerus robiniae* (Fabricius 1781) (Coleoptera: Chrysomelidae, Bruchinae) en la invasora *Gleditsia triacanthos*

- L., en Uruguay. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 71, 183-185. ISSN 1134-6094.
- Diez de Ulzurrun, P. (2013). *Manejo de Malezas Problema; Modos de acción herbicida*. REM, Red de conocimiento en malezas resistentes. ISSN 2250-5350 (versión on-line). Aapresid. 52p.
- Di Iorio, O. R. (2005). Una especie asiática de Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) que se desarrolla en las semillas de *Gleditsia triacanthos* L. (Caesalpiaceae) en la Argentina. *Agrociencia*, 39, 327-337.
- Di Iorio, O. R. (2015). A new previously predicted larval host for the Asian seed beetle *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904), and the incorporation of *M. dorsalis* (Fåhraeus, 1839) to the Argentinian fauna of Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, 56, 327–334. ISSN: 1134-6094.
- Di Marzio, W., Sáenz, M. E., Alberdi, J., Fortunato, N., Tangorra, M., Cappello, V. and 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), 1-7.
- Durán, A., Califra, A. and Molfino, J. H. (1999). *Suelos Del Uruguay Según Soil Taxonomy*. Facultad de Agronomía, UdelaR. 15p. 20th october 2021. <http://web.renare.gub.uy/media/suelos/informes/SuelosUruguaySoilTaxonomyInforme.PDF>.
- Fernández, R. D., Ceballos, S. J., Malizia, A. and Aragón, R. (2017). *Gleditsia triacanthos* (Fabaceae) in Argentina: a review of its invasión. *Australian Journal of Botany*. 65(3), 203-213.
- Filazzola, A., Brown, C., Dettlaff, M. A., Batbaatar, A., Grenke, J., Bao, T., Peetoom Heida, I. and Cahill, Jr J. F. (2020). The effects of livestock grazing on biodiversity are multitrophic: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 23(8), 1298-1309.

- Foster, J. and Sandberg, L. A. (2004). Friends or Foe? Invasive species and public green space in Toronto. *Geographical Review*, 94(2), 178-198. <https://doi.org/10.1111/j.1931-0846.2004.tb00166.x>
- Geyer, W. A. and Biles, L. E. (1975). Killing Unwanted Trees With Tordon 101 Mixture. Keeping Up With Research 21. *Kansas Agricultural Experiment Station Research Reports*, 0(12). <https://doi.org/10.4148/2378-5977.7313>
- Geyer, W. A. and Biles, L. E. (1976). Summer Injection of 2,4-D and Tordon Herbicides to Control Unwanted Trees in Kansas Woodlands. Keeping Up With Research 27. *Kansas Agricultural Experiment Station Research Reports*, 0(12). <https://doi.org/10.4148/2378-5977.7365>
- Ghersa, C. M., Fuente, E. D. L., Suarez, S. and Leon, R. J. C. (2002). Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 88(3), 271-278. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00209-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00209-2)
- GraphPad. (2024). Online. Visited on the 15th of september of 2024. <https://www.graphpad.com>
- Grime, J. P. and Jeffrey, D. W. (1965). Seedling Establishment in Vertical Gradients of Sunlight. *The Journal of Ecology*, 53(3), 621-642. <https://doi.org/10.2307/2257624>
- Grossmann, K., Kwiatkowski, J. and Tresch, S. (2001). Auxin herbicides induce H₂O₂ overproduction and tissue damage in cleavers (*Galium aparine* L.). *Journal of Experimental Botany*, 52(362), 1811-1816. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.362.1811>
- György, Z. (2007). To the biology of the honey locust seed beetle, *Megabruchidius tonkineus* (pic 1904) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). *Folia Entomologica Hungarica (Rovartani Közlemények)*, 68, 89-96.
- Harmony, K. R. (2016). Controlling Honey Locust (*Gleditsia triacanthos*) with Cut Stump- and Basal Bark-Applied Herbicides for Grazed Pasture. *Weed Technology*, 30(3), 801-806. <https://doi.org/10.1614/WT-D-15-00154.1>

- Hoshovsk, M. C. and Randall, J. M. (2022). *Management of Invasive Species*. California - Invasive Plant Council (CAL-IPC). Webpage. <https://www.cal-ipc.org/resources/library/publications/ipcw/mois/>
- Huston, M. A. (2004). Management strategies for plant invasions: Manipulating productivity, disturbance and competition. *Diversity and Distributions*, 10(3), 167-178. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00083.x>
- Isaacs, M. A., Murdock, E. C., Toler, J. E. and Wallace, S. U. (1989). Effects of Late-Season Herbicide Applications on Sicklepod (*Cassia obtusifolia*) Seed Production and Viability. *Weed Science*, 37(6), 761-765. <https://www.jstor.org/stable/4044995>
- Izaguirre, P. and Beyhaut, R. (2003). *Las leguminosas en Uruguay y regiones vecinas: Parte 2- Caesalpinioideae, 3- Mimosoideae*. Editorial Hemisferio Sur.
- Jermý, T., Szentesi, Á. and Anton, K. W. (2002). *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904) (Coleoptera: Bruchidae) first found in Hungary. *Folia Entomologica Hungarica (Rovartani Közlemények)*, 63, 43-45.
- Kalra, G. and Bhatla, S. C. (2018). 17, Gibberellins. In Bhatla, S. C. and Lal, M. A. (eds.). *Plant Physiology, Development and Metabolism* (pp, 617-628). Springer.
- Katyayini, N. U., Rinne, P. L. H., Tarkowská, D., Strnad, M. and van der Schoot, C. (2020). Dual Role of Gibberellin in Perennial Shoot Branching: Inhibition and Activation. *Frontiers in Plant Science*, 11, 736. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00736>
- Korotyaev, B. A. (2011). On Invasion of an East Asian Seed Beetle, *Megabruchidius tonkineus* (Pic) (Coleoptera, Bruchidae), Developing in *Gleditsia* seeds, in the Northwest Caucasus. *Entomological Review*, 91(9): 1167-1169. Pleiades Publishing. Inc. ISSN 0013-8738.
- Kurtek, I., Zahirović, Ž., Turić, N., Vručina, I., Vignjević, G., Merdić, E. and Sudarić B. M. (2017). First record of the invasive seed beetle *Megabruchidius tonkineus* (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) in Croatia. *Natura Croatica*, 26(1): 109-115.

- Li, J., Pan, B. Z., Niu, L., Chen, M. S., Tang, M., Xu, Z. F. (2018). Gibberellin inhibits floral initiation in the perennial woody plant *Jatropha curcas* J. *Plant Growth Regulation*, 37(3), 999–1006. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9797-8>
- Lobos, G. A. and Yuri, J. A. (2006). Inducción y diferenciación floral de cuatro cultivares de manzano en Chile. *Agricultura Técnica*, 66(2): 141-150. <https://doi.org/10.4067/S0365-28072006000200004>
- Lorenzo, P. and Morais, M. C. (2023). Strategies for the Management of Aggressive Invasive Plant Species. *Plants*, 12, 2482. <https://doi.org/10.3390/plants12132482>
- Mazía, C. N., Chaneton, E. J., Ghersa, C. M. and León, R. J. C. (2001). Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia*, 128(4), 594-602. <https://doi.org/10.1007/s004420100709>
- Mazía, C. N., Chaneton, E. J., Machera, M., Uchitel, A., Feler, M. V. and Ghersa C. M. (2010). Antagonistic effects of large- and small-scale disturbances on exotic tree invasion in a native tussock grassland relict. *Biological Invasions*, 12(9), 3109-3122. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9702-2>
- Mazía, C. N., Tognetti, P. M. and Cirino, E. D. (2013). Patch identity and the spatial heterogeneity of woody encroachment in exotic-dominated old-field grasslands. *Plant Ecology*, 214, 267-277. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0166-1>
- Melichar, M. W., Geyer, W. A. and Ritty, P. M. (1986). Hardwood tree control with herbicide applications. In *Proceedings, 40th annual meeting of the Northeastern Weed Science Society*; [Date unknown];[Location unknown]. [Place of publication unknown]: Northeastern Weed Science Society: 210-211. <https://eurekamag.com/research/001/379/001379458.php>
- MINISTERIO DE GANADERÍA AGRICULTURA Y PESCA (M.G.A.P.), Renare. (2020). *Descripción de Grupos de Suelos CO.N.E.A.T.* https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-03/Descripción%20de%20Grupos%20de%20suelos%20CONEAT_0.pdf

- Moncur, M. W. and Hasan, O. (1994). Floral induction in *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology*, 14(11), 1303-1312. <https://doi.org/10.1093/treephys/14.11.1303>
- Nebel, J. P. and Porcile, J. F. (2006). *La contaminación del bosque nativo por especies arbóreas y arbustivas exóticas*. Dirección General Forestal – Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca.
- QGIS.org. (2020-2024). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>’.
- Radosevich, S. R., Prather, T., Ghersa, C. M. and Lass, L. (2009). Chapter 17, Implementing Science-Based Invasive Plant Management. In Inderjit (Ed.), *Management of Invasive Weeds* (pp, 344-359). ISBN 978-1-4020-9201-5, e-ISBN 978-1-4020-9202-2.
- Rai, P. K. and Kim, K. (2019). Invasive alien plants and environmental remediation: A new paradigm for sustainable restoration ecology. *Restoration Ecology*, 28(1), 3-7. <https://doi.org/10.1111/rec.13058>
- Rizzo, I. (2019). *Evaluación de métodos de control de la exótica invasora Gleditsia triacanthos L. en un bosque ribereño* [Thesis]. Facultad de Agronomía, Universidad de la República.
- Posit team. (2023). RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. URL <http://www.posit.co/>.
- Salazar-Garcia, S. and Lovatt, C. J. (1999). Winter trunk injections of gibberellic acid altered the fate of ‘Hass’ avocado buds: Effects on inflorescence type, number and rate of development. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 74(1), 69-73.
- Salgado, A. S. E. (2021). *Evaluation of Megabruchidius tonkineus (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), a candidate biological control agent for Gleditsia triacanthos L. (Fabaceae) in South Africa* [M. S. Thesis]. Rhodes University.
- Sarmah, A. K., Müller, K. and Ahmad, R. (2004). Fate and behaviour of pesticides in the agroecosystem- A review with a New Zealand perspective. *Australian Journal of Soil Research*, 42(2), 125-154. <https://doi.org/10.1071/SR03100>

- Schindelbeck, R. R. and Riha, S. J. (1988). Soil acidity, and the growth, biomass partitioning and leaf mineral composition of honeylocust (*Gleditsia triacanthos* L.) seedlings. *Tree Physiology*, 4(4), 361-369.
- Schnabel, A. and Hamrick, J. L. (1995). Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: the scale and pattern of pollen gene flow. *Evolution*, 49(5), 921-931. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb02327.x>
- Silvera Ruiz, L. T., Amarilla, L. D., Torres, C., Košútová, D., Konôpková, J., Ferus, P. and Galetto, L. (2022). Reproductive biology of the invasive *Gleditsia triacanthos* L. (Fabaceae). *Flora*, 288, 152010. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152010>
- Soil Classification Working Group. (1998). *The Canadian System of Soil Classification* (3rd edition). Research Brand, Agriculture and Agri-Food Canada Publication, 1646. NRC Research Press.
- Sosa, B., Caballero, N., Carvajales, A., Fernández, G., Mello, A. L. and Achkar, M. (2015). Control de *Gleditsia triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. *Ecología Austral*, 25, 250-254. <https://doi.org/10.25260/EA.15.25.3.0.183>
- Sosa, B. (2021). *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* [Dr Thesis]. Programa de Desarrollo de la Ciencias Básicas. Universidad de la República.
- Sosa, B., Romero, D., Guerrero, J., Rodriguez, F. and Achkar, M. (2023). Spatial analysis to evaluate the effects of soil sand content on the progress of the invasive process of *G. triacanthos* in riparian forests [Preprint]. *Research Square*, 24p. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2706754/v1>
- Tamura, S. (1991). Historical Aspects of Gibberellins. In Takahashi, N., Phinney, B. O and MacMillan, J. (eds.). *Gibberellins* (pp, 1 – 8). Springer.
- Tognetti, P. M., Mazía, N. and Ibáñez, G. (2019). Seed local adaptation and seedling plasticity account for *Gleditsia triacanthos* tree invasion across biomes. *Annals of Botany*, 124(2), 307-318. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz077>

- Tu, M., Hurd, C. and Randall, J. M. (2001). *Weed Control Methods Handbook: Tools & Techniques for Use in Natural Areas. The Nature Conservancy, Saving the last great places on Earth.* Wildland Invasive Species Team. <http://tncweeds.ucdavis.edu>
- Uruguay. MINISTERIO DE AGRICULTURA Y PESCA (MAP). Dirección de suelos y fertilizantes. (1976). *Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay.* Montevideo. t.1.
- _____. _____. (1979b). *Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay.* Montevideo. t.3.
- United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service (USDA, NRCS). (2022a). Honey Locust *Gleditsia triacanthos* L. Fact Sheet. United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service. https://plants.usda.gov/DocumentLibrary/factsheet/pdf/fs_gltr.pdf
- United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service (USDA, NRCS). (2022b). Honey Locust *Gleditsia triacanthos* L. Plant Guide. United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service. https://plants.usda.gov/DocumentLibrary/plantguide/pdf/pg_gltr.pdf
- Vedder, D., Leidinger, L. and Cabral J. S. (2021). Propagule pressure and an invasion syndrome determine invasion success in a plant community model. *Ecology and Evolution*, 11(23), 17106-17116. <https://doi.org/10.1002/ece3.8348>
- Venegas, T. J. and Pérez, P. C. (2009). Análisis y optimización de técnicas de eliminación de especies vegetales invasoras en medios forestales de Andalucía. 5º Congreso Forestal Español- Montes y sociedad: Saber qué hacer. Sociedad Española Ciencias Forestales, Junta de Castilla y León (Eds.). ISBN: 978-84-936854-6-1. 10 p.
- Yang, L., Liu, N., Ren, H. and Wang, J. (2009). Facilitation by two exotic Acacia: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1786-1793. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.033>.

- Yus-Ramos, R. (2009). Revisión del género *Megabruchidius* Borowiec, 1984 (Coleoptera: Bruchidae) y nuevas citas para Europa. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 45, 371-382.
- Yus-Ramos, R., Ventura, D., Bensusan, K., Coello-García, P., György, Z., Stojanova, A. (2014). Alien seed beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) in Europe. *Zootaxa*, 3826, 401-448.
- Yus-Ramos R, Carles-Tolrá M. (2017). Un género nuevo para la fauna de brúquidos de la península ibérica: *Megabruchidius* Borowiec, 1984 (Coleoptera, Bruchidae), con sus dos especies de origen oriental. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 60: 313-316.

2.8. Annexes chapter 2

2.8.1. Location of Picada Alaniz and associated soils

Uruguay soils have a great heterogeneity of textures and mineralogical composition (lithology), varying within a few hectares as topography and natural drainage change. (Durán et al., 1999). Picada Alaniz in relation to the associated soils in figure 1, is integrated to the "Cebollatí Soil Unit" (MAP, 1979), the CONEAT Groups 03.2 and 03.3 (MGAP-Renare, 2020), and the survey of *G. triacanthos* in the study area. The soils of CONEAT Soil Group 03.2 correspond to soils in plains of medium altimetric level, formed by ancient alluvial sediments, stratified, with silty-clay and sandy granulometry. Sandy soil strata (sandy horizons) in the soil horizons, when exposed on the surface, form elongated bands (sandy banks). They are flat, slightly sloping sites with meso-reliefs, and have dominant Melanic Gleysols soil type, from black to very dark gray color, silty clay, very high fertility and poor drainage. In addition there are black colored, silty-clay to silty-clay, very high fertility and moderately well drained, hydromorphic Fluvisols (alluvial soils) and some hydromorphic Haplic Vertisols (Mound Grumosol soils) (MGAP-Renare, 2020; Soil Classification Working Group, 1998). In general they all have poor drainage, with an upper horizon of black color, silty clay loam, of very high fertility. They

flood slowly and for periods that depend on river flooding. They are used for grazing and the vegetation is summer meadow, with gallery forest against the river beds and parkland in the rest (MGAP-Renare, 2020).

CONEAT Soils Group 03.3 include river and stream plains associated with hills on crystalline basement, such as the plain in the Santa Lucia Chico Creek. They are short-lived, rapid flood plains, with meso-reliefs, showing channels and meanders typical of their fluvial origin. The geological material of clayey silt sediments near the watercourses, alluvial sediments of variable textures and stratified (MGAP-Renare, 2020). By comparing vector and raster GIS layers, and observations in the area along the Santa Lucía and Canelón Grande rivers, a high degree of association was observed between the soils, the lowlands and rivers, described for CONEAT Groups 03.2 and 03.3, agreeing with the descriptions of soil preferences for this species according to Blair (1990) and USDA, NRCS (2022a-b). Dominant soils of CONEAT Soil Group 03.3 are Melanic Eutrophic Planosols, sometimes cumulic, very dark brown to black, silty loam, and when cumulic, silty clay loams of very high fertility and imperfect drainage. There are also typical luvic, melanic Gleysols, black to very dark gray, silty clay loam or silty clay loam, with very high fertility and poor drainage (MGAP-Renare, 2020; Soil Classification Working Group, 1998). Hydrophilic and uliginous communities are associated in the humid areas (MGAP-Renare, 2020). All these site characteristics are similar if not the same, to the characteristics described for the invasive studied species. From our knowledge of the subject, the description of the soils in the study areas should be considered in future studies related to the invasion ecology of this species.

3. Caracterización de la regeneración de la invasora *Gleditsia triacanthos* L. y arbóreas nativas en un bosque ribereño

3.1. Resumen

La mayoría de las invasoras modifican los ecosistemas, lo que deteriora sus servicios ecosistémicos. No obstante, otras invasoras pueden aportar servicios ecosistémicos o ser inocuas. *Gleditsia triacanthos* L. es una de las cuatro plantas con mayor capacidad invasora en Uruguay, con capacidad para colonizar espacios no sombreados y alterar las comunidades naturales. Su manejo requiere integrar y comprender su dinámica poblacional, su fisiología, germinación y establecimiento, para lograr mayor efectividad en el control con métodos conocidos. El objetivo principal es caracterizar la regeneración proveniente de tres fuentes de propágulos de *G. triacanthos* y describir la regeneración de arbóreas nativas en el sitio. Las fuentes de propágulos de *G. triacanthos* analizadas fueron: (i) lluvia directa, (ii) inundación y (iii) ganado. En el caso del tipo 'lluvia directa', los regenerantes se cuantificaron bajo doseles de: *Gleditsia* viva (GV), *Gleditsia* seca (GS) y bosque nativo (BN), siendo los mismos doseles donde se identificó y relevó los regenerantes de arbóreas nativas. El efecto de la inundación se evaluó en parcelas con acumulaciones de legumbres en microrrelieves bajo dosel nativo sin *G. triacanthos*. Por último, el efecto del ganado vacuno y equino se midió mediante observación de heces en transectas de tiempo fijo. Se encontró mayor abundancia de regenerantes de *G. triacanthos* bajo el dosel GS, siendo significativamente menor bajo BN. La inundación aumenta el número de regenerantes bajo el bosque con microrrelieves. La regeneración de nativas fue diferente bajo GS contra los doseles GV y BN. La riqueza de arbóreas nativas fue menor bajo GS comparado con GV y BN. El secado de la invasora promueve la regeneración de sus propágulos y disminución de las nativas. El dosel GV permite regenerar *B. salicifolius* siendo más abundante que *G. triacanthos*. Es deseable esperar la regeneración de nativas antes de cortar *G. triacanthos*.

Palabras clave: regeneración arbóreas nativas; árbol invasor; nodricismo; exóticas.

Characterization of *Gleditsia triacanthos* L. invasive tree regeneration and native trees in a riparian forest

3.2. Summary

Most of biologic invasions modify ecosystems and can alter ecosystem services. However some invasive species can bring ecosystem services or be innocuous. *Gleditsia triacanthos* L. is one of the four most invasive plants in Uruguay, with capacity to colonize unshaded spaces, altering natural communities. Its management requires to understand and integrate its population dynamics, physiology, germination and establishment, in order to achieve greater effectiveness in the use of known control methods. The main objective was to characterize regeneration in three propagule sources of *G. triacanthos* and to describe regeneration of native tree species on the same site. Sources of *G. triacanthos* propagules analyzed were: (i) fallen under parent trees (direct propagules), (ii) flooding and (iii) livestock. The regenerants from direct propagules were quantified under canopies of: live *Gleditsia* (GV), dry *Gleditsia* (GS) and native forest (BN), being the same canopies where native tree regenerants were identified and surveyed. The effect of flooding was evaluated on plots with legumes accumulations on micro-undulations under native canopy without near *G. triacanthos* presence. Finally, the effect of cattle and horses was measured by feces observation in fixed time transects. Higher abundance of *G. triacanthos* regenerants was found under GS canopy, being significantly lower under BN. Flooding increased the number of regenerants under native forest. Regeneration of native trees was different under GS versus GV and BN canopies. Native tree richness was lower under GS compared to GV and BN. Drying the invasive promotes its own regeneration and decreases the natives. The GV canopy allows *B. salicifolius* regeneration, being more abundant than *G. triacanthos*. It is desirable to wait for native trees regeneration before *G. triacanthos* control with herbicide injection.

Key words: native tree regeneration, invasive tree, nodricity, nonindigenous

3.3. Introducción

El establecimiento de especies exóticas con capacidad invasora, conocido como invasiones biológicas (IB), es un proceso espacial y temporalmente continuo (Sakai et al., 2001). Las IB son uno de los principales componentes del cambio global (Vitousek et al., 1997). La mayoría de las especies no-nativas modifican los ecosistemas y afectan negativamente sus servicios ecosistémicos (Vicente et al., 2013). No obstante, algunas se vuelven inocuas a las comunidades que invaden (O'Hara, 2014). *Gleditsia triacanthos* L. es una especie que en su lugar de origen crece en zonas riparias (Blair, 1990). En Uruguay, los bosques ribereños están invadidos por esta especie exótica, entre otras plantas exóticas (CEEI-MVOTMA, 2015; Nebel y Porcile, 2006). *G. triacanthos* es una de las cuatro especies de plantas con mayor capacidad invasora en Uruguay (Brazeiro et al., 2021), que invade ecosistemas fluviales, en particular los bosques ribereños (Blumetto y Brazeiro, 2022; CEEI-MVOTMA, 2015; Nebel y Porcile, 2006). Esta especie tiene gran capacidad para colonizar sitios no sombreados, desplazar especies nativas y alterar comunidades naturales (USDA, NRCS, 2022a-b). Su manejo requiere la integración y comprensión de su dinámica poblacional, sus características fisiológicas, de germinación y establecimiento, para lograr mayor efectividad en métodos ya conocidos para el control de los individuos establecidos, así como los desarrollados en la etapa anterior de este estudio.

3.3.1. Evaluación de la regeneración de *G. triacanthos* en zona riparia

Picada Alaniz es una zona riparia con vegetación que alterna entre bosques ribereños y pajonales, invadida por *G. triacanthos* y otras leñosas exóticas, como *Fraxinus pennsylvanica*, *Morus alba* y *Acer negundo*, donde pajonales y arbóreas nativas más tolerantes al anegamiento (*Salix humboldtiana*, *Pouteria salicifolia* y *Cephalanthus glabratus*), coexisten con otras especies de bosque ribereño menos tolerantes a dicha condición ambiental. El tipo de vegetación riparia es determinado por el clima regional, el *pool* de especies de la región, los regímenes hidrológicos

geomorfológicos y de disturbios; además, en la mayor parte del mundo la vegetación riparia compone por plantas leñosas (matorrales, bosques o selvas), y las especies herbáceas dominan en donde el clima y la hidrogeomorfología, o el régimen de disturbios son desfavorables para las especies leñosas, para permitir la persistencia de arbustos y árboles (Richardson et al., 2007).

En cuanto a las necesidades de luz de la especie, Sullivan (1994) reportó mejor crecimiento para la especie en sitios con disturbios previos con exposición a la luz solar directa y crecimiento más lento bajo la sombra. Además, sus semillas tienen viabilidad por períodos de hasta 5 años, pero su germinación es gradual de forma individual según condiciones de humedad (Blair, 1990; Silvera-Ruiz et al., 2022). Su hábitat preferido es el suelo húmedo y fértil (aluvial), asociado a llanuras aluviales y orillas de cursos de agua, bien adaptada a inundaciones o crecidas de río ocasionales (Csurhes y Kriticos, 1994; Sullivan, 1994). Los regenerantes de *G. triacanthos* toleran el anegamiento hasta 105 días (Hook, 1984). El grado de invasión por *G. triacanthos* observado en Picada Alaniz es de tal magnitud en cuanto a la regeneración y dispersión, y las características del sitio son tan favorables para la especie, que el estudio de la regeneración de esta especie bajo distintas situaciones de competencia con otra vegetación del área, hace de la descripción de la regeneración de la invasora y de las arbóreas nativas en sí misma un valioso insumo para futuras estrategias de control o manejo de bosques riparios nativos, con o sin invasión.

3.3.1.1. Regeneración de *G. triacanthos* bajo tres tipos de dosel: gleditsia viva, seca y bosque nativo

En referencia a la capacidad de regeneración de los propágulos de *G. triacanthos* debajo de individuos adultos de su misma especie, sin distinción de sexo y bajo el dosel de bosque nativo local, existe un vacío de información sobre la ecología de bosques y de las invasiones en nuestro país. Se desconoce la capacidad de regeneración de la especie en situaciones de competencia contrastantes como debajo del dosel de bosque nativo, debajo del dosel de *G. triacanthos* vivas (de ahora en más Gleditsia viva) y debajo de *G. triacanthos* secas en pie (de ahora en más

Gleditsia seca). La cuantificación de los regenerantes de *G. triacanthos* en el área invadida, aporta un insumo para detectar la capacidad de regeneración de propágulos arrastrados por el agua de las crecientes o por heces de ganado que se degradan y dejan las semillas viables (USDA, NRCS, 2022a-b), debajo del bosque ribereño nativo invadido. La medición de la regeneración de *G. triacanthos* en el entorno cercano a adultos de esta especie secados mediante herbicida, también aporta información para desarrollar o mejorar medidas de control. Es así que luego de realizar el estudio sobre dos épocas de aplicación de herbicida en el tronco de *G. triacanthos* (ver capítulo 2), se procede a relevar los regenerantes de arbóreas nativas presentes bajo las copas de adultos secos y vivos de esta especie, y se los compara con regenerantes presentes bajo dosel de copas de arbóreas nativas sin la presencia de *G. triacanthos* u otras exóticas presentes en el área. No existen antecedentes de este tipo de estudios para esta especie, los cuales se entiende son necesarios para una mejor comprensión de la ecología de su invasión.

3.3.1.2. Regeneración en zonas de acumulación de legumbres

El conocimiento de la presión de propágulos es clave en el entendimiento de la ecología de la invasión (Richardson, 2004). Se sabe de la regeneración de *G. triacanthos* en el bosque nativo invadido (Sosa et al., 2015; 2018), y su preferencia por suelo con alto contenido de arcilla y bajo en arena (Sosa et al., 2023). No obstante, no se ha medido la regeneración directamente en acumulación de legumbres (propágulos) en las depresiones formadas por microrrelieves, donde se acumulan las legumbres junto con otros restos vegetales del bosque. Por este motivo es importante su medición en este estudio. Las aglomeraciones de legumbres ocurren en microrrelieves del suelo presentes en Picada Alaniz, y los suelos que presentan naturalmente este tipo de microrrelieve son los Vertisoles (MGAP-Renare, 2020; Soil Classification Working Group, 1998). Estas aglomeraciones se dan junto con otros residuos vegetales del bosque. La acumulación de restos vegetales conocida comúnmente como *resaca*, es el resultante del arrastre aleatorio de las crecidas del río, que luego es depositada de forma irregular a lo largo de los microrrelieves del

suelo y debido a la presencia de vegetación que interactúa (Diamond et al., 2020). No hay registros hasta el momento de realizar la toma de datos, de mediciones a campo sobre la regeneración de *G. triacanthos* en estas acumulaciones de legumbres y resaca en las áreas invadidas por esta especie o de un posible efecto positivo de estos microrrelieves gilgai de los Vertisoles bajo el bosque nativo para la germinación de la invasora, lo cual motivó el registro y análisis del caso.

3.3.1.3. Regeneración sobre bostas de ganado bovino y equino

El ganado bovino facilita la dispersión de las semillas de *G. triacanthos* (Blumetto y Brazeiro, 2022), y la germinación se facilita cuando las semillas son pasadas a través del tracto intestinal de animales, sin digerirlas, siendo el proceso de digestión lo que escarifica la capa impermeable de la semilla (Blair, 1990). Ferreras et al. (2015) compararon semillas pasadas por el tracto intestinal de dispersores con semillas sin escarificar, semillas escarificadas mecánicamente y escarificadas por medios químicos, para *G. triacanthos* comparada con *Vachellia aroma* nativa de Argentina, no encontrando diferencias para el porcentaje de germinación entre ambas especies en las heces. Horta y Pineda (2015) divulgaron imágenes de regenerantes de *G. triacanthos* sobre bostas de ganado aunque no aclaran textualmente si es procedente de bovino y/o equinos, en áreas invadidas del Área Protegida de Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay.

3.3.2. Regeneración de arbóreas nativas en Picada Alaniz bajo Gleditsia viva, seca y bosque nativo

Existen casos documentados sobre especies de plantas nativas creciendo a la sombra de especies invasoras, que describen algunas de las ventajas que brindan las exóticas para el proceso de facilitación, como ser la amortiguación de la temperatura, disminución de la radiación, menor demanda de evaporación, mayor humedad disponible en suelo, y mejora de la nutrición radicular (Cavieres, 2020; Yang et al., 2009). Algunas de estas relaciones se han descrito o catalogado como nodricismo de

exóticas hacia las nativas (Ewel y Putz, 2004; Foster y Sandberg, 2004; Yang et al., 2009). Hasta la fecha, no existen en Uruguay antecedentes del manejo de exóticas invasoras para la restauración del bosque nativo. Específicamente, no se ha evaluado la interacción de facilitación de *G. triacanthos* para la regeneración de arbóreas nativas bajo la copa de la invasora, interacción que ha sido largamente despreciada hasta ahora (Cavieres, 2020). El dosel de algunas especies genera condiciones microclimáticas, como ser la temperatura óptima, mayor disponibilidad de humedad y adecuada radiación fotosintéticamente activa, que facilitan la regeneración de otras especies en ambientes estresantes (Yang et al., 2009). La utilización de ejemplares adultos de *G. triacanthos* vivos como nodrizas para la reaparición de leñosas nativas tolerantes a su sombra no ha sido explorada, por lo que recabar información sobre la regeneración de arbóreas nativas bajo *G. triacanthos* es imperiosa teniendo en cuenta los casos documentados de especies invasoras nodrizas que dan una perspectiva distinta para el control.

Una incógnita sobre la regeneración de *G. triacanthos* y arbóreas nativas luego de cortar mecánicamente o secar en pie mediante herbicida un adulto de *G. triacanthos*, es qué sucede debajo de estos ejemplares alrededor de su tallo seco o el tocón, dado que los propágulos ahora quedan expuestas a mayor radiación incidente y un espacio libre de toda vegetación a causa del pisoteo que se produce al cortar o secar el árbol, ya que *G. triacanthos* ha sido descrita como especie tipo pionera (Blair, 1990).

La identificación de los rasgos de plantas que facilitan la invasión ha sido uno de los principales objetivos de la ecología de las invasiones (Ferrerías et al., 2015; Pyšek y Richardson, 2007), siendo la germinación un factor central en el ciclo vital de las plantas y jugando, por ende, un papel clave en la determinación de la capacidad invasora de las especies (Fenner y Thompson, 2005; Ferrerías et al., 2015).

El tema sin resolver en el control de la invasión de *G. triacanthos* nos lleva a preguntas como las siguientes: ¿Cuál es la principal fuente de regenerantes de *G. triacanthos* en el bosque ribereño del área de estudio?: a) ¿la regeneración sobre bosta de herbívoros que consumieron las legumbres sin digerir sus semillas?; b) ¿ la regeneración directa bajo dosel de copa de adultos de *G. triacanthos*?; c) ¿o la

regeneración en acumulaciones de resaca con legumbres bajo el dosel de bosque nativo en microrrelieves del terreno? Además, también surgen preguntas a responder relativas a la competencia y regeneración de arbóreas nativas del ecosistema invadido. Algunas de estas preguntas son: (i) ¿es posible la regeneración de arbóreas nativas debajo de *G. triacanthos*?, (ii) ¿si se da la regeneración de arbóreas nativas, cuáles son estas especies?, y (iii) ¿cuál es la abundancia de regenerantes nativos y *G. triacanthos* bajo los tres tipos de dosel estudiados?

El objetivo general de este estudio es caracterizar las distintas fuentes de propágulos de *G. triacanthos*, y caracterizar la regeneración de *G. triacanthos* y arbóreas nativas bajo distintos tipos de dosel.

Los objetivos específicos son:

- 1) Caracterizar las distintas fuentes de propágulos de *G. triacanthos* en el bosque ribereño de Picada Alaniz.
- 2) Describir la regeneración de *G. triacanthos* en el área de estudio bajo tres tipos de dosel: *Gleditsia* viva (GV), *Gleditsia* seca (GS) y bosque nativo (BN).
- 3) Describir la comunidad de regenerantes de arbóreas nativas en el área de estudio bajo los mismos doseles que los regenerantes de *G. triacanthos*: GV, GS y BN.

Tanto el objetivo específico n°1 como el n°2, buscan entender las distintas formas de dispersión de la especie en el sitio y su capacidad de regeneración en distintas situaciones. El objetivo específico 3, permitirá conocer cuales son las arbóreas nativas que crecen bajo *G. triacanthos* y aportar información para la elaboración de planes para restauración de bosque ripario en el mediano y largo plazo.

3.4. Materiales y métodos

3.4.1. Fuentes de propágulos y regeneración de *G. triacanthos* en Picada Alaniz

Para cuantificar la abundancia (A) de regenerantes de *G. triacanthos* provenientes de distintas fuentes de propágulos, se trabajó con tres situaciones: (1) lluvia directa bajo *Gleditsias* vivas; (2) inundación, evaluando la regeneración en cúmulos de legumbres bajo dosel de bosque nativo; y (3) ganado, cuantificando los regenerantes de *G. triacanthos* en bostas de bovinos y equinos.

En el caso de la lluvia directa se establecieron quince parcelas circulares de 2 m de radio bajo tres tipos de dosel: (a) *Gleditsias* vivas (GV): adultos de *G. triacanthos* en edad reproductiva, de entre 6 y 45 cm de DAP y entre 3,5 y 7 m de altura, partiendo de la base del tronco del árbol madre como punto central; (b) *Gleditsias* secas (GS): adultos de *G. triacanthos* secados mediante aplicación por inyección de herbicida en la base del tronco el año anterior (2021) y (c) bosque nativo (BN): regenerantes de *G. triacanthos* dentro del bosque en zonas con dosel dominado por especies nativas y sin presencia de *G. triacanthos* adultos. En estas se contabilizaron dos categorías: plántulas: ejemplares desde 0,05 m hasta 0,5 m de altura y juveniles: plántulas mayores a 0,5 m de altura y hasta 2,5 cm de DAP. A su vez, se midió la distancia desde cada individuo regenerante hasta el árbol adulto del centro de la parcela. Se registró la abundancia total de regenerantes de *G. triacanthos* (A) en cada estrato por parcela, y su densidad (D), expresada de ahora en adelante como *regenerante.m⁻²* ($D = \text{regenerante.m}^{-2}$). El efecto de la inundación fue medido instalando quince parcelas cuadradas de 1 m de lado ubicadas sobre desniveles naturales e irregulares del suelo del bosque (microrrelieves del suelo) con acumulación de legumbres, establecidas por el arrastre y deposición del régimen de crecidas del río Santa Lucía dentro del bosque, debajo de dosel de árboles nativos sin presencia de *G. triacanthos*. Las dimensiones de estas parcelas difieren de las del tipo lluvia directa debido a que las depresiones de microrrelieves rara vez superan un

m². Al igual que en el caso de la lluvia directa, en cada parcela se midió la altura y el DAP de los regenerantes, y se calculó la A y D.

Finalmente, para evaluar el efecto del “ganado” sobre la regeneración de *G. triacanthos* en bostas de ganado bovino y equino *in situ*, presente de forma esporádica en la zona, se realizaron cinco transectas de quince minutos de duración y se contaron las bostas hasta 5 m a cada lado de la transecta, el número de germinantes por bosta y total de semillas por bosta (una bosta = una unidad de muestreo por transecta). Se repitieron las transectas de manera estacional (dos veces), en otoño e invierno de 2022, coincidiendo con la época de presencia de legumbres maduras presentes en los árboles y una merma en el crecimiento de pasturas pastoreadas por el ganado bovino y equino, que ingresó en el área de estudio previo al muestreo.

3.4.2. Regeneración de arbóreas nativas en el contexto de invasión por *G. triacanthos* Picada Alaniz

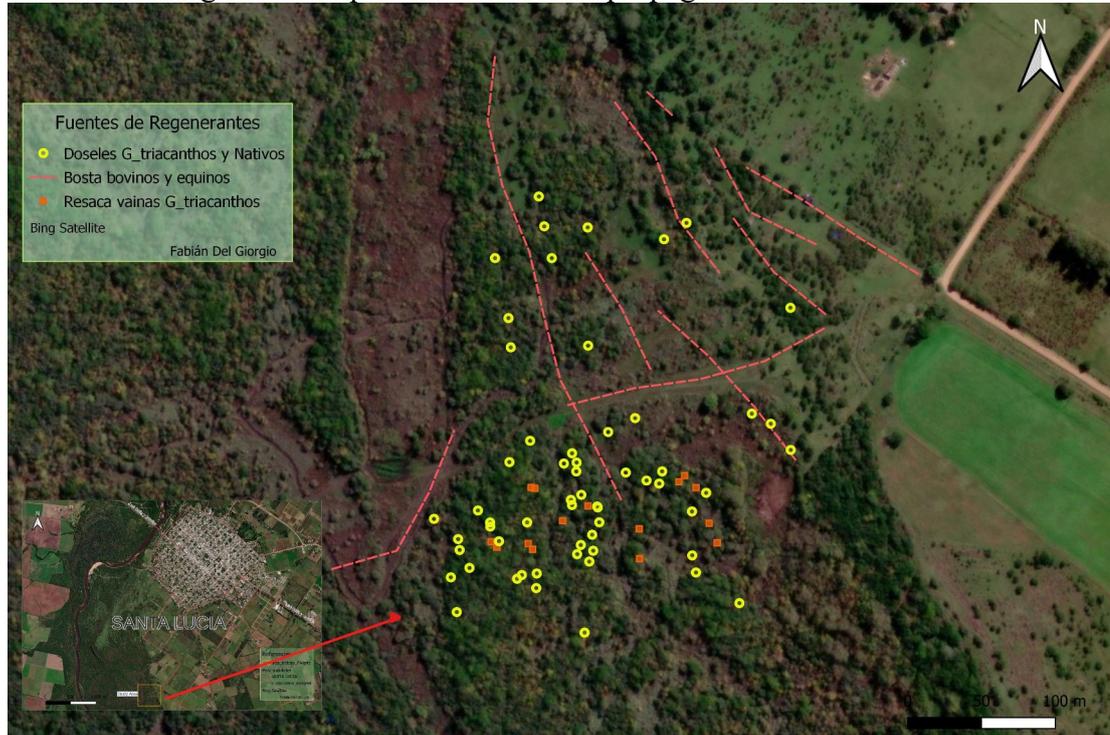
Para caracterizar la regeneración de arbóreas nativas en el bosque de Picada Alaniz y su crecimiento bajo *G. triacanthos*, se relevaron quince parcelas circulares de 2 m de radio en las que se midieron regenerantes de arbóreas nativas bajo los tres tipos de dosel anteriormente descritos: GV, GS y BN. En cada una de las parcelas se contabilizaron plantines desde 0,05 hasta 0,5 m altura, y juveniles desde 0,5 m altura y hasta 2,5 cm DAP, y se calculó la abundancia total (A), abundancia por especie (Ae), densidad (D) y riqueza de especies (R) por tipo de dosel. Además se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de diversidad o dominancia de Simpson (λ), que contempla la riqueza y abundancia de cada especie (Jiménez et al., 2017; Villarreal et al., 2004). Se identificó la especie, se registró la altura y DAP a todos los regenerantes nativos en cada parcela, al igual que para los regenerantes de *G. triacanthos* de tipo lluvia directa.

3.4.3. Análisis de datos

En la figura 6 se observa las ubicaciones de las parcelas de relevamiento de las tres fuentes de regeneración, desglosadas en los ítems 3.5.1., 3.5.2. y 3.5.3.

Figura 6

Muestreo de regeneración para tres fuentes de propágulo de *G. triacanthos*.



Tanto las variables abundancia de regenerantes de *G. triacanthos* (ArG) para propágulos de tipo lluvia directa como la abundancia de arbóreas nativas (ArN) bajo los tres tipos de doseles muestreados y la riqueza de regenerantes de nativas, fueron analizadas utilizando un modelo lineal generalizado (GLM) con función de enlace *log*, para una distribución *Poisson*. De igual manera, las variables de distancias medias mínimas y máximas de regeneración desde el centro de la parcela, y las alturas de los regenerantes tanto de *G. triacanthos* como de arbóreas nativas, se analizaron mediante un GLM con función de enlace *log* pero con distribución *Gamma*. El *software* estadístico utilizado fue R con la plataforma Rstudio (Posit team, 2023). Los mapas se realizaron utilizando el software libre QGIS.org (versiones 3.16, 3.22 y 3.28).

3.5. Resultados

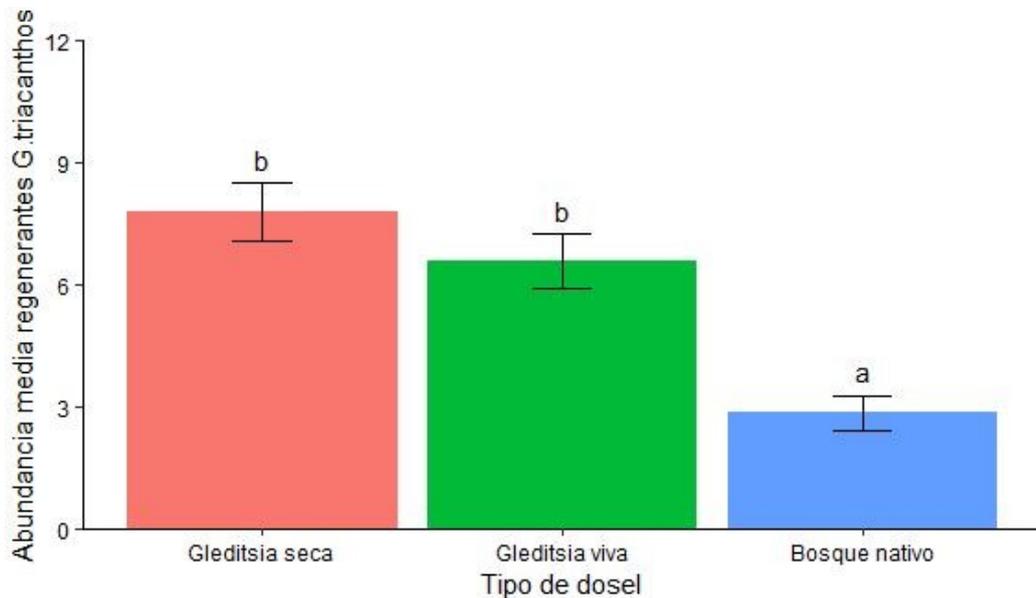
3.5.1. Regeneración de propágulos de *G. triacanthos*

3.5.1.1. Regeneración de propágulos de tipo lluvia directa bajo dosel de bosque nativo, dosel de *G. triacanthos* vivas y secas

En el caso de la lluvia directa, se encontraron diferencias significativas en la abundancia de regenerantes de *G. triacanthos* (ArG) entre los doseles de GV, GS y BN ($Chisq_{gl(2)} = 38,3$; $p < 0,0001$) (figura 7). Se encontraron más regenerantes bajo los doseles GV y GS, con una ArG promedio de 6,6 y 7,8 por parcela respectivamente, mientras que la ArG promedio bajo el dosel BN fue 2,87, distinta de GV y GS.

Figura 7

Abundancia de regenerantes juveniles y plántulas de *G. triacanthos* por tipo de dosel.

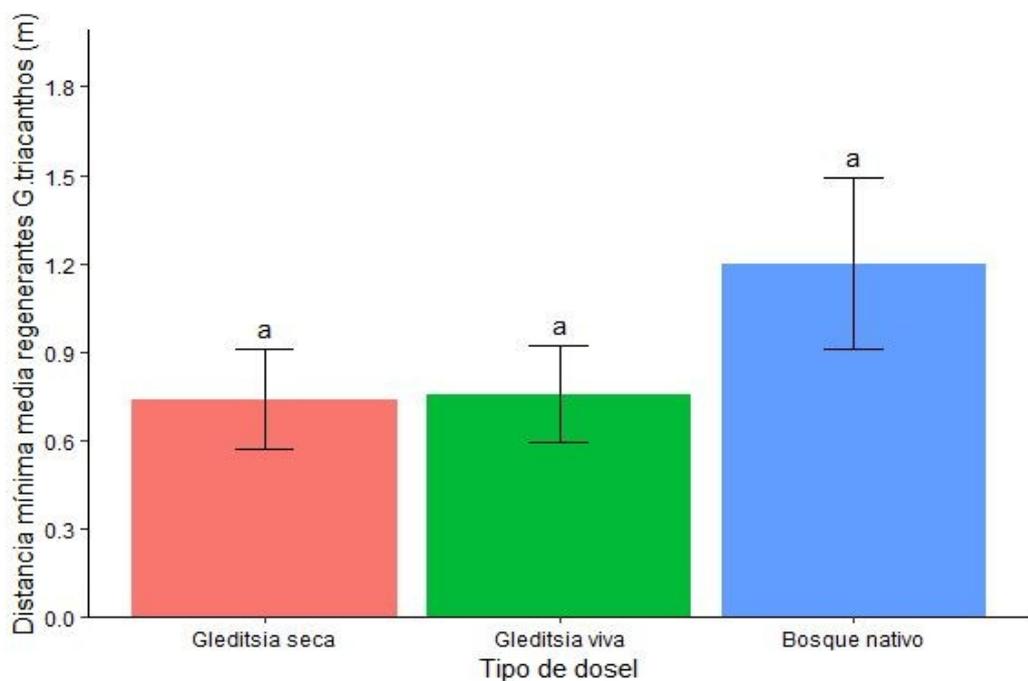


Con un área de parcela de 12,57 m², la densidad media ($D = \text{regenerante} \cdot \text{m}^{-2}$) de regenerantes de *G. triacanthos* bajo parcela GV fue de 0,53 regenerante.m⁻², de 0,61 regenerante.m⁻² en GS y 0,23 regenerante.m⁻² en BN. De 258 regenerantes de *G. triacanthos* encontrados en el total de parcelas, 7,36 % fueron juveniles y el 92,64 %

fueron plántulas (menor a 50 cm de altura). No se encontraron diferencias significativas entre las distancias mínimas medias ($Chisq_{gl(2)} = 2,84$; $p = 0,24$) (figura 8), ni las distancias máximas medias ($Chisq_{gl(2)} = 0,44$; $p = 0,8$) (figura 9) en la regeneración de *G. triacanthos* desde el centro hasta el borde de las parcelas, bajo los distintos tipos de dosel.

Figura 8

Distancia mínima media de regeneración de *G. triacanthos* según dosel.



Las alturas mínimas, máximas y medias en las parcelas de regenerantes de *G. triacanthos* para cada tipo de dosel se presentan en la tabla 1, donde se observa que las alturas de los regenerantes de *G. triacanthos* fueron mayores bajo los doseles de Gleditsia viva y seca en comparación con el dosel de bosque nativo. En cuanto a la altura media de regenerantes de *G. triacanthos* en los tres doseles analizados, los regenerantes creciendo bajo BN fueron sensiblemente menores a los que crecían bajo GV y GS ($Chisq_{gl(2)} = 6,315$; $p < 0,05$) (figura 10).

Figura 9

Distancia máxima media de regeneración de *G. triacanthos* según dosel.

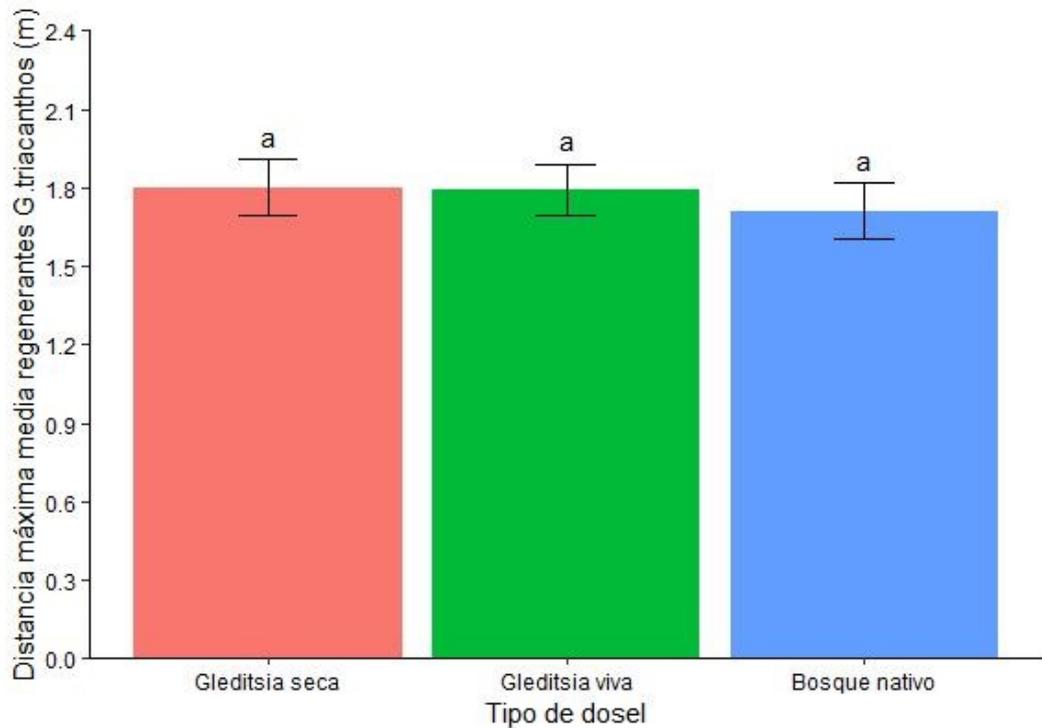


Tabla 1

Altura mínima, máxima y media de regenerantes de *G. triacanthos* en BN, GV y GS.

Dosel	H min media	H max media	H media parcelas
Bosque Nativo (BN)	0,07	0,19	0,13
Gleditsia Viva (GV)	0,10	0,64	0,30
Gleditsia Seca (GS)	0,17	0,60	0,36

3.5.1.2. Regeneración de propágulos por “inundación” bajo dosel nativo

La ArG en parcelas de 1 m² sobre acumulación de propágulos por inundación fue de 4,4 regenerantes por parcela con legumbres de *G. triacanthos* en depresiones de microrrelieves del terreno en dosel BN (figura 11). En este caso, ArG es igual a la densidad de regenerantes (D) por m² (regenerante.m⁻²), es decir 4,4 regenerante.m⁻².

Figura 10

Altura media de regenerantes de *G. triacanthos* según tipo de dosel.

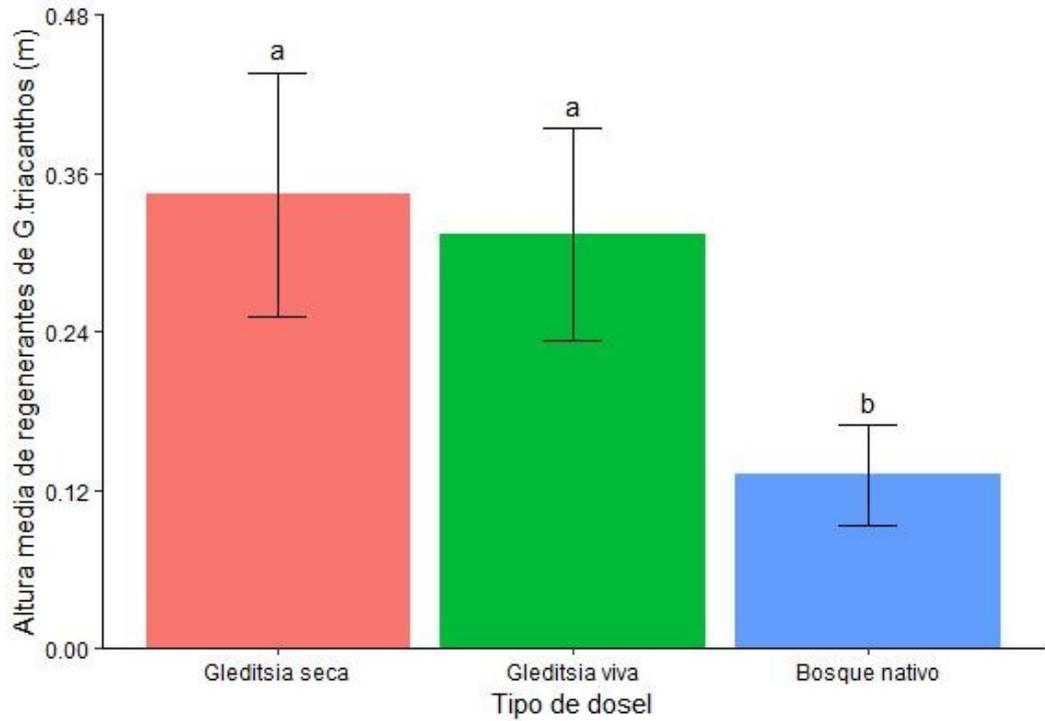


Figura 11

Parcela de regeneración de propágulos de *G. triacanthos* por “inundación”.



La altura media de los regenerantes de *G. triacanthos* (HGt) en estas parcelas

fue de 0,10 m, sin regenerantes juveniles, con una máxima de 0,42 m y una mínima de 0,05 m, en un total de quince parcelas evaluadas.

3.5.1.3. Regeneración de propágulos en bostas de bovinos y equinos

La densidad media de regenerantes de *G. triacanthos* entre ambos muestreos para otoño e invierno (abril y julio de 2022), fue tan solo 0,0015 regenerante.m⁻². El mayor porcentaje de bostas encontrado en el área fue de procedencia equina (86,5 %) (figura 12) y solamente se encontraron regenerantes en bostas de origen equino. De las bostas equinas, solo cinco tenían regenerantes, contabilizándose un total de seis regenerantes de *G. triacanthos*.

Figura 12

Bosta bovina con semillas de *G. triacanthos* forrajeadas por hormigas *Acromyrmex*.



Dado el bajo porcentaje de regenerantes observado en las bostas, no se pudo establecer una asociación entre estos y la presencia o ausencia de luz, siendo que se

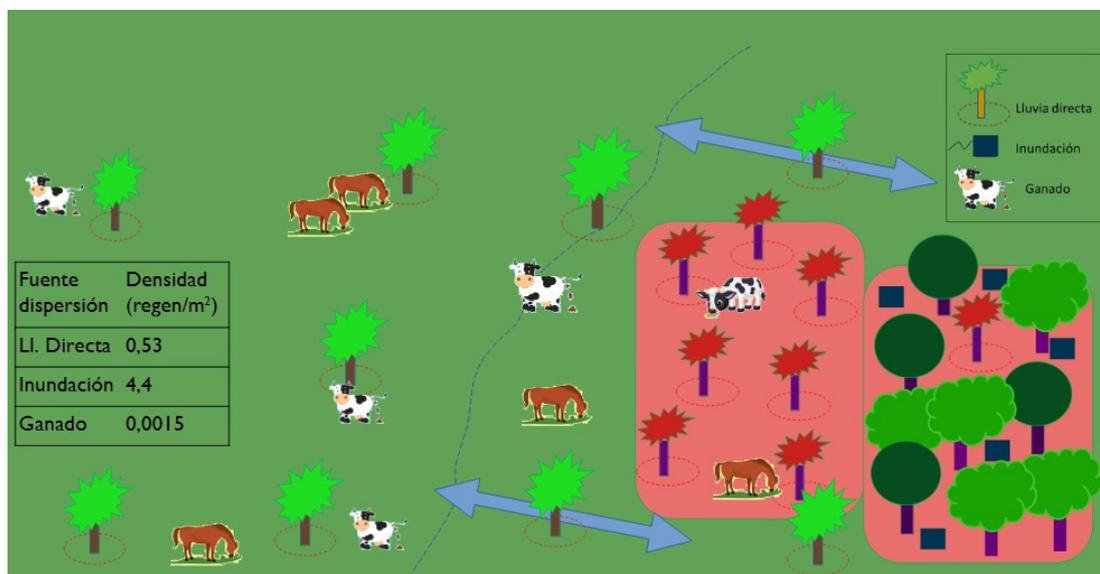
diferenciaron las bostas según estuvieran a la luz solar directa o a la sombra (luz difusa generada por árboles o arbustos), con un porcentaje de 85,1 de bostas a la luz directa y 14,9 % a la sombra.

Este abril del 2021, se observó y documentó mediante fotografías, antes de un evento de crecida del río Santa Lucía, hormigas del género *Acromyrmex* forrajeando cotiledones de regenerantes emergentes de *G. triacanthos* sobre bostas de bovinos (figura 12). Las crecidas no solo impidieron el relevamiento de regenerantes en otoño e invierno del mismo año cuando los árboles femeninos de *G. triacanthos* tienen legumbres con semilla en sus ramas, sino que además provocó que los propietarios no dejen su ganado pastoreando en el sitio. Lo anterior pudo haber modificado el resultado de los regenerantes por dispersión de ganado.

3.5.1.4. Comparación entre densidades de regenerantes de *G. triacanthos*

Figura 13

Densidad de regenerantes de *G. triacanthos* según fuente de propágulos.



La figura 13 representa a modo de esquema, la densidad de regenerantes de *G. triacanthos* de las fuentes de propágulo de tipo lluvia directa bajo GV, de tipo inundación bajo BN y, de tipo ganado sobre bostas de bovinos y equinos. Los métodos de muestreo, tamaños de parcela y las fechas de realización de la

caracterización de los regenerantes de *G. triacanthos*, fueron diferentes para los tres tipos de propágulos. Por lo anterior, la importancia de las diferentes densidades de regenerantes encontradas en las diferentes fuentes de propágulos, no son comparables a nivel estadístico. Sin embargo, la importancia de cada tipo de fuente de propágulo tiene incidencia diferente en las etapas de invasión por esta especie, por lo que se discutirá en la discusión y conclusiones.

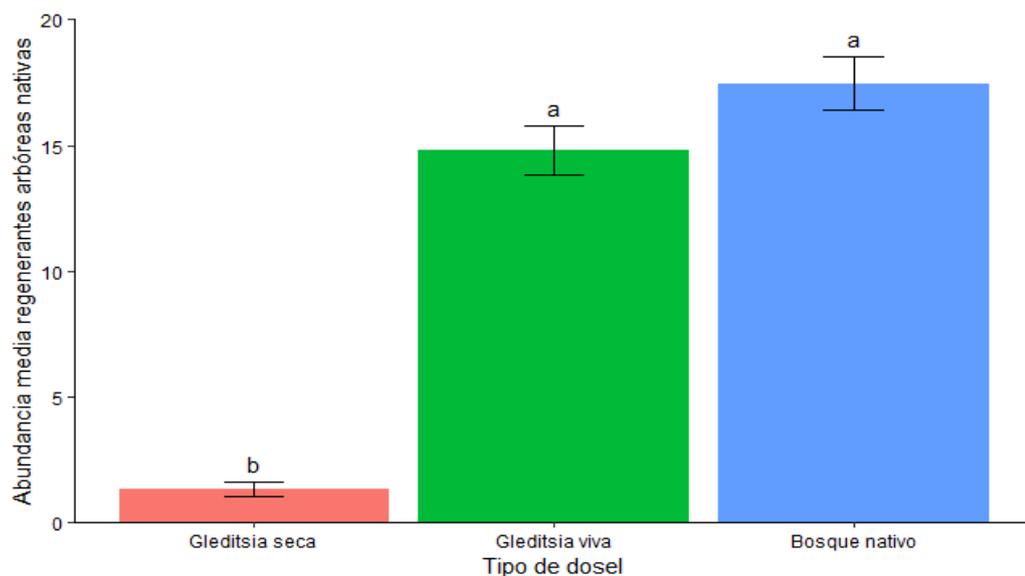
3.5.2. Regeneración de arbóreas nativas bajo los doseles GV, GS y BN

3.5.2.1. Abundancia, densidad y altura de regenerantes nativos

El modelo aplicado mostró diferencias significativas en abundancia de regenerantes de arbóreas nativas (ArN) bajo los tres tipos de dosel estudiados, ($Chisq_{gl(2)} = 271,5$; $p < 0,0001$) (figura 14).

Figura 14

Abundancia de regenerantes de arbóreas nativas bajo GS, GV y BN.



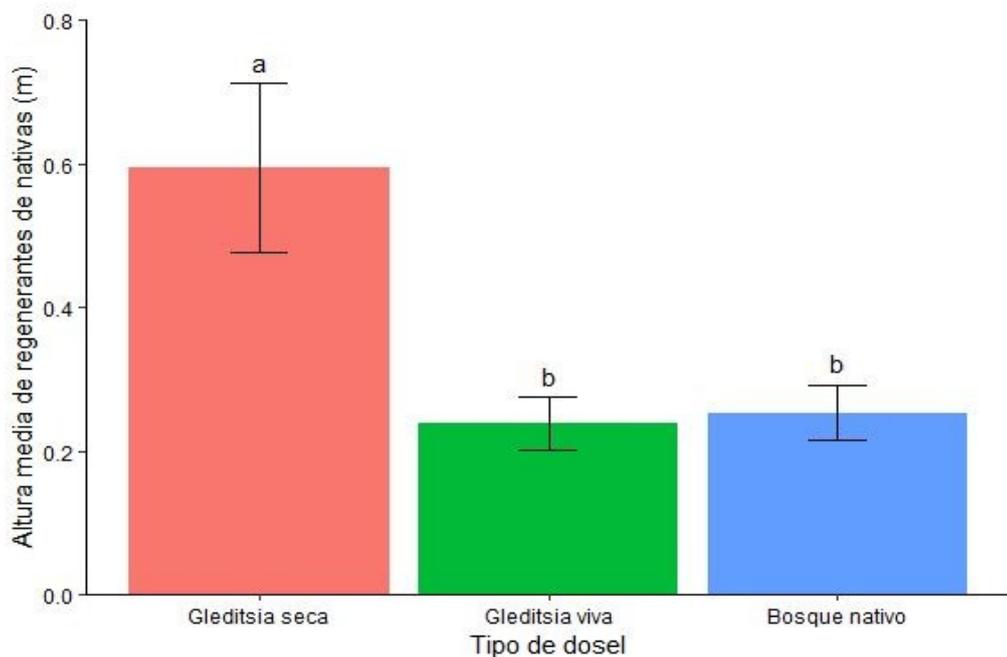
La ArN bajo dosel BN y GV fue de 17,47 y 14,8 regenerantes nativos por parcela, mientras que la ArN bajo GS fue de 1,3 (figura 14). En cuanto a las D, los

regenerantes de arbóreas nativas fueron de: 1,39 regenerante.m⁻² bajo el dosel BN, 1,18 regenerante.m⁻² bajo GV, y 0,1 regenerante.m⁻² bajo GS.

De un total de 501 regenerantes de arbóreas nativas contabilizados en quince parcelas para tres tipos de dosel, dos individuos fueron clasificados como adultos debido a la presencia de floración en estos, 465 individuos regenerantes (92,81 %) correspondieron a plántulas y 34 individuos regenerantes (6,79 %) eran juveniles. La altura media (H media) de los regenerantes nativos mostró diferencias estadísticas ($Chisq_{gl(2)} = 17,302$; $p < 0,0001$) bajo los distintos tipos de dosel, con 0,58 m bajo GS, y 0,24 y 0,26 m bajo GV y BN, respectivamente (figura 15).

Figura 15

Altura media de regenerantes arbóreas nativos bajo GS, GV y BN.



La tabla 2 presenta los datos resumidos para las alturas medias, mínimas y máximas por dosel.

Tabla 2

Altura mínima, máxima y media de regenerantes arbóreos nativos bajo GS, GV y BN.

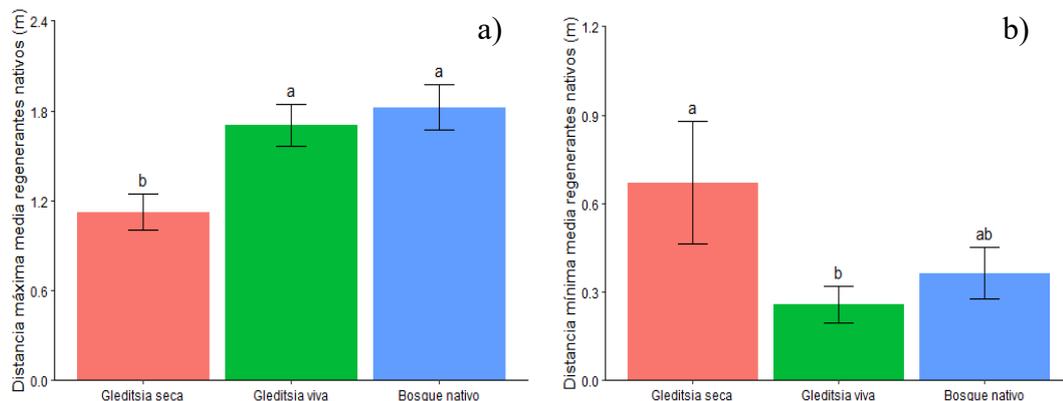
Dosel	H mín. media	H máx. media	H media
BN	0,05	2,7	0,26
GV	0,04	3,00	0,24
GS	0,13	2,60	0,58

3.5.2.2. Distancia de regeneración mínima y máxima de arbóreas nativas

Las distancias medias de regeneración desde el centro hacia el límite de las parcelas de los regenerantes nativos mostró diferencias entre tipos de dosel, tanto para la distancia mínima media como máxima media (figuras 16 a y b). La distancia mínima media fue distinta entre los doseles GV y GS, siendo el dosel BN (bosque nativo) una clase intermedia entre *a* y *b* ($Chisq_{gl(2)} = 6,3867$; $p < 0,05$). La distancia máxima media fue distinta entre los estratos BN y GV respecto de GS ($Chisq_{gl(2)} = 12,78$; $p < 0,01$).

Figura 16

Regeneración de arbóreas nativas desde el centro de la parcela: a) distancia máxima media; b) distancia mínima media.



Al analizar los datos de las distancias promedio, se observó una mayor distribución de los regenerantes nativos en las parcelas de los estratos GV y BN que

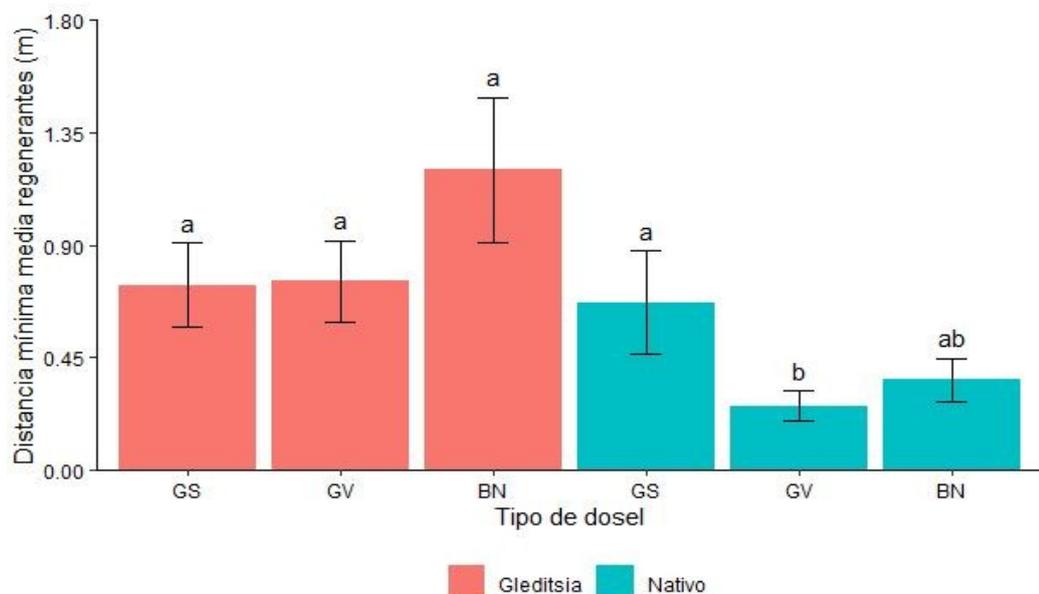
en GS. Los regenerantes nativos crecieron más cerca del tronco en GV y BN (0,25 y 0,36 m respectivamente), que en GS (0,67 m). Lo mismo sucedió con las distancias máximas de crecimiento hacia los bordes de las parcelas (GV = 1,7 m; BN = 1,82 m; GS = 1,12 m), donde los regenerantes de nativas crecieron más hacia los límites de las parcelas en GV y BN, que en GS. Lo anterior se discute en el apartado 3.6.

3.5.2.3. Comparación entre distancias de regenerantes arbóreas nativas vs regenerantes de *G. triacanthos* bajo los tres doseles

La figura 17 ilustra la distancia mínima media de regenerantes de arbóreas nativas (nativo) del bosque ribereño de Picada Alaniz y regenerantes de *G. triacanthos* (gleditsia), tomando como punto de inicio el centro de la parcela y yendo hasta su borde, comparando los tres doseles (GS, GV y BN).

Figura 17

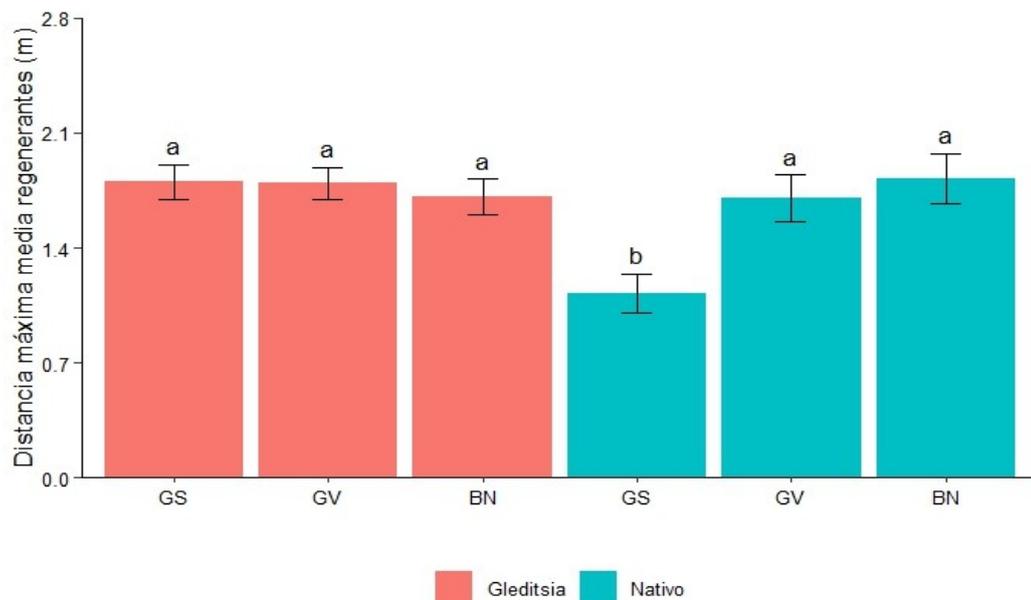
Distancia mínima media de regenerantes desde el centro y hacia el borde de la parcela.



Los regenerantes nativos bajo GV fueron distintos de los nativos bajo GS y los regenerantes de *G. triacanthos* (gleditsia) en los tres doseles en cuanto a la distancia mínima de regeneración desde el centro de la parcela (figura 17). La figura 18 ilustra la distancia máxima media de los regenerantes nativos y de los de *G. triacanthos* desde el centro de la parcela y hasta el borde la misma, comparando los tres doseles (GS, GV y BN) y ambos tipos de regenerantes (gleditsia y nativo).

Figura 18

Distancia máxima media de regenerantes de desde el centro y hacia el borde de la parcela.



En el caso de los regenerantes de *G. triacanthos* (Gleditsia), no se detectó diferencias significativas para la distancia máxima media de su regeneración bajo los tres doseles, ni con los regenerantes arbóreos nativos bajo GV y BN (figura 18).

3.5.2.4. Riqueza de regenerantes arbóreas nativas bajo los tres doseles

En el área de estudio se registraron diez especies de arbóreas nativas. En el género *Sebastiania* se identificaron dos especies (*Sebastiania commersoniana* y *Sebastiania brasiliensis*) que no fueron distinguidas entre sí en muchos casos por su

escaso tamaño (tabla 3). La riqueza de especies (S) de regenerantes de arbóreas nativas varió entre tipos de dosel ($Chisq_{gl(2)} = 23,42$; $p < 0,0001$), siendo menor para GS (figura 19). En el dosel BN se registró un promedio de 3,2 especies de arbóreas nativas y 2,93 especies bajo el dosel GV. El dosel GS fue distinto de BN y GV, con una S media más baja de 0,93 especies.

Tabla 3

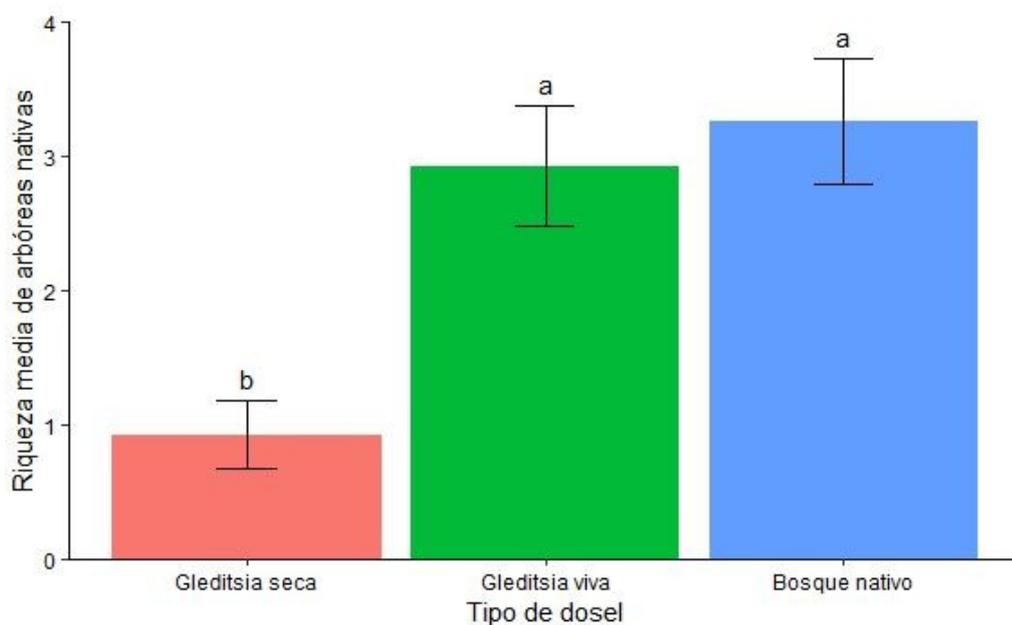
Regenerantes de arbóreas nativas en el sitio Picada Alaniz: familia, especie, nombre común y dosel.

Familia	Especie	Nombre común	Dosel
Cannabaceae	<i>Celtis tala</i>	Tala	BN
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Blanquillo	GS, BN
	<i>Sebastiania commersoniana</i>	Blanquillo	GV, GS
	<i>Sebastiania</i> sp.	Blanquillo	GV, GS, BN
Fabaceae	<i>Senegalia bonariensis</i>	Acacia/Uña de gato	GV, GS, BN
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	Arrayán	GV, GS, BN
	<i>Myrceugenia glaucescens</i>	Murta	GV, BN
	<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	Guayabo colorado	GS, BN
Rhamnaceae	<i>Scutia buxifolia</i>	Coronilla	GV, BN
Sapindaceae	<i>Alophylus edulis</i>	Chal-Chal	GV, BN
Sapotaceae	<i>Pouteria salicifolia</i>	Mataojo	GV, BN

Celtis tala se registró únicamente debajo del dosel BN, mientras que *Myrcianthes cisplatensis* no se registró bajo GV. Las especies *Myrceugenia glaucescens*, *Scutia buxifolia*, *Pouteria salicifolia* y *Alophylus edulis*, en cambio, no se encontraron bajo GS. En términos absolutos, la especie *Blepharocalyx salicifolius* fue la que mostró mayor regeneración, tanto en comparación con las demás arbóreas nativas como con el total de regenerantes de *G. triacanthos*. La mayor proporción de regenerantes de *B. salicifolius* regeneró bajo BN.

Figura 19

Riqueza de especies nativas bajo doseles GS, GV y BN.



A continuación, se presentan los valores de riqueza de especies (S), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') e índice de diversidad o dominancia de Simpson (λ), que contemplan la riqueza y abundancia de cada especie (tabla 4). La S total según tipo de dosel fue mayor en el dosel BN, seguida por GV y, en último lugar, por GS. La especie *B. salicifolius* fue dominante en los doseles BN y GV, mientras *G. triacanthos* dominó en GS (tabla 4 y figura 21).

Tabla 4

Regenerantes de nativos y *G. triacanthos*: riqueza, diversidad y dominancia.

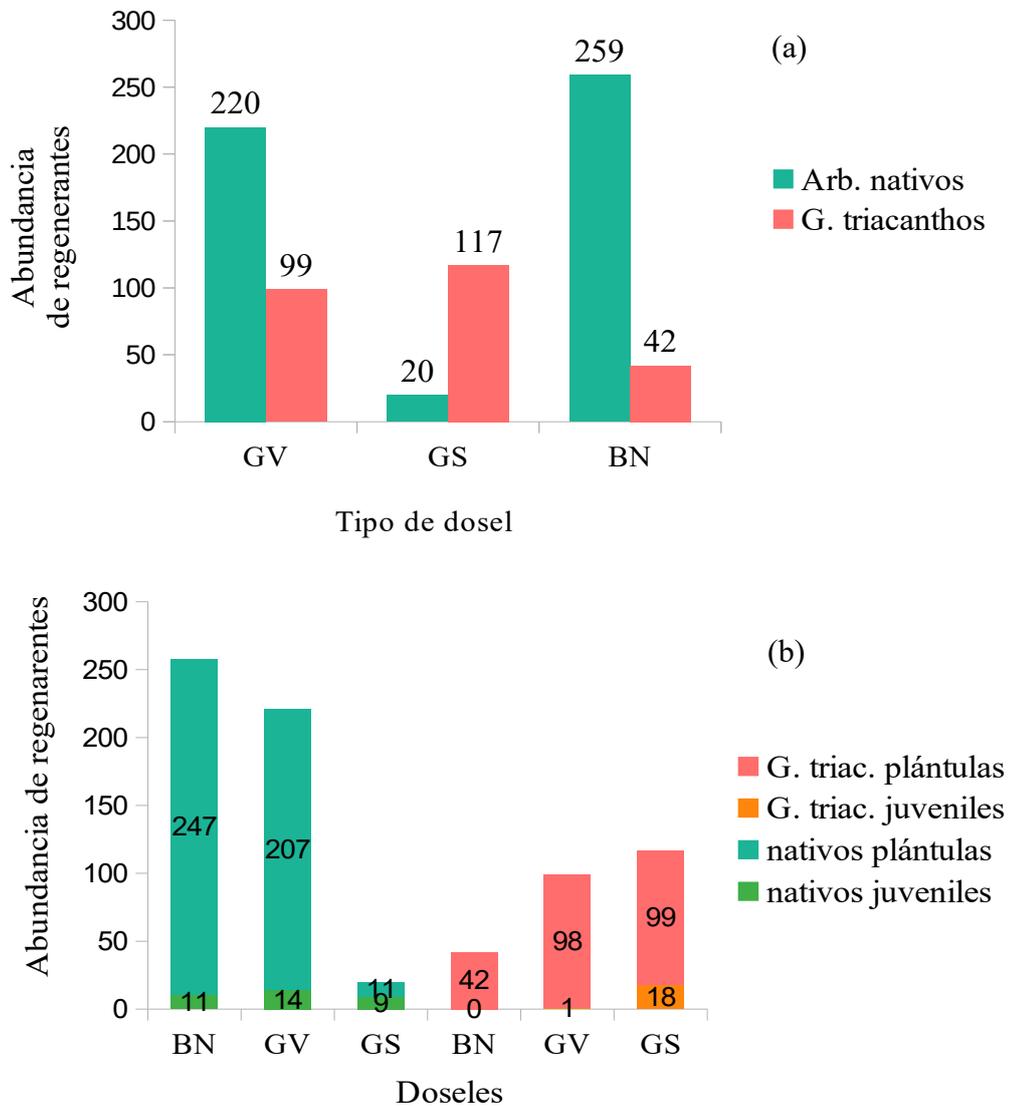
Dosel	S (Riqueza)	H' (Shannon)	λ (Simpson)
GV	7	1,5	0,30
GS	5	0,6	0,73
BN	9	1,6	0,27

El índice H' casi no discriminó entre los doseles BN y GV, pero sí resaltó la escasa diversidad del dosel GS. El índice de Simpson (λ) fue más alto en GS,

determinando una dominancia dada por la especie *G. triacanthos*, y en el caso de GV (0,3) y BN (0,27) significa una menor dominancia de especies de regenerantes (tabla 4), si bien prevalecen *B. salicifolius* y *G. triacanthos* de acuerdo a los datos de abundancia por parcela para estas dos especies bajo estos dos doseles representados por las parcelas y no en todo el bosque (figura 20). La abundancia para la comunidad de regenerantes de *G. triacanthos* (ArG) y la comunidad de especies arbóreas nativas (ArN), bajo los tres doseles evaluados, se presenta a continuación (figura 20-a).

Figura 20

Abundancia de juveniles y plántulas por parcela bajo doseles BN, GV y GS.



La figura 21 representa la abundancia de todas las especies relevadas bajo los tres doseles, donde se puede observar la mayor presencia numérica de *G. triacanthos* (Gle_tri) y *B. salicifolius* (Ble_sal) en números absolutos.

Figura 21

Abundancia de especies regenerantes en los doseles BN, GV y GS.

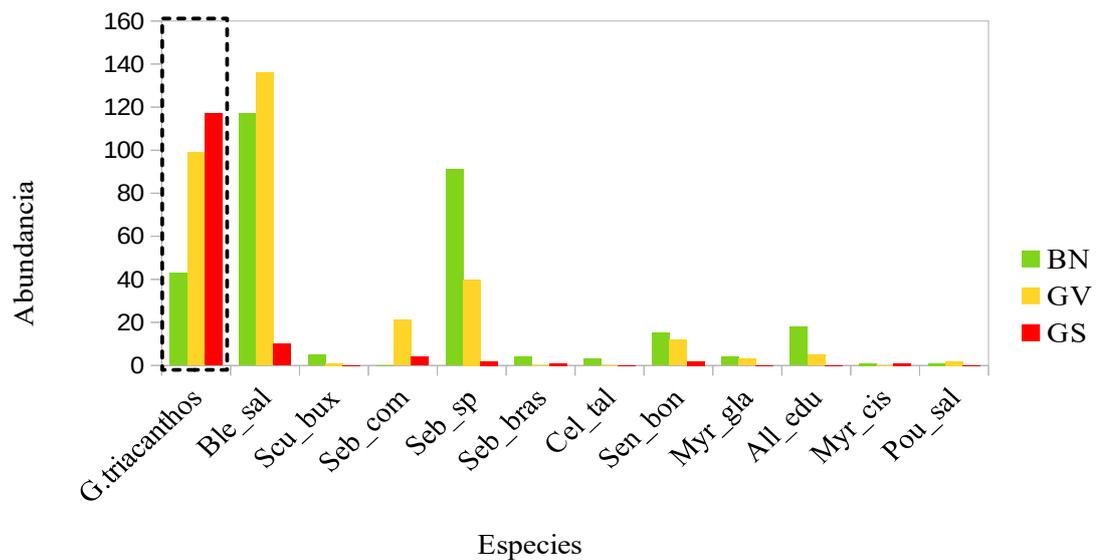
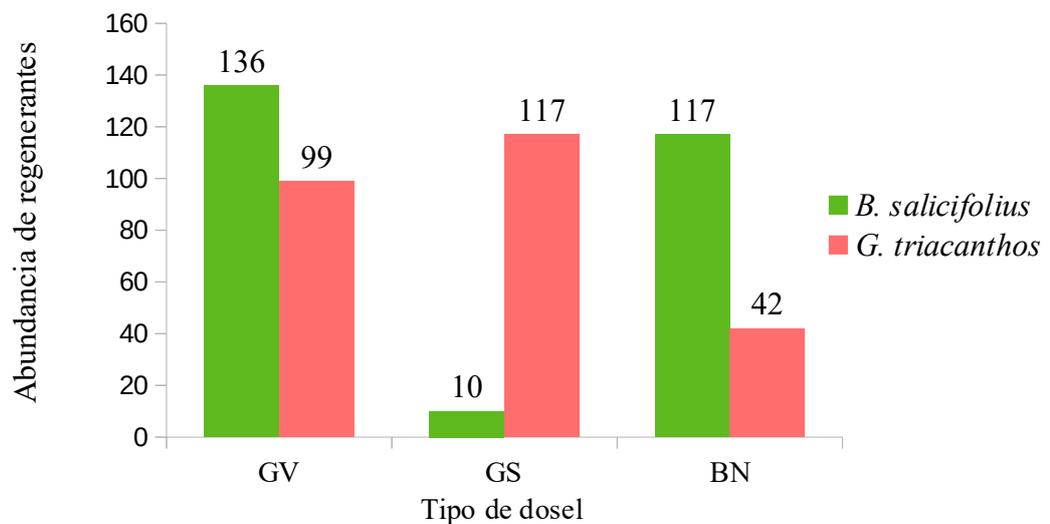


Figura 22

Abundancia de regenerantes de *G. triacanthos* y *B. salicifolius* en BN, GV y GS.



3.6. Discusión y conclusiones

3.6.1. Regeneración de *Gleditsia triacanthos*

Para implementar un programa de manejo que incluya el monitoreo y un protocolo de control de especies invasoras, deben evaluarse los efectos de los métodos de control sobre las comunidades y las especies que se intenta proteger (Byers et al., 2002). Esto incluye evaluar la regeneración de la especie invasora y las posibilidades de restauración autogénica de la comunidad nativa (Sosa et al., 2015).

En el bosque de Picada Alaniz se da una variante ambiental como la variabilidad de la luz incidente, porque la zona de invasión de *G. triacanthos* está entre el límite del bosque mesófilo y los pajonales. Habiendo árboles tanto de *G. triacanthos* viva (GV) como de *G. triacanthos* seca (GS) distribuidos aleatoriamente entre ambos ecosistemas, se incrementa la variabilidad de luz que reciben los regenerantes, tanto de la invasora estudiada como de arbóreas nativas. Los claros, aberturas o brechas (*gaps* en inglés) en un dosel de bosque, en nuestro caso el claro que deja el dosel GS, representan oportunidades para la regeneración del bosque y son una característica importante de las arboledas o rodales complejos (rodales disetáneos mixtos), ya que son una parte normal del régimen de perturbaciones (O'Hara, 2014). Los árboles han evolucionado para competir con sus vecinos por la luz, creciendo en altura, lo que ha dado lugar a densos bosques que en su interior son más oscuros, más húmedos y menos propensos a variaciones extremas de temperatura (Thomas, 2010). Los claros que se generaron al secar adultos de *G. triacanthos* en Picada Alaniz, son producto de una perturbación, al ser secados adultos mediante herbicida. Condiciones de dosel similares al dosel GS, también se generan por la tala de ejemplares adultos de *G. triacanthos* por pobladores de la zona. En el dosel GS predominó la regeneración de juveniles de la misma especie, al igual que ciertas herbáceas nativas y otras especies invasoras, herbáceas y leñosas, de crecimiento rápido. Esto respaldaría que la invasora prefiere la luz directa de espacios abiertos perturbados como el dosel GS, siendo que al secar los adultos también se pisotea el área alrededor del tronco de la invasora, dando las condiciones

necesarias para su germinación. No obstante, lo anterior no explica el porqué de la alta regeneración de plántulas de *G. triacanthos* en GV, no diferente estadísticamente de GS, si bien GV fue menor que GS. El dosel de GV, originaria de bosques templados caducifolios de norteamérica, es caducifolio (USDA, NRCS, 2022a-b), a diferencia del dosel BN, semi-caducifolio y con muchas especies perennifolias.

Thomas (2010) explica como varía el régimen de luz en bosques templados caducifolios hasta bosques perennifolios. La cantidad de luz de sol pleno que puede llegar al suelo de estos bosques varía entre un 20 % y un 80 %, dependiendo de la época del año y en función de la presencia de especies caducifolias a perennifolias. Las plántulas de los árboles generalmente se enfrentan a problemas de sombra, ya que tienen que crecer a través de capas oscuras de vegetación antes de llegar a la copa, aunque las diferentes especies de árboles varían enormemente en cuanto su tolerancia a la sombra como plántulas o juveniles. La capacidad de tolerar la sombra puede cambiar a lo largo de la vida de un árbol, siendo posible que muchos árboles sean más tolerantes a la sombra cuando son plántulas que cuando son adultos (Thomas, 2010). Lo anterior puede explicar en parte, el porqué se encontraron abundantes plántulas, pero escasos juveniles de *G. triacanthos* en los doseles GV y BN. Giorgi et al. (2013) encontraron una reducción de irradiancia entre primavera y verano del 85 a 95 % bajo el dosel de *G. triacanthos*, en comparación al pastizal no invadido junto a un arroyo pampeano invadido por esta especie, pero no determinaron el efecto en el desarrollo de regenerantes de arbóreas nativas en ese ecosistema, dado que consideran que la vegetación original del ecosistema es de pastizal con escasos ejemplares de *Celtis tala* y *Salix humboldtiana*. En relación a la radiación incidente, debajo de bosques perennifolios se registra entre 11 a 13 % de luz como sol pleno (Thomas, 2010), permitiendo que especies perennifolias tolerantes a la sombra crezcan, lo cual guarda conexión con una menor abundancia y densidad de regenerantes de *G. triacanthos* en Picada Alaniz bajo el dosel BN. En nuestro caso las arbóreas nativas que regeneraron con mayor abundancia y densidad (*Blepharocalyx salicifolius* y *Sebastiania* sp.), lo hicieron bajo los estratos BN y GV, no así bajo GS. En concordancia con nuestro caso, un estudio anterior encontró especies nativas regenerando en un bosque denso de *G. triacanthos*, bajo ejemplares

añejos de la invasora en la Provincia de Tucumán, Argentina (Ceballos et al., 2020).

En general, las plantas requieren un 20 % de luz directa para máxima fotosíntesis y mínimo 2 a 3 % para que la fotosíntesis exceda el costo energético de la respiración, con excepciones que van hasta un 0,62 % de luz en alguna conífera (Thomas, 2010). El efecto de la perturbación causada por el dosel GS, que genera una abertura en un dosel de bosque o en pajonales con escasos árboles, como en Picada Alaniz, es bien explicado por Canham (1988b), quien establece que dicho efecto depende en gran parte del tamaño y arquitectura de un árbol caído. En nuestro caso, el dosel GS genera una perturbación que propicia un entorno heterogéneo dentro del claro. Tras la formación de un claro, se vuelve a ocupar el espacio de crecimiento disponible a partir de esta perturbación. Esto puede implicar crecimiento de nuevas plántulas, regeneración vegetativa, expansión del dosel alrededor del hueco, e invasión de raíces y plantas desde el nivel del suelo. Los bordes de las aberturas proyectadas por los claros en el suelo son zonas críticas en las que se producen cambios en los entornos a ambos lados, porque la luz que pasa a través de la abertura generada por el secado del árbol puede penetrar en lugares alejados del claro (Canham et al., 1990). En la zona del claro donde no se proyecta la luz en el suelo, puede no haber luz directa debido a la sombra del dosel circundante (Oliver y Larson, 1996). En nuestro caso, el dosel GS sirvió para estudiar la respuesta de la regeneración, tanto de la invasora como de las arbóreas nativas a la apertura de claros en el dosel y compararla con los otros dos doseles más sombreados: GV y BN. El dosel GS, desprovisto de la sombra de la copa y sombra original de los adultos de *G. triacanthos*, demostró ser un ambiente propicio para la regeneración de plántulas y juveniles de *G. triacanthos*, en detrimento de las especies arbóreas nativas del bosque ribereño de Picada Alaniz. Un efecto similar al encontrado por el dosel GS en el área de estudio en cuanto a abundancia de regenerantes de *G. triacanthos*, se vio en otros bosques ribereños del país, debajo de los árboles que son secados con herbicida (Sosa et al., 2015). En muchos casos los árboles invasores son cosechados habitualmente por cortadores de leña locales, sea para auto-consumo o limpieza del bosque nativo (Ciganda et al., 2022), pero ello puede significar el empeoramiento de la invasión en *G. triacanthos*, dadas la capacidad de rebrote y germinación propias de

esta especie intolerante a la sombra (Blair, 1990). Al cortar adultos de *G. triacanthos* y otras especies arbóreas para leña, se generan claros en el dosel (O'Hara, 2014), a la vez que dejan las cepas vivas prontas para el rebrote que conformará un dosel con individuos multi-tallos, conocidos como tallares. Los tallares con numerosas ramas bajas llenas de espinas propias de la especie, generados por la tala sin secado de este árbol invasor, agravan la dificultad o impiden el pasaje y por ende la actividad de control, así como la regeneración de nativas intolerantes a la sombra debido a la alta densidad por hectárea de *G. triacanthos*, algo muy similar a lo descrito por Ceballos et al. (2020).

3.6.2. El efecto de las diferentes fuentes de propágulo en la invasión

Este trabajo constituye el primer estudio nacional donde se evalúa de forma integrada las distintas fuentes de propágulos de *G. triacanthos* en un bosque nativo. Las depresiones producto de ondulaciones que conforman un microrrelieve son típicas de sitios húmedos boscosos (Day et al., 2007), y juegan un rol dinámico con la vegetación en lo que refiere a la productividad por planta y los procesos biogeoquímicos (Schilling y Lockaby, 2005), la variabilidad espacial del suelo y las comunidades de plantas (Craft, 2016; Treble, 2010). El microrrelieve es un elemento estructural importante, donde los montículos de los microrrelieves concentran mayor riqueza de especies y mayores concentraciones de cloruro, fósforo y cationes básicos del suelo, mientras que en las depresiones se asocian con mayores concentraciones de nitrato y sulfato, que ejercen fuerte influencia sobre la vegetación (Diamond et al., 2020; Steiger et al., 2005). De las tres fuentes de propágulo analizadas, en la que se encontró mayor densidad de regenerantes fue la de inundación en los microrrelieves bajo bosque nativo, producto de las acumulaciones de legumbres con semillas depositadas en las depresiones de estos microrrelieves del suelo del bosque, provenientes de crecidas del río Santa Lucía en Picada Alaniz. Estas parcelas tuvieron mayor densidad de regenerantes de *G. triacanthos* en comparación con los propágulos de lluvia directa bajo adultos de *Gleditsia* vivos (GV), pero dado las distintas formas de muestreo, los tamaños de las parcelas y la procedencia de los

propágulos, no son comparables debido principalmente a diferencias en el muestreo por tipo de propágulo. No obstante ello, la importancia de cada fuente de propágulo en la invasión es diferente. Los propágulos que regeneran directamente bajo los adultos de *G. triacanthos* (lluvia directa), tienen una distribución de la regeneración que se aleja del centro de la parcela donde está el árbol centro de la parcela, en donde había menos luz, pero en las parcelas de legumbres en microrelieves los regenerantes se concentraban en un punto en menor área bajo el dosel de BN, independientemente de su distancia a un árbol nativo o el centro de una parcela. Los regenerantes de *G. triacanthos* en las parcelas de acumulación de legumbres eran todos de tipo plántula, pero en las parcelas tipo lluvia directa había regenerantes juveniles, si bien también los dominantes fueron plántulas, lo cual implica que la regeneración bajo bosque nativo en las parcelas de inundación no superaría la etapa de plántula, a diferencia de lo que ocurre bajo las *Gleditsias* vivas hacia afuera de la sombra de los adultos. En los doseles analizados mediante parcelas circulares (BN, GV y GS) para regenerantes tipo lluvia directa, no se encontraban cúmulos de legumbres de propágulos tipo inundación, y la superficie de las parcelas es mayor que las parcelas de cúmulos de legumbres que solo se midieron bajo doseles de bosque nativo. Los doseles y el tipo de vegetación varía en toda el área de Picada Alaniz, en donde además de bosque existen pajonales, zonas anegadas, y pastizales al subir la pendiente, por lo que no es correcto extrapolar la abundancia de regenerantes de las parcelas GV, GS y BN, ni de las parcelas bajo bosque con microrrelieve con propágulos de inundación, a el resto del área de Picada Alaniz. Sin importar la densidad de regenerantes de estos tipos de propágulos encontrados por fuente, cada fuente de propágulos tiene distinta importancia relativa en las etapas de la invasión (transporte, establecimiento, dispersión). En este sentido, los propágulos en microrrelieves que llegan superando la barrera de transporte gracias a las crecidas, tendrían más dificultad de establecimiento de acuerdo a la escasez de regenerantes juveniles de *G. triacanthos* encontrada en las parcelas cuadradas de inundación bajo BN, pero también bajo las circulares de tipo lluvia directa bajo BN. Los regenerantes sobre bosta también son importantes a pesar de su baja abundancia y densidad, dado que están siendo dispersados hacia sitios donde la crecida del río no llega, como los pastizales de

Picada Alaniz que se encuentran en la periferia del bosque y pajonales, o dentro de los pajonales mismo, siendo que el ganado se alimenta también de esta vegetación, y sus bostas, a pesar de estar dispersas, se encontraban en toda el área muestreada.

El resultado de esta tesis refuerza el concepto de la influencia del microrrelieve sobre la vegetación y ubicación del sitio en el suelo, y respalda el concepto de que el microrrelieve surge de retroalimentaciones que concentran la biomasa, nutrientes del suelo, y que la microtopografía es una estructura organizativa en un bosque (Diamond et al., 2020), en especial cuando se encuentra en una zona riparia (Steiger et al., 2005). Respecto a esto, habría que determinar las diferencias a futuro sobre los tipos de sustrato que prefiere la especie *G. triacanthos*, ya que las diferencias encontradas en la regeneración de las tres fuentes de propágulos estudiadas en Picada Alaniz, puede haber sido determinada por diferencias en la composición del sustrato, independientemente de otros factores incidentes. La composición del sustrato donde se acumulan las legumbres en los microrrelieves del suelo del bosque, podría ser diferente en cuanto al pH, humedad, temperatura y nivel de materia orgánica, dado la descomposición de acumulación de las legumbres y otros restos orgánicos en las depresiones de los microrrelieves, comparado a el sustrato cercano al pie de los árboles de *G. triacanthos* y árboles nativos, algo que podría estudiarse a futuro. Además, el área protegida Picada Alaniz tiene un largo historial de antropización del suelo por pastoreo y extracción de minerales y madera para leña (Eluén, 2020), lo que refuerza la hipótesis de que la invasión se debe en gran medida a la oferta de recursos disponibles por la acumulación previa de disturbios multicausales del suelo.

Como se mencionó previamente, fue en las transectas de propágulos en bostas de ganado, donde se registró menor densidad de regenerantes. Si bien no hay una razón que fundamente el porqué de este hallazgo, es importante resaltar que *G. triacanthos* regeneró sobre bostas equinas expuestas a la luz solar directa, en áreas pastoreadas de tapiz herbáceo ralo, o zonas de pajonales húmedos pastoreados donde tales condiciones de luz favorecen la germinación de la invasora, algo reportado para la especie pero bajo ganadería bovina (Leggieri, 2010). Esta fuente de propágulo que procede de la bosta de ganado, no es de importancia si se considera su baja densidad en comparación con las otras dos fuentes, pero en la invasión representa un problema

dado que estas semillas que germinan en la bosta llegan a sitios fuera de la invasión, incluso a lugares donde la crecida del río no llega al ascender las cotas topográficas. Las bostas son, entonces, una fuente importante para la dispersión de *G. triacanthos* en lugares donde no había invasión, que posteriormente originarán nuevos regenerantes y nuevos sitios con focos de invasión. Entonces el ganado debe ser manejado de forma que no ingrese en áreas con invasión de *G. triacanthos* cuando la especie tiene legumbres con semillas, es decir entre otoño e invierno. Sumadas a la humedad propia de la zona riparia y la perturbación en el suelo generada por el pisoteo del ganado bovino y equino, todas las condiciones anteriormente descritas pueden aumentar las probabilidades de éxito del establecimiento de los germinantes de la invasora presentes en la bosta con semillas no digeridas de *G. triacanthos*.

3.6.3. Regeneración de arbóreas nativas en el contexto de invasión

Nuestros resultados difieren de resultados encontrados para la regeneración de especies nativas y *G. triacanthos* en otras zonas riparias bajo conservación, que encontraron una diferencia ampliamente superior para *G. triacanthos*, dominando con el 90% sobre las nativas (Sosa et al., 2015). Comparando los regenerantes por tipos de doseles *Gleditsia* viva (GV), *Gleditsia* seca (GS) y bosque nativo (BN), fue mayor la abundancia de regenerantes de *G. triacanthos* en el dosel GS, seguido por el dosel de GV, y en mucho menor medida bajo el dosel BN. De forma inversa, la abundancia de regenerantes de arbóreas nativas, fue mayor bajo los doseles BN y GV, y muy escasa bajo GS. Esto estuvo relacionado con las distancias medias de regeneración de regenerantes nativos desde el centro de la parcela, las distancias máximas y mínimas medias, la abundancia y riqueza de los mismos, en donde los regenerantes nativos se vieron significativamente desfavorecidos en estos parámetros en las parcelas del dosel GS, pero se vieron favorecidos en los doseles GV y BN. Las nativas *B. salicifolius* y *Sebastiania* sp. regeneraron bajo el dosel de *G. triacanthos* vivo con las condiciones del bosque ribereño, con mayor y similar abundancia que *G. triacanthos* respectivamente. El hecho de encontrar mayor abundancia de regenerantes nativos bajo BN pero no distinta de GV, sugiere que la comunidad de

regenerantes arbóreas nativas es capaz de regenerar en el dosel GV, si bien esto varió con cada especie encontrada. La riqueza de especies (S) fue mayor bajo BN (9 especies), seguida por la S de GV (7 especies) y en último lugar bajo GS (5 especies). No obstante lo anterior, no se puede decir cuales son las causas de que unas especies arbóreas nativas crezcan con mayor abundancia que otras bajo el dosel GV, pero la abundancia de las especies también varió bajo el dosel BN, por lo que la diferencia de abundancias podría deberse a la densidad de donantes adultos de propágulos de arbóreas nativas, además las condiciones bajo los doseles. Lo anterior se apoya en que el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') casi no discriminó entre los doseles BN y GV, pero sí resaltó la escasa diversidad bajo GS, indicando que al cortar o aplicar herbicida a la invasora, la regeneración favorece la dominancia de la misma, perdiéndose especies arbóreas nativas. De acuerdo al índice de diversidad de Simpson (λ), fue más alta en GS (0,73), indicando una dominancia dada por la especie *G. triacanthos* (Moreno, 2001). En el caso de GV (0,3) y BN (0,27), se encontró una menor dominancia de especies en estos doseles, si bien prevaleció *B. salicifolius*, seguida por *G. triacanthos* y en menor grado las especies de *Sebastiania* sp.. Estos resultados posicionan a la comunidad de regenerantes encontrada bajo el dosel BN como la más rica en especies en comparación a GV, y mucho mayor que GS, aunque la comunidad BN no sea equitativa, siendo que para una S dada, λ aumenta con la equidad, y para una equidad dada λ se incrementa con la S (Begon et al., 1990; Villarreal et al., 2004).

Al analizar los resultados de la regeneración por tipo de regenerante, plántula o juvenil, se encontró que los regenerantes de tipo plántula determinaron por mayoría numérica el resultado de la abundancia total de regenerantes en los doseles BN y GV, tanto de *G. triacanthos* como de los regenerantes arbóreos nativos. De forma simultánea, del total de regenerantes de arbóreas nativas y de *G. triacanthos*, se observó una mayor proporción de individuos juveniles de *G. triacanthos* que de nativos en el dosel GS, mientras que los juveniles de *G. triacanthos* fueron casi inexistentes en los doseles GV y BN. En contraste, los individuos juveniles de arbóreas nativas fueron más abundantes en los doseles BN y GV, lo cual contrasta también con lo encontrado por Sosa et al. (2015), con un bajo porcentaje de

individuos de *G. triacanthos* de 1-2 m en las parcelas control, en comparación con la abundancia de las demás especies. En concordancia con la baja proporción de regenerantes plántulas y alta proporción de juveniles de arbóreas nativas bajo GS, se observó una mayor altura media de los mismos bajo GS dado que esta medida incluye ambos tipos de regenerantes, y una menor altura media de los mismos bajo los doseles GV y BN. Un estudio que generó un modelo de simulación, encontró que la presencia de regenerantes juveniles de *G. triacanthos* era determinante para el éxito de la invasión y observó que los parámetros más influyentes sobre la velocidad de la invasión fueron: la distancia de dispersión de las semillas y la edad mínima de reproducción de la especie (Cannas et al., 2003), no obstante, el modelo no diferencia entre plántulas y juveniles según su altura, como en nuestro caso. En el mismo estudio (Cannas et al., 2003), el modelo encontró que la producción de semillas tuvo poca influencia en la velocidad de la invasión. Por otra parte, la germinación de semillas de dos especies con-familiares que comparten características ecológicas: la invasora *G. triacanthos* y la nativa *Vachellia aroma*, encontró un porcentaje de germinación similar pero las semillas no escarificadas de la especie exótica perdieron latencia física cuando fueron sometidas a experimentos de ruptura de la latencia en el tiempo, mientras que la nativa tuvo un tiempo medio de germinación más corto (Ferrerías et al., 2015). Según estos autores, el mayor porcentaje de germinación de semillas de *G. triacanthos* a lo largo del tiempo que *V. aroma*, pudo estar provocando la expansión de la primera, mientras que el menor tiempo medio de germinación de *V. aroma* pudo dificultar la expansión de *G. triacanthos* a regiones más áridas. En comparación a esto y como explicación a las limitantes a la expansión de *G. triacanthos*, encontramos que en zonas topográficas elevadas en Picada Alaniz, la presencia de *G. triacanthos* es más limitada aunque no inexistente en el bosque parque xerófilo compuesto principalmente por *Vachelia caven*, y puede haber otras limitantes a su expansión, como el tipo de suelo y variación de la humedad en suelo asociadas a la posición y zona topográfica más elevada que el zona de estudio. Si bien la sequía o escasez de humedad en suelo es un factor limitante para la germinación de esta especie (Sullivan, 1994), nuestros resultados no permiten hacer comparaciones de germinación de semillas de *G. triacanthos* en zonas más o menos

húmedas debido a que no se midió la humedad de las distintas parcelas muestreadas o en los lugares donde las bostas se distribuyeron, pero la mayoría de las bostas muestreadas se encontraron en lugares expuestos al sol, en un año 2022 con escasez de lluvias otoñales e invernales, lo que podría haber influenciado la baja densidad de regenerantes de *G. triacanthos* encontrados en las bostas en general. En zonas topográficas más elevadas donde no hay bosque ribereño, se comprobó la presencia de hormigas generalistas del género *Acromyrmex*, que forrajearon los cotiledones de plántulas emergentes de *G. triacanthos*, o el tegumento y parte del endospermo de semillas de la misma, aún sin germinar sobre las bosta; hecho que se observó en las etapas iniciales de este trabajo. En Picada Alaniz, el ganado ejerce una dispersión de la semilla en lugares donde la crecida del río no llega a dispersar las legumbres, es decir arriba de las cotas superiores al nivel de crecida del río, lo que aumenta la superficie invadida por causa de la inundación de propágulos, además de la lluvia directa. Esto refuerza la recomendación de exclusión del ganado en zonas riparias, en este caso de un bosque ribereño y pajonal, particularmente en las áreas protegidas en donde ha invadido *G. triacanthos* (Quiroga y Juliá, 2011; Vilches et al., 2020).

En relación al tipo de suelos más aptos para el desarrollo o más susceptibles a ser invadidos por esta invasora, más recientemente se encontró que la invasión de la especie disminuye a medida que aumenta el contenido de arena del suelo para un mismo hábitat ripario (Sosa et al., 2023), algo que coincide con los suelos óptimos para la especie reportados por autores de su país de origen, que son altos en contenido de arcilla (Blair, 1990; USDA, NRCS, 2022a), y va de la mano con las características de los suelos del sitio Picada Alaniz donde se encuentra la invasora, principalmente en las zonas húmedas de los Grupos de Suelos CONEAT 03.2 y 03.3.

Para finalizar, es una conjunción de factores externos al hábitat, además de las condiciones favorables del ambiente ripario de Picada Alaniz, que propiciado por la actividad humana como extracción de madera del bosque y pastoreo de ganado bovino y equino, favorece la regeneración de *G. triacanthos*. Los resultados de este trabajo indican que varias especies nativas pueden regenerar bajo la sombra de *G. triacanthos*, destacándose *B. salicifolius* y *Sebastiania* sp.

Las zonas riparias poseen ecotonos con características biológicas, biofísicas y paisajísticas, que pueden proporcionar algunos servicios ecosistémicos importantes, tales como la filtración y mantenimiento de nutrientes, atenuación de inundaciones, reducción del potencial de erosión, purificación de agua o regulación de escorrentía (Liu et al., 2019). Sería oportuno aprovechar las condiciones de las invasora como especie nodriza de arbóreas nativas en instancias futuras, para estudiar si además de las especies arbóreas nativas presentes en Picada Alaniz, también pueden regenerar otras tolerantes a la sombra o indiferentes a la sombra, evitando la formación de tallares y regeneración de nuevos ejemplares de *G. triacanthos*, dado las condiciones que demostró son ideales para su regeneración, y tienden a formar bosques densos impenetrables como otros presentes en la región. A futuro, es deseable permitir la regeneración de arbóreas nativas antes que cortar o matar la invasora a cualquier costo, evitando también el mal uso de recursos estatales y soluciones que ya se a observado en otras instancias que no funcionan, sino que agravan la situación y hacen pensar que la especie es nociva desde todo punto de vista, cuando en realidad es más complejo.

3.7. Bibliografía

- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. (1990). *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2ª ed. Blackwell Scientific Publications.
- Blair, R. M. (1990). *Gleditsia triacanthos* L. Honeylocust, Leguminosae: Legume family. En: Burns, R. M., Honkala, B. H., *Silvics of North America. Volume 2, Hardwoods. Agriculture Handbook 654* (pp, 358-364). United States Department of Agriculture, Forest Service.
- Blumetto, O. y Brazeiro, A. (2022). Ganado e invasión del bosque nativo por árboles exóticos: desde la facilitación al control. En: Oportunidades y desafíos del uso de los bosques nativos integrados a la producción ganadera de Uruguay, (pp, 41-52). INIA.
- Brazeiro, A., Bresciano, D., Brugnoli, E. e Iturburu, M. (2021). *Especies Exóticas Invasoras Leñosas: distribución, impactos socioambientales y estrategias de*

- gestión*. Comité de Especies Exóticas Invasoras-Ministerio de Ambiente, Red Temática de Medio Ambiente - Universidad de la República.
- Byers, J., E., Reichard, S., Randall, J. M., Parker, I. M., Smith, C. S., Lonsdale, W. M., Atkinson I. A. E., Seastedt, T. R., Williamson, M., Chornesky, E. y Hayes, D. (2002). Directing Research to Reduce the Impacts of Nonindigenous Species. *Conservation Biology*, 16(3), 630-640. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01057.x>
- Cannas, S. A., Marco, D. E. y Páez, S. A. (2003). Modelling biological invasions: species traits, species interactions and habitat heterogeneity. *Mathematical Biosciences*, 183, 93-110. [https://doi.org/10.1016/S0025-5564\(02\)00213-4](https://doi.org/10.1016/S0025-5564(02)00213-4)
- Canham, C. D. (1988b). Growth and Canopy Architecture of Shade-Tolerant Trees: Response to Canopy Gaps. *Ecology*, 69(3), 786-795. <https://doi.org/10.2307/1941027>
- Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A. y White, P. S. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(5), 620-631. <https://doi.org/10.1139/x90-084>
- Cavieres, L. A. (2020). The Role of Plant–Plant Facilitation in Non-native Plant Invasions. En: Traveset, A., Richardson, D. (Eds.), *Plant Invasions: The Role of Biotic Interactions* (pp. 138-152). CABI International.
- Ceballos, J. C., Jiménez, Y. G. y Fernández, R. D. (2020). Estructura de los bosques de *Gleditsia triacanthos* en función de la edad (valle de La Sala, Tucumán, Argentina). *Ecología Austral*, 30(2), 251-259. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1083>
- Comité de Especies Exóticas Invasoras-Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (CEEI-MVOTMA). (2015). *Especies Exóticas Invasoras Leñosas: Experiencias de control*. En Aber, A., Zerbino, S., Porcile, J. F., Segui, R., Balero, R. (Eds.). 80p.
- Ciganda, V., González, I., Rodríguez, P. y Simon, C. (2022). Bosque nativo y ganadería pastoril: percepción del sector productivo y posibilidades de integración. En Paruelo, J., Ciganda, V., Gasparri, I. y Panizza, A. (Eds.),

- Oportunidades y desafíos del uso de los bosques nativos integrados a la producción ganadera de Uruguay* (pp. 80-92). INIA. <http://doi.org/10.35676/INIA/ST.261>
- Craft, C. (2016). *Creating and Restoring Wetlands, From Theory to Practice*. Elsevier.
- Csurhes, S. M. y Kriticos, D. (1994). *Gleditsia triacanthos* L. (Caesalpiniaceae), another thorny, exotic fodder tree gone wild. *Plant Protection Quarterly*, 9(3), 101-105.
- Day, R. H., Williams, T. M. y Swarzenski, C. M. (2007). Hydrology of tidal freshwater forested wetlands of the southeastern United States. En Conner, W. H., Doyle, T. W. y Krauss, K. W. (Eds.). *Ecology of Tidal Freshwater Forested Wetlands of the Southeastern United States* (pp. 29–63). Springer.
- Diamond, J. S., McLaughlin, D. L., Slesak, R. A. y Stovall, A. (2020). Microtopography is a fundamental organizing structure of vegetation and soil chemistry in black ash wetlands. *Biogeosciences*, 17, 901-915. <https://doi.org/10.5194/bg-17-901-2020>
- Eluén, M. L. (2020). *Educación Ambiental, una estrategia para la generación de conocimientos orientados a la gestión sustentable de los bienes comunes de la naturaleza. El caso del parque ecosistémico “El Rincón de Santa Lucía”, Canelones – Uruguay* [Tesis de Maestría]. Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Ewel, J. J. y Putz, F. E. (2004). A place for alien species in ecosystem restoration. *Frontiers Ecology and Environment*, 2(7), 354-360. https://www.researchgate.net/publication/309760795_A_Place_for_Alien_Species_in_Ecosystem_Restoration
- Fenner, M. y Thompson, K. (2005). *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press.
- Ferreras, A. E., Funes, G. y Galetto, L. (2015). The role of seed germination in the invasion process of Honey locust (*Gleditsia triacanthos* L., Fabaceae): comparison with a native confamilial. *Plant Species Biology*, 30, 126-136. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12041>

- Foster, J. y Sandberg, L. A. (2004). Friends or Foe? Invasive species and public green space in Toronto. *Geographical Review*, 94(2), 178-198. <https://doi.org/10.1111/j.1931-0846.2004.tb00166.x>
- Giorgi, A., Vilches, C., Rodríguez-Castro, M. C., Zunino, E., Debandi, J., Kravetz, S. y Torremorell, A. (2013). Efecto de la invasión de acacia negra (*Gleditsia triacanthos* L. (Fabaceae)) sobre la temperatura, luz y metabolismo de un arroyo pampeano. *Acta Biológica Colombiana*, 19(1), 99-106.
- Hook, D. D. (1984). Waterlogging Tolerance of Lowland Tree Species of the South. *Southern Journal of Applied Forestry*, 8(3), 136-149. <https://doi.org/10.1093/sjaf/8.3.136>
- Horta, S. y Pineda, G. (2015). *Inicio de las tareas de control de la invasión de Espina de Cristo (Gleditsia triacanthos) en el Área Protegida Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay*. Sistema Nacional de Áreas Protegidas – Dirección Nacional de Medio Ambiente. https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/sites/ministerio-ambiente/files/documentos/publicaciones/201509_Control_de_Gleditsia_en_PNEFIRU%281%29.pdf
- Jiménez, A., Gabriel, J. y Tapia, M. (2017). *Ecología Forestal*. Grupo COMPAS, Universidad Estatal del Sur de Manabí.
- Leggieri, L. R. (2010). Invasión de *Gleditsia triacanthos* en los corredores de los sistemas fluviales de la Pampa Ondulada y su efecto sobre la distribución de *Myocastorcoypus*. *Ecología Austral*, 20, 201-208.
- Liu, S., Pan, G., Zhang, Y., Xu, J., Ma, R., Shen, Z. y Dong, S. (2019). Risk assessment of soil heavy metals associated with land use variations in the riparian zones of a typical urban river gradient. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 181, 435-444. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.04.060>
- MINISTERIO DE GANADERÍA AGRICULTURA Y PESCA (M.G.A.P.), Renare. (2020). *Descripción de Grupos de Suelos CO.N.E.A.T.* <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio->

[ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-03/Descripción%20de%20Grupos%20de%20suelos%20CONEAT_0.pdf](#)

- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Nebel, J. P. y Porcile, J. F. (2006). *La contaminación del bosque nativo por especies arbóreas y arbustivas exóticas*. Dirección General Forestal – Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca.
- O'Hara, K. L. (2014). *Multiaged silviculture: managing for complex forest stand structures*. Oxford University Press.
- Oliver, C. D. y Larson, B. C. (1996). *Forest Stand Dynamics*, Update Edition. Yale. https://elischolar.library.yale.edu/fes_pubs/1
- Pyšek, P. y Richardson, D. M. (2007). Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? En Nentwig, W. (ed). *Biological Invasions, 7, Ecological Studies, 193* (pp. 97-125). Springer.
- Posit Team. (2023). RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. URL: <http://www.posit.co/>.
- Quiroga, P. A. y Juliá, P. (2011). Estudio de una Cuenca de río subtropical de montaña: pautas para su gestión. En Fernández, H. y Barber, H. (Eds.). *La Cuenca del río Lules: una aproximación multidisciplinaria a su complejidad* (pp, 159–174). Edunt.
- Richardson, D. M. (2004). Plant invasion ecology. Dispatches from the front line. *Diversity and Distributions, 10*, 315–319.
- Richardson, D. M., Holmes, P. M., Esler, K. J., Galatowitsch, S. M., Stromberg, J. C., Kirkman, S. P., Pyšek, P. y Hobbs, R. J. (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>
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N. y Weller, S. G. (2001). The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and*

- Schilling, E. B. y Lockaby, B. G. (2005). Microsite influences on productivity and nutrient circulation within two southeastern floodplain forests. *Soil Sciences Society of America Journal*, 69, 1185-1195.
- Soil Classification Working Group. (1998). *The Canadian System of Soil Classification* (3ª Ed.). Research Brand, Agriculture and Agri-Food Canada Publication, 1646. NRC Research Press.
- Sosa, B., Caballero, N., Carvajales, A., Fernández, G., Mello, A. L. y Achkar, M. (2015). Control de *Gleditsia triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. *Ecología Austral*, 25, 250-254. <https://doi.org/10.25260/EA.15.25.3.0.183>
- Sosa, B., Romero, D., Fernández, G. y Achkar, M. (2018). Spatial analysis to identify invasion colonization strategies and management priorities in riparian ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 411, 195-202. <https://doi.org.proxy.timbo.org.uy/10.1016/j.foreco.2018.01.039>
- Sosa, B., Romero, D., Guerrero, J., Rodríguez, F. y Achkar, M. (2023). Spatial analysis to evaluate the effects of soil sand content on the progress of the invasive process of *G. triacanthos* in riparian forests. *Research Square*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2706754/v1>
- Steiger, J., Tabacchi, E., Dufour, S., Corenblit, D. y Peiry, J. L. (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. <https://doi.org/10.1002/rra.879>
- Sullivan, J. (1994). *Gleditsia triacanthos*. *Fire Effects Information System*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Intermountain Fire Sciences Laboratory. <https://www.fs.usda.gov/database/feis/plants/tree/gletri/all.html>
- Thomas, P. A. (2010). General forest ecological processes. En Bowes, B. G. (Ed.), *Trees and Forests – A Colour Guide* (pp, 198-209). Manson Publishing Ltd, Academic Press, Elsevier.

- Treble, N. A. (2010). *The Relationship between Vegetation, Micro-topography and Edaphic factors in a Lowland Floodplain Grassland System, South East England*. [Msc Thesis]. University of Brighton. <https://knepp.co.uk/wp-content/uploads/2022/01/The-Relationship-between-vegetation-micro-topography-and-edaphic-factors-in-a-lowland-floodplain-grassland-system-South-East-England.pdf>
- United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service (USDA, NRCS). (2022a). *Honey Locust *Gleditsia triacanthos* L. Fact Sheet*. United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service. https://plants.usda.gov/DocumentLibrary/factsheet/pdf/fs_gltr.pdf
- United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service (USDA, NRCS). (2022b). *Honey Locust *Gleditsia triacanthos* L. Plant Guide*. United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service. https://plants.usda.gov/DocumentLibrary/plantguide/pdf/pg_gltr.pdf
- Vicente, J. R., Pinto, A. T., Araújo, M. B., Verburg, P. H., Lomba, A., Randin, C. F., Guisan, A. y Honrado, J. P. (2013). Using Life Strategies to Explore the Vulnerability of Ecosystem Services to Invasion by Alien Plants. *Ecosystems*, 16 (4), 678-693. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9640-9>
- Vilches, C., Torremorell, A. M., Castro, M. R. y Giorgi, A. (2020). Effects of the Invasion of Honey Locust (*Gleditsia triacanthos* L.) on Macrophytes and Algae of Pampean Streams (Argentina). *Wetlands* 40, 312–331. <https://doi.org.proxy.timbo.org.uy/10.1007/s13157-019-01179-2>
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M. y Westbrooks, R. (1997). Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21(1), 1-16. https://www.researchgate.net/publication/246522062_Introduced_Species_A_Significant_Component_of_Human-Caused_Global_Change
- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. y Umaña, A. M. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Programa de Inventarios de Biodiversidad.

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

<http://repository.humboldt.org.co/bitstream/handle/20.500.11761/31419/63.pdf>

Yang, L., Liu, N., Ren, H. y Wang, J. (2009). Facilitation by two exotic Acacia: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1786–1793. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1016/j.foreco.2009.01.033>

4. Discusión general

Existe una gran riqueza de especies de plantas en zonas ribereñas y llanuras aluviales en muchas regiones, y muchas especies de animales buscan refugio temporal en estas zonas cuando el tiempo es caluroso y seco, lo que aumenta el valor de estos sitios como refugios para especies terrestres obligadas (Brazeiro, 2018; Tockner, 2021). Considerando lo anterior, debería darse máxima prioridad a la conservación y restauración de estas áreas, dado a que estos escenarios naturales son necesarios para mantener la biodiversidad propia de las zonas riparias (Tockner, 2021). En un marco de acción de urgencia ambiental donde se dan la extracción indiscriminada de madera y otros recursos naturales en zonas riparias, cabe proponer una forma diferente de ver y hacer las cosas, en cuanto al tratamiento de las exóticas invasoras y las políticas de erradicación adoptadas por gobiernos o instituciones en el pasado (Lockwood et al., 2013).

En nuestro país los estudios que documenten los impactos negativos de *G. triacanthos* en cuanto a su capacidad de desplazar o extinguir localmente a otras especies, son escasos (Sosa, 2021), a diferencia de la invasión de *Ligustrum lucidum* (Ligustro) en Uruguay, donde se cuantificaron cambios de fauna entomológica del suelo en un bosque secundario del margen del río Santa Lucía en Montevideo (Farías et al., 2017; Vettorazzi et al., 2017).

Los sitios en donde se ha establecido *G. triacanthos* en Uruguay y Argentina (Carvajales, 2013; Fernández et al., 2017; Nebel y Porcile, 2006; Sosa et al., 2015; Sosa, 2021), concuerdan con las exigencias de la misma para su crecimiento según la descripción de su hábitat original (Blair, 1990; USDA, NRCS, 1993; 2022a-b). Siendo *G. triacanthos* una especie pionera de bosques riparios (Blair, 1990; CABI, 2019; Ceballos et al., 2020), y dado que los bosques riparios de nuestro país son principalmente secundarios debido a la acción antrópica (Carrere, 1990a; Chebataroff, 1960; 1969) los datos de su distribución en nuestro país indican que ha colonizando nichos con perturbación antrópica previa con las condiciones de invasibilidad idóneas para que la misma se establezca (Davis et al., 2000; Rejmánek et al., 2013). Los usos actuales de los sitios donde ha colonizado *G. triacanthos* en el

área protegida Picada Alaniz, siguen siendo los mismos que los descritos previamente por Eluén (2020) para el área.

En Uruguay, el bosque nativo fue talado casi por completo durante el S.XX a causa de la extracción desmedida para leña en la zona (MVOTMA-MRREE, 2016), y la regeneración del bosque nativo en Picada Alaniz estuvo condicionada por el pastoreo bovino (Eluén, 2020). Tanto la apertura de claros debido a la tala como el efecto del pastoreo favorecieron la expansión y establecimiento de *G. triacanthos* en nuevas áreas (Blumetto y Brazeiro, 2022).

Durante el año 2022 no hubo crecida del río Santa Lucía, lo cual permitió el ingreso de bovinos y equinos en la época de madurez de las legumbres de *G. triacanthos*. Esto coincidió con la realización de los muestreos en otoño e invierno del mismo año. En nuestro estudio además de la dispersión por ganado bovino, se constató la dispersión y regeneración de *G. triacanthos* en bosta de equinos. Esto no había sido reportado en estudios anteriores vinculados a los agentes dispersores de esta invasora. Entendemos que este hallazgo es importante debido a que la regeneración es una de las etapas de mayor presión demográfica y su estudio es fundamental para entender la dinámica de la invasión (Richards, 1996; Whitmore, 1996; citados por Wedy, 2007).

El estudio comparativo sobre las tres fuentes de propágulos, legumbres diseminadas por inundación (“inundación”), semillas bajo los árboles adultos de *G. triacanthos* (“lluvia directa” de propágulos) y las semillas encontradas en bostas de ganado bovino y equino, determinó que la mayor abundancia y densidad de regenerantes de la especie se encuentra en los cúmulos de legumbres bajo el dosel de copas de arbóreas de bosque nativo, pero los regenerantes allí no superan la etapa de plantines, lo que indica que bajo el dosel de BN el establecimiento de la invasora es menor que en GS, sin importar la fuente de propágulo de donde provenga (lluvia directa bajo BN o inundación bajo BN). Los cúmulos de legumbres quedan atrapados en microrrelieves naturales del suelo en Picada Alaniz, pero estos microrrelieves se encuentran en otros bosques también (Barker Plotkin et al., 2017; Shukla et al., 2023), por lo que la especie se estaría beneficiando por las condiciones dadas por estos microsítios y su microambiente (Steiger et al., 2005), en caso de que se registre

una abertura en el dosel BN por caída de un árbol o una rama, o por extracción mediante cosecha.

Sin desmedro de la importancia de los propágulos por inundación, los propágulos medidos como regenerantes por lluvia directa bajo *G. triacanthos* vivos, fueron más abundantes, pero además lograron establecerse al superar la etapa de plantín (en este estudio superior a los 50 cm de altura). La relación de densidades de regenerantes no extrapolable a toda el área Picada Alaniz ni a el bosque en general, pero los regenerantes de bosta lo cobran importancia dado que traspasan el límite de las crecidas dado por la dinámica del río sobre la dispersión hacia otros sitios o zonas bajo el mismo bosque, una vez que hay árboles adultos. El ganado aumentar la dispersión y promover el establecimiento de nuevos focos donde no llega la crecida del río.

Si bien no se detectaron regenerantes de *G. triacanthos* sobre bosta bovina en el período muestreado, se habían observado en otoño, invierno y primavera del 2021, no pudiéndose medir debido a la crecida del río entre otoño e invierno de 2021. En este sentido y con base en los resultados obtenidos en esta investigación, se propone evitar o impedir el ingreso de ganado bovino y equino, en tanto se logre disminuir los ejemplares que fructifican, o al menos evitar el consumo de sus legumbres, en época de madurez de las legumbres con semillas (en otoño e invierno). Lo anterior no sería necesario para los ovinos, los cuales se menciona digieren la semilla (Blair, 1990).

En vista de los resultados obtenidos en este trabajo y los antecedentes previos, parece lógico pensar en la exclusión del ganado en áreas invadidas por *G. triacanthos* como una herramienta de control complementaria a tener en cuenta donde no hay control sobre regenerantes de la invasora, dado que el ganado pastoreando en áreas riparias invadidas es un diseminante de la invasora hacia nuevas áreas, inclusive en zonas cercanas río arriba donde la especie no está presente (Ferrerías y Galetto, 2010; Ferrerías et al., 2015; Quiroga y Juliá, 2011; USDA, NRCS, 2022a). Adicionalmente, el pastoreo continuo puede condicionar una restauración efectiva, y en su lugar estos nuevos parches abiertos constituyen nuevos ecosistemas con una composición de especies y funciones diferentes (Cingolani et al., 2005; Filazzola et al., 2020; Hobbs et al., 2009).

La regeneración bajo árboles de *G. triacanthos* secados mediante aplicación de herbicida, estuvo dominada por sus regenerantes. Esto es un claro indicador de que *G. triacanthos* es una especie muy competitiva en sitios expuestos a luz solar directa con perturbación previa como los árboles secados, confirmando su condición de invasora pionera e intolerante a la sombra (Blair, 1990; Ceballos et al., 2020; Grime y Jeffrey, 1965; Mazía et al., 2001; USDA, NRCS, 2022a-b). La regeneración de *G. triacanthos* fue similar bajo árboles vivos y secos de *G. triacanthos*, y más del doble que la registrada bajo el bosque nativo sin alterar. Esto concuerda con los antecedentes que indican que las comunidades naturales bien conservadas son más resistentes a la invasión cuando se las compara con comunidades alteradas (Beaury et al., 2020; Byun y Ju Lee, 2017). Ver información sobre resistencia biótica en los anexos (ANEXOS 7.1.). Algo a destacar que puede resultar algo para estudiar en adelante, es que bajo las parcelas de bosque nativo la regeneración de *G. triacanthos* directa, sin cúmulos de legumbres por inundación, es también mucho menor que la comparada previamente entre parcelas de lluvia directa bajo *G. triacanthos* vivos. Esto se suma a que la regeneración de semillas es mayor cuando las legumbres se acumulan en una pequeña superficie bajo el dosel de bosque nativo. Entonces, el bosque nativo es vulnerado por el hecho de que los regenerantes de *G. triacanthos* tendrían ventajas competitivas sobre los nativos, pudiéndose deber a una suma de factores como la mayor abundancia de semillas y modificaciones de las condiciones ambientales dadas para la germinación en ese cúmulo de legumbres de los microrrelieves.

En contraste con lo observado en la regeneración de *G. triacanthos*, la abundancia de plántulas arbóreas nativas disminuyó en 20 veces bajo *G. triacanthos* secos en relación al dosel de *G. triacanthos* vivas y 23 veces en relación al bosque nativo. Este patrón no se observó en los juveniles de nativas, cuya abundancia fue similar en los tres doseles. Esto es un nuevo antecedente que no había sido documentado para esta especie aunque sí se había observado para otras invasoras (Brazeiro et al., 2018a).

El dosel de algunas especies genera condiciones micro-climáticas favorables, que facilitan la regeneración de otras especies en ambientes estresantes (Yang et al.,

2009). Se han documentado casos en los que especies leñosas invasoras pueden actuar como nodrizas de especies nativas (Suzuki et al., 2021). El nodricismo implica una interacción positiva entre la especie exótica y la/s nativa/s, con importantes implicancias para la restauración (Cavieres, 2020; Stachowicz, 2001). En estos casos la exótica en estado adulto actúa como nodriza al mitigar el estrés ambiental, dada por reducción de la radiación solar excesiva y las temperaturas extremas, conservación de la humedad del suelo e incremento de los nutrientes y/o protección contra la herbivoría (Svriz et al., 2013; Tapella, 2018). Estas invasoras nodrizas brindan una oportunidad de integrar su control con la restauración de las comunidades nativas (Ewel y Putz, 2004; Foster y Sandberg, 2004; Yang et al., 2009), lo que representa una perspectiva esperanzadora. Una exótica invasora con efecto nodriza, puede actuar como trampa de semillas de especies nativas (García-Fayos y Verdú, 1998), al permitir un banco de semillas nativas sobrevivientes bajo el dosel de la exótica, que pueden germinar en mayor o menor medida según las condiciones microclimáticas del sitio. Teniendo en cuenta los conceptos anteriores y los resultados de este trabajo, habría que determinar en qué medida la abundancia de adultos donantes de semillas de nativas tolerantes a la sombra determinan o no la densidad de regeneración debajo de *G. triacanthos* viva. En Picada Alaniz existen micrositios bajo el dosel de *G. triacanthos* junto a otras nativas, donde el ganado bovino y equino no puede acceder a pastorear, ya sea por la presencia de ramas bajas con espinas de *G. triacanthos*, o por la mezcla de esta especie con tallos apoyantes con aguijones recurvos de *Senegalia bonariensis* (uña de gato o ñapindá), tanto en las pasarelas del bosque como en el pajonal, donde a su vez, se registró la regeneración de arbóreas nativas. En esta tesis se constató que siete de las diez especies arbóreas nativas que regeneran bajo el bosque nativo sin perturbar, también lo hicieron bajo árboles de *G. triacanthos* vivos. En particular, las especies *B. salicifolius* y *S. commersoniana* fueron muy abundantes en comparación a las demás nativas. De hecho, la abundancia de regenerantes de *B. salicifolius* bajo *G. triacanthos* vivos, fue mayor que bajo el bosque nativo sin alterar. Adicionalmente, la abundancia de regeneración de *B. salicifolius*, en el total de las mismas parcelas GV, GS, y BN donde regeneró *G. triacanthos*, fue un tercio superior que la abundancia de

los regenerantes de la especie invasora bajo *G. triacanthos* vivos. Algo similar ocurrió en estudio previo realizado en la Provincia de Tucumán (Argentina), donde se encontraron especies nativas regenerando en un bosque denso, bajo ejemplares añejos de *G. triacanthos* en condiciones ambientales similares a las de nuestro sitio de estudio (Ceballos et al., 2020). Ambos hallazgos constituyen antecedentes en relación al fenómeno natural del nodricismo. En consecuencia, se considera necesario profundizar el estudio de la regeneración de arbóreas nativas bajo el dosel de *G. triacanthos* en otros sitios, donde existan arbóreas nativas que provean propágulos de forma natural que puedan germinar bajo esta invasora y el rol del pastoreo en esta interacción.

La regeneración de nativas también se puede facilitar debido a la reducción de la competencia con pastos y herbáceas, o reduciendo el ramoneo al dificultar el acceso del ganado (Holmgren et al., 1997; Stachowicz, 2001). Un estudio realizado en La Pampa (Argentina) con cuatro invasoras leñosas, entre las que se encontraba *G. triacanthos* en pasturas remanentes y en rodales de cultivos forestales, mostró que tanto la germinación como el establecimiento de la especie se dieron en las pasturas forrajeadas y no en las aperturas temporales de claros en el dosel del bosque (Mazía et al., 2001). Esto concuerda con autores que afirman que las comunidades forestales sin perturbar y pastizales sin perturbar, son menos susceptibles a la invasión (O'Hara, 2014; Rejmánek et al., 2013).

Por otro lado, las condiciones necesarias para la germinación de *G. triacanthos* limitan su dispersión a los sitios donde la humedad y otras condiciones necesarias sean óptimas para esta especie (Blair, 1990; CABI, 2019; USDA, NRCS, 2022a-b), dejando lugar en zonas o suelos más áridos a leguminosas nativas con diferentes requerimientos para la germinación, como es el caso de *Vachellia aroma* en la pampa argentina (Ferrerías et al., 2015). La expansión de *G. triacanthos* también estaría limitada en zonas sombreadas, siendo que las semillas tienden a germinar en áreas expuestas al sol, por ser no tolerante a la sombra (Blair, 1990; Grime y Jeffrey, 1965). Por lo tanto, en zonas de canopia densa y poca incidencia de luz se espera que germinen o se vigoricen especies tolerantes a la sombra, sean nativas o exóticas. En estos sitios de alto sombreado, la preocupación principal es la invasión por especies

tolerantes a la sombra como *Ligustrum sinense* (Ligustrina) o *Fraxinus pensylvanica* (Fresno), ambas exóticas invasoras presentes en Picada Alaniz y alrededores. Es necesario en este sentido evaluar las relaciones individuales de nodricismo para determinar la relación especie a especie (exótica-nativa, exótica-exótica, nativa-exótica), a futuro (Tapella, 2018).

Dado que *G. triacanthos* es polígamo dioica (Gordon, 1966; Izaguirre y Beyhaut, 2003; Silvera-Ruiz et al., 2022) y siendo el efecto de la aplicación de GA3 de este estudio concordante con otros estudios de GA3 para ciertas plantas (Barbosa y Dornelas, 2021), es posible inhibir la fructificación para disminuir la carga ambiental de semillas a través de la inhibición de fructificación de los árboles femeninos tratados, y así, controlar de forma gradual los germinantes de *G. triacanthos* para de esta forma permitir la regeneración paulatina de arbóreas nativas tolerantes a la sombra, utilizando *G. triacanthos* como nodriza de manera temporal.

A pesar de existir conocimiento previo sobre los posibles usos de los recursos de esta especie, en el ámbito nacional no se han desarrollado políticas consistentes que fomenten el aprovechamiento de la misma, a la vez que la controlen y permitan una restauración de las áreas invadidas, en particular en áreas protegidas. Muchas de las políticas de erradicación dirigidas a especies invasoras no fueron justificadas con datos, hecho que representa un problema, sino que se llevaron o se llevan adelante basadas en sentimientos personales y temores de que suceda algo similar a otras invasiones en otras partes del mundo (Davis et al., 2011). Si las acciones para erradicar una especie invasora requieren más daño y contaminación ambiental (como por ejemplo: el uso de topadoras u otra maquinaria pesada que rompa y compacte el suelo y altere el ecosistema, o el uso desmedido de herbicidas, insecticidas, u otras fuentes de químicos tóxicos contaminantes a largo plazo), se está incurriendo en un derroche de recursos que va en contra de la erradicación, dado que en la erradicación bien planificada no deben haber efectos adversos (Parkes y Panetta, 2009). No obstante las buenas intenciones y la mejor de las planificaciones de erradicación de una especie invasora, también está bien documentado por la bibliografía que son más los casos de fracaso que éxito en la tarea de erradicar una invasora, pero también se

menciona que las acciones de control son necesarias para disminuir la población con el fin de reducir los perjuicios (Lockwood et al., 2013; Parkes y Panetta, 2009).

Las acciones de erradicación pueden resultar ineficaces por perturbaciones naturales difíciles de predecir, como las inundaciones o incendios que favorecen las reapariciones de distintas exóticas, y en algunos casos la erradicación puede eliminar el o los efectos positivos que la exótica esté teniendo sobre las plantas, animales o el suelo, además de ser económicamente insostenible, y tal acción se recomienda solo en los casos donde la invasión es incipiente (Santos de Almeida, 2013). Es entonces que los métodos de control aquí estudiados cobran importancia, dado que no siempre es posible la utilización de la especie en forma de recursos para realizar un control que reduzca la utilización de químicos.

En base a los resultados respecto a la regeneración de *G. triacanthos* y arbóreas nativas, la época de aplicación del herbicida Tordon101 y el uso del ácido giberélico como inhibidor de la fructificación de *G. triacanthos*, se entiende que la integración de ambos químicos en conjunto con un adecuado manejo y exclusión del ganado bovino y equino, a la vez que se evite la extracción y tala de arbóreas nativas, pueden ser una estrategia realizable en el largo plazo para el control integrado y sostenible de esta invasora. La reducción de la carga de semillas sin eliminar los adultos de *G. triacanthos* proporcionaría refugio a las especies arbóreas autóctonas que necesitan sombra para crecer bajo el dosel de esta invasora. Así, de acuerdo a los objetivos de la tesis, se pretende mejorar la comprensión de la ecología de *G. triacanthos* y generar nuevos conocimientos para desarrollar un control integrado que permita: a) una mejor gestión de las zonas invadidas por esta especie; b) la regeneración de los árboles autóctonos bajo los árboles de *G. triacanthos*, con vistas a la regeneración del bosque de ribera autóctono a largo plazo.

A raíz de la conjunción de los resultados obtenidos en este trabajo, todos los antecedentes previos para esta especie y sus características, además de los factores que promueven su invasión, y siguiendo la estrategia en las etapas de control propuestas por Tu et al., (2001), se plantea una estrategia de manejo para el control integrado de esta especie en áreas protegidas donde se quiere recuperar la vegetación de bosque nativo, contemplando: (i) el uso de ejemplares adultos de la misma

invasora para la restauración de especies arbóreas nativas y (ii) control gradual de *G. triacanthos* comenzando por la reducción de propágulos y/o el secado de ejemplares femeninos o con fructificación comprobada.

4.1. Propuesta de estrategia de control de *G. triacanthos*

i) El efecto de inhibición de la fructificación por aplicación de GA3 en primavera por inyección en la base del tronco en floración temprana, puede ser utilizado como una estrategia complementaria de control al disminuir la carga de semillas de *G. triacanthos*. Esto maximiza el tiempo con una menor regeneración de *G. triacanthos* mientras regeneran arbóreas nativas, lo cual a su vez permite enfocar el control químico en ejemplares fructificantes que no estén dentro del bosque nativo. Al inhibir la fructificación por un período de tiempo suficiente, se podría bajar la carga de propágulos de *G. triacanthos* y lograr el establecimiento de arbóreas nativas que ya estén presentes, mientras las arbóreas nativas van generando por sí mismas algo de sombra. Para ello es necesario mantener ambos sexos vivos hasta que los plantines de nativas alcancen un tamaño adecuado.

Para llevar a cabo lo planteado es necesario destinar un período de tiempo a la regeneración de las nativas arbóreas bajo *G. triacanthos*, que dependerá fundamentalmente de las características de las especies nativas y de la dinámica de sucesión del área (Hope, 2003; Newton, 2007). En este sentido es necesario contar con el apoyo de autoridades nacionales y departamentales interesadas en la conservación, la restauración de los ecosistemas y la biodiversidad.

ii) Una vez logrado el establecimiento de las arbóreas nativas se puede proceder a secar adultos de *G. triacanthos* fructificantes y posteriormente los no fructificantes, mediante control químico. En *G. triacanthos* se ha constatado que el patrón espacial y temporal de la invasión se da mediante el establecimiento de focos primarios, con aparición de pequeños focos disyuntos *a posteriori* (Sosa et al., 2018; 2021). El control de una invasión en un sitio donde hay alta densidad, se comienza por los ejemplares de los focos pequeños y se continua por los ejemplares de los grandes focos que están en los bordes de los mismos, de forma de ir reduciendo

gradualmente la superficie ocupada por la especie invasora (Lockwood et al., 2013). En el caso de *G. triacanthos* se entiende que sería más eficiente y menos costoso realizar esta misma secuencia de pasos, pero haciendo énfasis en los ejemplares femeninos, es decir matando los mismos o controlando su fructificación según el ecosistema a restaurar, proteger y mantener. Idealmente se comenzaría por los femeninos de focos nuevos y aislados, para continuar por los femeninos en lugares altamente poblados por esta especie, y de ser necesario eliminar masculinos si la densidad es tal que las espinas impiden la exploración al interior del foco de *G. triacanthos* para realizar el control de femeninos.

Además de planificar el control para bajar la población de una especie invasora ampliamente distribuida como es el caso de *G. triacanthos* en Uruguay, se debe establecer un programa de monitoreo de los sitios en donde se realizó el control para evitar reinfestaciones por propágulos o ejemplares remanentes en dichas áreas (Singh y Byun, 2023), porque de lo contrario todos los esfuerzos habrán sido un malgasto (Lockwood et al., 2013). Siguiendo el razonamiento anterior, el monitoreo de *G. triacanthos* de forma concomitante al control mencionado, se debería centrar no solo en establecer áreas de control de los grandes focos sino también estudiar cómo evolucionan las densidades de fuentes propágulos una vez comenzado el programa de control, teniendo en cuenta que *G. triacanthos* es una especie que se dispersa por hidrocoría, como se citó con anterioridad, y nuestros resultados refuerzan que de la fuente de propágulos de inundación en la dispersión y regeneración, es la más importante para la especie. Por ende, la estrategia de control no solo debe excluir el ganado y controlar la fructificación para bajar los propágulos y permitir la regeneración de arbóreas nativas, sino que es importante considerar de dónde pueden estar llegando nuevos propágulos de *G. triacanthos* río arriba. Esto también implica que una forma de comenzar sería por los focos de invasión con mayor densidad de la especie, río arriba.

4.2. Variables sin explorar sobre el control de la invasión de *G. triacanthos*

Por otro lado y teniendo en cuenta la cantidad de bibliografía disponible sobre esta especie, no hay estudios acerca de los excesos de fósforo o nitrógeno disponible en suelos de una zona riparia invadida por *G. triacanthos*, que puedan ser absorbidos en época de reducción (es decir durante inundación o crecidas), o posterior a las crecidas en estos suelos (época de oxidación), ni de los niveles de nitrógeno, fósforo, o metales pesados, previos a la invasión en relación a los niveles requeridos o extraídos por la especie, si se piensa en una función de biorremediación que podría estar siendo realizada por esta invasora sin ser registrada. A pesar de existir consenso sobre las bondades de la vegetación en zonas riparias, como ser: la desnitrificación, la absorción de nitrógeno particularmente por las plantas leñosas y la absorción de fósforo, para disminuir la cantidad de estos nutrientes que terminan en los cursos de agua; todo ello varía en función del tipo de suelo, la vegetación disponible, la topografía, relieve del sitio y la humedad del suelo, por lo que faltan estudios que determinen las causales del aumento o disminución de la filtración de estos nutrientes (Vidon et al., 2019). Estudiar las variaciones en el contenido de fósforo y nitrógeno en el ambiente, son importantes para estudiar su vinculación con la invasividad de la especie, dado que es una leguminosa, para determinar si la alteración previa del sitio y niveles anormales de fósforo o nitrógeno vinculados a otras actividades humanas en el área, incluido el pastoreo, influyen en la invasividad de la especie, y para tenerlo en cuenta en la toma de decisiones del manejo de sitios invadidos como medida integral del control de esta especie.

En relación al control de *G. triacanthos*, se coincide con lo planteado por Nebel y Porcile (2006) sobre la necesidad de utilizar a las especies invasoras de difícil erradicación para aprovecharlas como recursos productivos. Los recursos brindados por esta especie pueden ser sus legumbres, sus semillas para harina o extractos para industria alimenticia y farmacéutica, además de su madera o hasta sus hojas (Blair, 1990; Keil et al., 2011; Mohammed et al., 2014; Scierini et al., 2009). Lo anterior es una herramienta crucial para bajar la carga ambiental de propágulos en los nuevos focos de invasión, y luego continuar con los focos cercanos a los nuevos

con mayor densidad de la especie, de manera sostenida. De esta forma solo es necesario enfocarse en controlar su propagación en las zonas donde la misma se encuentra claramente establecida, mientras se aprovechan los recursos dados por la invasora.

5. Conclusiones generales

En este estudio se encontró que el momento de aplicación más efectivo del herbicida Tordon101 mediante inyección en tronco para el control de adultos de *G. triacanthos*, fue la primavera, con 90 % de efectividad. En casos donde interesa no secar el árbol con herbicida y/o utilizar una metodología con menor deriva del producto al ambiente, como en áreas de conservación y en sistemas de producción ambientalmente sustentables, el método de inyección demostró ser efectivo, además de no ser tóxico para plantas circundantes. La aplicación del herbicida mezcla por inyección en la base del tronco en primavera, contribuye a bajar la carga de propágulos de *G. triacanthos*, al evitar dejar árboles con legumbres cargadas de semillas. Los árboles secos en pie abren claros en el dosel del bosque que promueven la regeneración de *G. triacanthos* y afectan negativamente a la regeneración de arbóreas nativas, lo que hace necesario realizar un control de regenerantes de *G. triacanthos* luego del secado de adultos de esta especie.

La aplicación de GA3 mediante inyección al tronco, disminuye la producción de propágulos y la carga de los mismos en el ambiente cercano a los árboles inyectados con GA3, por medio de la inhibición de la fructificación. Lo anterior permite: i) prevenir o bajar la cantidad de regenerantes de *G. triacanthos* previo a matar, secar o cosechar individuos adultos de *G. triacanthos* u otras especies en la zona afectada por propágulos de la invasora; ii) prevenir la competencia de regenerantes de la invasora con los regenerantes nativos; iii) eventualmente reducir los costos futuros para el manejo de control de la especie.

En lo que refiere al estudio de las fuentes de propágulos y regenerantes, en el área protegida Picada Alaniz se constató que la principal fuente de propágulos y regenerantes de *G. triacanthos* es la inundación que ocurre al crecer el río Santa Lucía. Las legumbres que se depositan en depresiones bajo el dosel de bosque nativo son focos de regeneración de la invasora, pero bajo el dosel de bosque nativo, tanto los propágulos por inundación como los directos, rara vez llegan a etapa juvenil, en contraposición a lo que sucede con los regenerantes de la invasora bajo el dosel GS, en donde dominan y pasan a la etapa juvenil, en detrimento de los regenerantes de

arbóreas nativas. Los resultados de este estudio coinciden con la bibliografía disponible, respecto de la influencia de los microrrelieves y sus efectos sobre la vegetación del bosque (Steiger et al., 2005). En el caso de *G. triacanthos*, los microrrelieves pueden estar favoreciendo las condiciones ambientales idóneas para la regeneración de la invasora adentro del bosque nativo. La segunda fuente de propágulos en cuanto al aporte de regenerantes, fue la lluvia directa desde adultos de *G. triacanthos* establecidos tanto dentro del bosque como en el ecotono entre el bosque y el pajonal.

Si bien se encontró que el aporte del ganado a la invasión fue limitado, se destaca la identificación del equino como fuente de dispersión de *G. triacanthos*, lo cual no había sido reportado hasta el momento. Además, se destaca el rol del ganado como dispersor de semillas hacia zonas donde el crecimiento o desborde del río no llegaba, lo que genera nuevos focos de invasión en zonas de pastizales y pajonales.

La regeneración de especies arbóreas nativas, particularmente de *Blepharocalyx salicifolius* (Arrayán) y *Sebastiania* sp. (Blanquillo), es posible debajo de *G. triacanthos*. De hecho, no se encontraron diferencias entre la regeneración de nativas bajo dosel de bosque nativo respecto al dosel de la invasora viva.

A futuro, es necesario estudiar cuáles son las condiciones que promueven la germinación de nativas bajo el dosel de *G. triacanthos*. La germinación de arbóreas nativas bajo la invasora podría estar vinculada a una o varias de las siguientes causas: la densidad de ejemplares adultos nativos en los alrededores de la invasora, las condiciones de luz bajo su dosel, la posición topográfica del adulto de *G. triacanthos* que actúa como nodriza, los mecanismos de propagación y dispersión de las distintas arbóreas nativas, entre otras. Este hecho abre una oportunidad para el aprovechamiento de las condiciones dadas, racionalizando los recursos, al reducir el impacto ambiental por menor uso de herbicidas, y, menor uso de maquinaria que impacte el suelo y destruya las arbóreas regenerantes presentes. Con la mayor abundancia de regeneración de *G. triacanthos* observada en los doseles GS, queda más claro que al no abrir claros en el bosque que propicien la regeneración de la invasora, se contiene la regeneración de la invasora al disminuir la abundancia de juveniles bajo los doseles BN y GV.

A modo de integración de los resultados obtenidos en este estudio, se puede afirmar que: el uso del GA3 mediante inyección en la base del tronco, abre un abanico de posibilidades para el tratamiento de especies invasoras con mayor capacidad de producción de propágulos que las nativas. Impedir la fructificación por un período de tiempo suficiente de al menos 5 años, puede lograr el establecimiento de arbóreas nativas que ya estén presentes, al bajar la cantidad de propágulos de *G. triacanthos* mientras las nativas se desarrollan y generan por sí mismas algo de sombra. Se debe mantener adultos de *G. triacanthos* vivos hasta que los regenerantes de nativas alcancen un tamaño adecuado, para en última instancia matar adultos de *G. triacanthos* fructificantes y en años posteriores los árboles no fructificantes. Esto permitiría disminuir los costos de manera gradual en el largo plazo, una vez se halla superado el tiempo de viabilidad de las semillas de *G. triacanthos*.

6. Bibliografía general

- Alonso, P. E. y Bassagoda, M. J. (2002). Aspectos fitogeográficos y diversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. *Ciência & Ambiente*, 24, 35-50. <https://cienciaambiente.com.br/shared-files/2368/?035-050-1.pdf>
- Aranda, M. J., Tognetti, P. M. y Mazía, N. (2015). Grass competition surpasses the effect of defoliation on a woody plant invader. *Acta Oecologica*, 68, 37-42. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1016/j.actao.2015.07.003>
- Barbosa, N. C. S. y Dornelas, M. C. (2021). The Roles of Gibberellins and Cytokinins in Plant Phase Transitions. *Tropical Plant Biology*, 14(1), 11-21. <https://doi.org/10.1007/s12042-020-09272-1>
- Barker Plotkin, A., Schoonmaker, P., Leon, B. y Foster, D. (2017). Microtopography and ecology of pit-mound structures in second-growth versus old-growth forests. *Forest Ecology and Management*, 404, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.012>
- Beaury, E. M., Finn, J. T., Corbin, J. D., Barr, V. y Bradley, B. A. (2020). Biotic resistance to invasion is ubiquitous across ecosystems of the United States. *Ecology Letters*, 23, 476-482. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1111/ele.13446>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. y Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7), 333-339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blair, R. M. (1990). *Gleditsia triacanthos* L. Honeylocust, Leguminosae: Legume family. En Burns, R. M. y Honkala, B. H., *Silvics of North America. Volume 2, Hardwoods. Agriculture Handbook 654* (pp, 358-364). United States Department of Agriculture, Forest Service.
- Blossey, B. y Nötzold, R. (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83, 887-889. <https://doi.org/10.2307/2261425>

- Blumetto, O., La Cava, C. y Piñeyro, E. (2009). Control de especies arbóreas exóticas invasoras: evaluación de diferentes métodos químicos. *Conference: TURAP 2009 5º Congreso Nacional de Áreas Naturales Protegidas*. Volumen 1. Montevideo, Uruguay. https://www.researchgate.net/publication/275639341_Control_de_especies_arboreas_exoticas_invasoras_evaluacion_de_diferentes_metodos_quimicos#fullTextFileContent
- Blumetto, O. y Brazeiro, A. (2022). Ganado e invasión del bosque nativo por árboles exóticos: desde la facilitación al control. En *Oportunidades y desafíos del uso de los bosques nativos integrados a la producción ganadera de Uruguay* (pp, 41-52). INIA.
- Brazeiro, A., Bresciano, D., Brugnoli, E. y Iturburu, M. (2021). *Especies Exóticas Invasoras Leñosas: distribución, impactos socioambientales y estrategias de gestión*. Comité de Especies Exóticas Invasoras-Ministerio de Ambiente, Red Temática de Medio Ambiente - Universidad de la República.
- Brazeiro, A., Betancourt, A. y Haretche, F. (2020). Bosques nativos de Uruguay: distribución, diversidad y propuesta de clasificación. *Plantae*, 3, 18-35. <https://portal.fagro.edu.uy/wp-content/uploads/2023/12/plantae3.pdf>
- Brazeiro, A., Haretche, F. y Toranza, C. (2018a). Distribución, reclutamiento y abastecimiento de *Ligustrum lucidum* en bosques de Uruguay. En Brazeiro, A. (ed.) *Seminario “Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay”*, Libro de resúmenes. (pp. 32-35). Facultad de Ciencias, MGAP, BMEL. Tradinco.
- Brazeiro, A. (2018). Bosques de Uruguay: Necesidades de investigación para la gestión sustentable y conservación. En *Seminario “Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay”*, Libro de resúmenes (pp, 12-16). Facultad de Ciencias, MGAP, BMEL. Tradinco.
- Briggs, J. C. (2010). Marine biology: the role of accommodation in shaping marine biodiversity. *Marine Biology*, 157(10), 2117-2126. <https://link-springer-com.proxy.timbo.org.uy/article/10.1007/s00227-010-1490-9>

- Briggs, J. C. (2013). Invasion ecology: Origin and biodiversity effects. *Environmental Skeptics and Critics*, 2(3), 73-81. [http://www.iaees.org/publications/journals/environsc/articles/2013-2\(3\)/invasion-ecology-origin-and-biodiversity-effects.pdf](http://www.iaees.org/publications/journals/environsc/articles/2013-2(3)/invasion-ecology-origin-and-biodiversity-effects.pdf)
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. y Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 119-125. https://www.researchgate.net/publication/222554291_Inclusion_of_Facilitation_into_Ecological_Theory
- Brussa, C. A. y Grella, I. A. (2007). *Flora Arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó*. COFUSA.
- Byun, C. y Ju Lee, E. (2017). Ecological application of biotic resistance to control the invasion of an invasive plant, *Ageratina altissima*. *Ecology and Evolution*, 7(7), 2181–2192. <https://doi.org/10.1002/ece3.2799>
- Callaway, R. M. y Walker, L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965. <https://www-jstor-org.proxy.timbo.org.uy/stable/2265936>
- Carrere, R. (1990). *Desarrollo forestal y medio ambiente en el Uruguay. El bosque natural uruguayo: caracterización general y estudios de caso*. CIEDUR. Serie Investigaciones, No72. <http://www.guayubira.org.uy/monte/Ciedur5i.html#i>
- Carvajales, A. (2013). *Modelos de distribución de la acacia invasora Gleditsia triacanthos como herramientas para su manejo*. [Tesis de grado]. Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio. Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias – UdelaR.
- Cavieres, L. A. (2020). The Role of Plant–Plant Facilitation in Non-native Plant Invasions. En: Traveset, A., Richardson, D. (Eds.), *Plant Invasions: The Role of Biotic Interactions* (pp. 138-152). CABI International.
- Ceballos, J. C., Jiménez, Y. G. y Fernández, R. D. (2020). Estructura de los bosques de *Gleditsia triacanthos* en función de la edad (valle de La Sala, Tucumán, Argentina). *Ecología Austral*, 30(2), 251-259. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1083>

- Comité de Especies Exóticas Invasoras-Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (CEEI-MVOTMA). (2015). *Especies Exóticas Invasoras Leñosas: Experiencias de control*. En Aber, A., Zerbino, S., Porcile, J. F., Segui, R. y Balero, R. (Eds.). 80p.
- Chebataroff, J. (1969). Rasgos fitogeográficos del Uruguay. En Tállice, R. V., Chebataroff, J., Aljanati, D., Benedetto, M. (Eds.) *Geografía de la vida, Nuestra Tierra*, 40 (pp. 19-29). Impresora Rex.
- Chebataroff, J. (1960). *Tierra uruguaya: introducción a la geografía física, biológica y humana del Uruguay*. Talleres de Don Bosco.
- Cingolani, A. M., Noy-Meir, I. y Díaz, S. (2005). Grazing effects on rangeland diversity: A synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15(2), 757-773. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1890/03-5272>
- Davis, M. A., Grime, P. y Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528-534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- Davis, M. A., Chew, M. K., Hobbs, R. J., Lugo, A. E., Ewel, J. J., Vermeij, G., Brown, J., Rosenzweig, M. L., Gardener, M. R., Carroll, S. P., Stromberg, J. C., Del Tredici, P., Suding, K. N., Ehrenfeld, J. G., Grime, J. P., Mascaro, J. y Briggs, J. C. (2011). Don't judge species on their origins. *Nature*, 474, 153-154. <https://doi.org/10.1038/474153a>
- de Dios, E. A., Delaye, L. y Simpson, J. (2019). Transcriptome analysis of bolting in *A. tequilana* reveals roles for florigen, MADS, fructans and gibberellins. *BMC Genomics*, 20, 473. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5808-9>
- Del Puerto, O. (1987a). *La extensión de las comunidades arbóreas primitivas en el Uruguay. Notas técnicas 1*. Facultad de Agronomía, UdelaR.
- Del Puerto, O. (1987b). *Vegetación del Uruguay*. Cátedra de Botánica. Facultad de Agronomía, UdelaR.
- Dirección General Forestal – Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (DGF-MGAP). (2018). *Estrategia Nacional de Bosque Nativo*. Equipo Interdisciplinario de la Dirección General Forestal (DGF) del MGAP; MVOTMA; UNIQUE; Hessen Forst (Eds.).

- Ellstrand, N. C. y Schierenbeck, K. A. (2000). Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(13): 7043-7050. <https://www.pnas.org/doi/epdf/10.1073/pnas.97.13.7043>
- Eluén, M. L. (2020). *Educación Ambiental, una estrategia para la generación de conocimientos orientados a la gestión sustentable de los bienes comunes de la naturaleza. El caso del parque ecosistémico “El Rincón de Santa Lucía”, Canelones – Uruguay* [Tesis de Maestría]. Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Ewel, J. J. y Putz, F. E. (2004). A place for alien species in ecosystem restoration. *Frontiers Ecology and Environment*, 2(7): 354-360. https://www.researchgate.net/publication/309760795_A_Place_for_Alien_Species_in_Ecosystem_Restoration
- Farías, L., Vettorazzi, R. y Brazeiro, A. (2017). Efecto del Ligustro (*Ligustrum lucidum*) sobre el funcionamiento ecosistémico del bosque nativo: descomposición. En Brazeiro, A. (Ed). *Seminario: Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay – Libro de resúmenes* (pp. 36-38). Facultad de Ciencias, MGAP, BMEL. Tradinco.
- Fernández, R. D., Ceballos, S. J., Malizia, A. y Aragón, R. (2017). *Gleditsia triacanthos* (Fabaceae) in Argentina: a review of its invasión. *Australian Journal of Botany*, 65(3), 203-213. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/65266>
- Ferreras, A. E., Funes, G. y Galetto, L. (2015). The role of seed germination in the invasion process of Honey locust (*Gleditsia triacanthos* L., Fabaceae): comparison with a native confamilial. *Plant Species Biology*, 30, 126-136. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12041>
- Ferreras, A. E. y Galetto, L. (2010). From seed production to seedling establishment: Important steps in an invasive process. *Acta Oecologica*, 36, 211-218. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.12.005>
- Filazzola, A., Brown, C., Dettlaff, M. A., Batbaatar, A., Grenke, J., Bao, T., Peetom Heida, I. y Cahill, Jr. J. F. (2020). The effects of livestock grazing on

- biodiversity are multitrophic: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 23(8), 1298-1309. <https://www.researchgate.net/publication/341167076>
- Foster, J. y Sandberg, L. A. (2004). Friends or Foe? Invasive species and public green space in Toronto. *Geographical Review*, 94(2), 178-198. <https://doi.org/10.1111/j.1931-0846.2004.tb00166.x>
- García-Fayos, P. y Verdú, M. (1998). Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica*, 19(4), 357-366. Elsevier, Paris.
- Geyer, W. A. y Biles, L. E. (1975). Killing Unwanted Trees With Tordon 101 Mixture. Keeping Up With Research 21. *Kansas Agricultural Experiment Station Research Reports*, 0 (12). <https://doi.org/10.4148/2378-5977.7313>
- Geyer, W. A. y Biles, L. E. (1976). Summer Injection of 2,4-D and Tordon Herbicides to Control Unwanted Trees in Kansas Woodlands. Keeping Up With Research 27. *Kansas Agricultural Experiment Station Research Reports*, 0 (12). <https://doi.org/10.4148/2378-5977.7365>
- Gioria, M., Hulme, P. E., Richardson, D. M. y Pyšek, P. (2023). Why Are Invasive Plants Successful? *Annual Review of Plant Biology*, 74(1), 635-670. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070522-071021>
- Gobierno de Canelones. (2015). *Manejo sustentable del predio municipal del Rincón de Santa Lucía (convenio con carreros)*. Intendencia de Canelones.
- Gobierno de Canelones. (2016). *Parque Ecoturístico. El Rincón de Santa Lucía*. Dirección de Gestión Ambiental. Intendencia de Canelones.
- Gordon, D. R. (1998). Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications*, 8(4), 975-989. <https://www-jstor-org.proxy.timbo.org.uy/stable/2640955>
- Gordon, D. (1966). *A revision of the genus Gleditsia (Leguminosae)*. [Ph.D. diss], Indiana University. <https://www.proquest.com/openview/ce73c092092fefca64cc69fb610fe3d3/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>

- Grime, J. P. y Jeffrey, D. W. (1965). Seedling Establishment in Vertical Gradients of Sunlight. *Journal of Ecology*, 53(3), 621-642. <http://www.jstor.org/stable/2257624>
- Gurnell, A. M., Bertoldi, W. y Corenblit, D. (2012). Changing river channels: The roles of hydrological processes, plants and pioneer fluvial landforms in humid temperate, mixed load, gravel bed rivers. *Earth-Science Reviews*, 111(1-2), 129-141. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.11.005>
- Hart, D. R. y Gardner, R. H. (1997). A spatial model for the spread of invading organisms subject to competition. *Journal of Mathematical Biology*, 35, 935-948. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1007/s002850050083>
- Hierro, J. L., Maron, J. L. y Callaway, R. M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93, 5–15. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1111/j.0022-0477.2004.00953.x>
- Hobbs, R. J. y Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology*, 6(3), 324-337. <https://www.jstor.org/stable/2386033>
- Hobbs, R. J., Higgs, E. y Harris, A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(11), 599-605. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.012>
- Holmgren, M., Scheffer, M. y Huston, M. A. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1966-1975. <https://www.jstor.org/stable/2265937>
- Holtmeier, F. K. y Broll, G. (2018). Subalpine Forest and Treeline Ecotone under the Influence of Disturbances: A Review. *Journal of Environmental Protection*, 9(7), 815-845. <https://doi.org/10.4236/jep.2018.97051>
- Hood, G. W. y Naiman, R. J. (2000). Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecology*, 148, 105-114. <https://doi.org/10.1023/A:1009800327334>
- Hope, J. C. E. (2003). *Modelling forest landscape dynamics in Glen Affric, northern Scotland*. [PhD Thesis]. University of Sterling.

- Hufbauer, R. A. y Torchin, M. E. (2007). Integrating Ecological and Evolutionary Theory of Biological Invasions. En Nentwig, W. (Ed). *Ecological Studies, 193. Biological Invasions* (pp. 79-96). Springer.
- Huston, M. A. (2004). Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. *Diversity and Distributions, 10*(3), 167-178. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00083.x>
- Izaguirre, P. y Beyhaut, R. (2003). *Las leguminosas en Uruguay y regiones vecinas: Parte 2- Caesalpinioideae, 3- Mimosoideae*. Editorial Hemisferio Sur.
- Jeschke, J. M. (2014). General hypotheses in invasion ecology. *Diversity and Distributions, 20*(11/12), 1229-1234. [https://www-jstor-org-proxy.timbo.org.uy/stable/24817704](https://www-jstor-org.proxy.timbo.org.uy/stable/24817704)
- Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R. y Boucher, T. (2007). Domesticated Nature: Shaping Landscapes and Ecosystems for Human Welfare. *Science, 316*(5833): 1866-1869. https://www.researchgate.net/publication/6237791_Domesticated_Nature_Shaping_Landscapes_and_Ecosystems_for_Human_Welfare
- Keane, R. M. y Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution, 17*(4), 164-170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- Keil, G., Spavento, E., Murace, M. y 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. <https://doi.org/10.5424/fs/2011201-8881>
- Kumar Rai, P. y Singh, J. S. (2020). Invasive alien plant species: Their impact on environment, ecosystem services and human health. *Ecological Indicators, 111*, 106020. 20 p. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106020>
- Li, J., Pan, B. Z., Niu, L., Chen, M. S., Tang, M., Xu, Z. F. (2018). Gibberellin inhibits floral initiation in the perennial woody plant *Jatropha curcas* J. *Plant Growth Regulation, 37*(3), 999–1006. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9797-8>
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F. y Marchetti, M. P. (2013). *Invasion Ecology*. 2nd Ed. Wiley Blackwell.

- Lombardo, A. Aljanati, D. (ed.), Benedetto, M. (ed.), De Marsilio, H. (ed.) (1969). *Árboles y arbustos. Nuestra Tierra N°27*. Impresora Rex.
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536. <https://doi.org/10.2307/176544>
- Lorenz, K. y Lal, R. (2010). *Carbon sequestration in forest ecosystems*. Springer.
- Macdonald, I. A., Loope, L. L., Usher, M. B. y Hamann, O. (1989). Wildlife conservation and invasion of nature reserves by introduced species: a global perspective [Chapter 9]. En Drake, J. A., Mooney, H. A., di Castri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmánek, M. y Williamson, M. (Eds.). *Biological invasions. A global perspective* (pp. 215-255). SCOPE 37. John Wiley & Sons.
- Mazía, C. N., Chaneton, E. J., Ghera, C. M. y León, R. J. C. (2001). Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia*, 128(4), 594-602. <https://doi.org/10.1007/s004420100709>
- Mazía, C. N., Chaneton, E. J., Machera, M., Uchitel, A., Feler, M. V. y Ghera, C. M. (2010). Antagonistic effects of large- and small-scale disturbances on exotic tree invasion in a native tussock grassland relict. *Biological Invasions*, 12(9), 3109-3122. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9702-2>
- Mazía, C. N., Tognetti, P. M. y Cirino, E. D. (2013). Patch identity and the spatial heterogeneity of woody encroachment in exotic-dominated old-field grasslands. *Plant Ecology*, 214, 267-277. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0166-1>
- Michener, D. C. (1986). Phenotypic instability in *Gleditsia triacanthos* L. (Fabaceae). *Brittonia*, 38, 360-361. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.2307/2807082>
- Mohammed, R. S., Abou Zeid, A. H., El Awary, S. S., Sleem, A. A. y Ashour, W. E. (2014). Flavonoid constituents, cytotoxic and antioxidant activities of *Gleditsia triacanthos* L. leaves. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 21, 547-553. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.02.002>
- Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA)- Ministerio de Relaciones Exteriores (MRREE). (2016). *Estrategia Nacional para la Conservación y Uso Sostenible de la Diversidad Biológica del*

- Uruguay, 2016 - 2020*. Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA) - Ministerio de Relaciones Exteriores (MRREE).
- Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA)- Dirección Nacional de Medio Ambiente (Dinama). (2013). *Plan de Acción para la Protección de la Calidad Ambiental y la Disponibilidad de las Fuentes de Agua Potable en la Cuenca del Río Santa Lucía*. Y RM 229/2015, Art 2 literal a. y c. Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente (MVOTMA) - Ministerio de Relaciones Exteriores (MRREE).
- Moncur, M. W. and Hasan, O. (1994). Floral induction in *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology*, 14(11), 1303-1312. <https://doi.org/10.1093/treephys/14.11.1303>
- Naiman, R. J., Décamps, H. y McClain, M. E. (2005). *Riparia. Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier.
- Navarro-Cano, J. A., Horner, B., Goberna, M. y Verdú, M. (2019). Additive effects of nurse and facilitated plants on ecosystem functions. *Journal of Ecology*, 107(6), 2587-2597. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13224>
- Navarro-Cano, J. A., Goberna, M., Valiente-Banuet, A., Montesinos-Navarro, A., García, C. y Verdú, M. (2014). Plant phylodiversity enhances soil microbial productivity in facilitation-driven communities. *Oecologia*, 174(3), 909-920. https://www.uv.es/~verducam/Crevi_plants.pdf
- Nebel, J. P. y Porcile, J. F. (2006). *La contaminación del bosque nativo por especies arbóreas y arbustivas exóticas*. Dirección General Forestal – Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca.
- Newton, A. C. (2007). *Forest Ecology and Conservation, A Handbook of Techniques*. Oxford University Press.
- Nores, M., Cerana, M. M. y Serra, D. A. (2015). Dispersal of forest birds and trees along the Uruguay River in southern South America. *Diversity and Distributions*, 11(3), 205-217. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00141.x>
- O'Hara, K. L. (2014). *Multiaged silviculture: managing for complex forest stand structures*. Oxford University Press.

- Parkes, J. P. y Panetta, F. D. (2009). 4, Eradication of invasive species: progress and emerging issues in the 21st century. En Clout, M. N. y Williams, P. A. (Eds.) *Invasive Species Management: A Handbook of Principles and Techniques. Techniques in Ecology & Conservation Series* (pp. 47-60). Oxford Academic.
- Potts, D. F. y Herrington, L. P. (1982). Drought resistance adaptations in urban honeylocust. *Arboriculture & Urban Forestry*, 8(3), 75-80. <https://doi.org/10.48044/jauf.1982.017>
- Pyšek, P. y Richardson, D. M. (2007). Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? En Nentwig, W. (ed). *Biological Invasions, 7, Ecological Studies, 193* (pp. 97-125). Springer.
- Pyšek, P., Jarosík, V., Pergl, J., Moravcova, L., Chytrý, M. y Kühn, I. (2014). Temperate trees and shrubs as global invaders: the relationship between invasiveness and native distribution depends on biological traits. *Biological Invasions, 16*, 577-589. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1007/s10530-013-0600-2>
- Pugnaire, F. I. y Valladares, F. (1999). Facilitation in Plant Communities. En Pugnaire FI, Valladares F. (Eds.) *Handbook of Functional Plant Ecology* (pp. 623–648). CRC Press.
- QGIS.org. 2020-2024. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>.
- Quiroga, P. A. y Juliá, J. P. (2011). Capítulo 12. Estudio de una cuenca de río subtropical de montaña: pautas para su gestión ecosistémica. En Fernández, H. R. y Barber, H. M. (Eds.). *La cuenca del río Lules: una aproximación multidisciplinaria a su complejidad*. Universidad Nacional de Tucumán. pp. 159-174.
- Rejmánek, M., Richardson, D. M. y Pyšek, P. (2013). 13: Plant Invasions and Invasibility of Plant Communities. En van der Maarel, E. y Franklin J. (Eds.). *Vegetation Ecology* (2ª ed, pp. 387-424). John Wiley & Sons.
- Ricciardi, A., Jones, A. L., Kestrup, A. M. y Ward, J. M. (2011). Expanding the propagule pressure concept to understand the impact of biological invasions.

- En Richardson, D. M. (Ed). *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton* (pp. 225-235). Blackwell Publishing.
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D'Antonio, C. M., Milton, S.J. y Rejmánek, M. (2000). Plant invasions the role of mutualisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75, 65-93. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00041.x>
- Richardson, D. M. y Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concept of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30(3), 409-431.
- Rizzo, I. (2019). *Evaluación de métodos de control de la exótica invasora *Gleditsia triacanthos* L. en un bosque ribereño* [Tesis de grado]. Facultad de Agronomía, Universidad de la República.
- Robertson, K. R. y Lee, Y. T. (1976). The genera of Caesalpinioideae (Leguminosae) in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum*, 57(1), 1-53. <https://www.jstor.org/stable/pdf/43794503.pdf>
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N. and Weller, S. G. (2001). The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 305-332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>
- Santamaría, L., Pericas, J., Carrete, M. y Tella, J. L. (2008). La ausencia de enemigos naturales favorece las invasiones biológicas. En Vila, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L. y Castro, P. (Eds.) *Invasiones Biológicas* (pp. 91-101). CSIC. https://www.researchgate.net/publication/39393765_Invasiones_biologicas
- Santos de Almeida, M. J. (2013). *The paradox of alien invasive species: negative and positive effects on biodiversity and ecosystem services* [Dissertação de mestrado]. Faculdade de Ciências, Universidade do Porto.

- Sax, D. F. y Gaines, S. D. (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(11), 561-566. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00224-6)
- Scierini, L. S., Maldonado, F., Ribotta, P. D., Pérez, G. T. y León, A. E. (2009). Chemical composition and functional properties of *Gleditsia triacanthos* gum. *Food Hydrocolloids*, 23, 306-313. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2008.02.011>
- Shea, K. y Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 170-176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- Shukla, T., Tang, W., Trettin, C. C., Chen, G., Chen, S. y Allan, C. (2023). Quantification of Microtopography in Natural Ecosystems Using Close-Range Remote Sensing. *Remote Sensing*, 15(9), 2387. <https://doi.org/10.3390/rs15092387>
- Silvera Ruiz, L. T., Amarilla, L. D., Torres, C., Košútová, D., Konôpková, J., Ferus, P. and Galetto, L. (2022). Reproductive biology of the invasive *Gleditsia triacanthos* L. (Fabaceae). *Flora*, 288, 152010. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152010>
- Simberloff, D. (2009). The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 81-102. <https://doi.org.proxy.timbo.org.uy/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Singh, K. y Byun, C. (2023). Ecological restoration after management of invasive alien plants. *Ecological Engineering*, 197, 107-122. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2023.107122>
- Sosa, B., Caballero, N., Carvajales, A., Fernández, G., Mello, A. L. y Achkar, M. (2015). Control de *Gleditsia triacanthos* en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. *Ecología Austral*, 25, 250-254. <https://doi.org/10.25260/EA.15.25.3.0.183>
- Sosa, B., Romero, D., Fernández, G. y Achkar, M. (2018). Spatial analysis to identify invasion colonization strategies and management priorities in riparian

- ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 411, 195-202. <https://doi.org.proxy.timbo.org.uy/10.1016/j.foreco.2018.01.039>
- Sosa, B. (2021). 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 [Tesis doctoral]. Programa de Desarrollo de la Ciencias Básicas. Universidad de la República.
- Stachowicz, J. J. (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience*, 51, 235-246. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)
- Stachowicz, J. J. y Byrnes, J. E. (2006). Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 251-262. https://www.int-res.com/articles/meps_oa/m311p251.pdf
- Steiger, J., Tabacchi, E., Dufour, S., Corenblit, D. y Peiry, J. L. (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. <https://doi.org/10.1002/rra.879>
- Svriz, M., Damascos, M. A., Zimmermann, H. y Hensen, I. (2013). The exotic shrub *Rosa rubiginosa* as a nurse plant. Implications for the restoration of disturbed temperate forests in Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 289, 234-242. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.037>
- Tapella, M. P. (2018). *Efecto del nodricismo sobre el establecimiento de dos leñosas nativas y una invasora codominantes en las Sierras Grandes de Córdoba*. [Tesina]. CONICET-UNC.
- Tockner, K. (2021). Freshwaters: Global Distribution, Biodiversity, Ecosystem Services, and Human Pressures, 16. En Bogardi, J. J., Gupta, J., Wasantha Nandalal, K. D., Salamé, L., van Nooijen, R. R. P., Kumar, N., Tingsanchali, T., Bhaduri, A. y Kolechkina, A. G. (Eds.). *Handbook of Water Resources Management: Discourses, Concepts and Examples* (pp. 489-501). Springer.
- Tu, M., Hurd, C. y Randall, J. M. (2001). *Weed Control Methods Handbook: Tools & Techniques for Use in Natural Areas*. The Nature Conservancy, Saving the last

- great places on Earth*. Wildland Invasive Species Team.
<http://tncweeds.ucdavis.edu>.
- United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service (USDA, NRCS). 1993. *Northeast wetland flora: Field office guide to plant species*. Wetland Science Institute.
- United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service (USDA, NRCS). (2022a). *Honey Locust Gleditsia triacanthos L. Fact Sheet*. United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service. https://plants.usda.gov/DocumentLibrary/factsheet/pdf/fs_gltr.pdf
- United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service (USDA, NRCS). (2022b). *Honey Locust Gleditsia triacanthos L. Plant Guide*. United States Department of Agriculture, National Resources Conservation Service. https://plants.usda.gov/DocumentLibrary/plantguide/pdf/pg_gltr.pdf
- Vettorazzi, R., Farías, L. y Brazeiro, A. (2017). Efecto del Ligustro (*Ligustrum lucidum*) sobre el ensamble de invertebrados de la hojarasca. En Brazeiro, A. (Ed). *Seminario: Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay – Libro de resúmenes* (pp. 39-42). Facultad de Ciencias, MGAP, BMEL. Tradinco.
- Vidon, P. G., Welsh, M. K., Hassanzadeh, Y. T. (2019). Twenty Years of Riparian Zone Research (1997-2017), Where to Next? *Journal of Environmental Quality*, [Special Section Riparian Buffer Management]. 48(2), 248-260. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.2134/jeq2018.01.0009>
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M. y Westbrooks, R. (1997). Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21(1), 1-16. https://www.researchgate.net/publication/246522062_Introduced_Species_A_Significant_Component_of_Human-Caused_Global_Change
- Vitousek, P. M., D' Antonio, C. M., Loope, L. L. y Westbrooks, R. (1996). Biological Invasions as Global Environmental Change. *American Scientist*, 84, 468-478. https://people.uncw.edu/borretts/courses/bio366/readings/Vitousek_biological_invasions.pdf

- Vitousek, P. M. (1986). 10. Biological Invasions and Ecosystem Properties: Can Species Make a Difference? En Mooney, H. A. y Drake, J. A. (Eds) *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii. Ecological Studies, vol 58.* (pp. 163-176) Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4988-7_10
- Wedy, G. O. (2007). *Estructura e dinâmica da regeneração natural de espécies arbóreas na floresta estacional do Parque Estadual do Turvo, Derrubadas, Rio Grande do Sul* [Tese de Mestre em Botânica]. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- White, P. S. y Pickett, S. T. A. (1985). Natural disturbance and patch dynamics. En Pickett, S. T. A. y White, P. S. (Eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (pp. 3-13). Academic Press.
- Wolfe, L. M. (2002). Why Alien Invaders Succeed: Support for the Escape-from-Enemy Hypothesis. *The American Naturalist*, 160(6), 705–711. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1086/343872>
- Yang, L., Liu, N., Ren, H. y Wang, J. (2009). Facilitation by two exotic Acacia: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1786–1793. <https://doi-org.proxy.timbo.org.uy/10.1016/j.foreco.2009.01.033>

7. Anexos

7. 1. Invasiones biológicas: ecología de la invasión

Al respecto de la ecología de la invasión, John C. Briggs (2013) plantea que estudios recientes basados en extinciones documentadas y sus causas, han mostrado que las "especies invasoras" raramente estaban involucradas en el proceso de extinción de otras especies. En contraposición a ello, las invasoras exitosas son casi e invariablemente acomodadas por las especies nativas que ocupan el hábitat necesario, lo que se denomina "acomodación". La acomodación deriva en última instancia en una ganancia de diversidad de especies en el área invadida. Esta nueva diversidad en general resulta en un sistema más estable, más productivo, de mayor resistencia a la invasión y de nueva especiación, tal como lo indican los datos fósiles.

El término "invasibilidad", acuñado por Elton en 1958, ha sido usado para describir la susceptibilidad de comunidades a especies exóticas (Lonsdale, 1999), indicando la relación negativa entre la diversidad de especies nativas y el éxito de la invasión. La resistencia a la invasión ("resistencia biótica") puede variar en relación al espacio disponible a colonizar (Stachowicz y Byrnes, 2006), y en algunos casos, la invasión resulta en un aumento de la diversidad de especies (Sax y Gaines, 2003). Dentro de los factores de importancia que propician la invasión, se destacan: a) el disturbio previo; b) liberación competitiva; c) disponibilidad de recursos; d) presión de propágulos (Richardson y Pyšek, 2006); y e) escape de enemigos naturales (EEN) (Blossey y Nötzold, 1995; Shea y Chesson, 2002; Santamaría et al., 2008). El disturbio previo es toda acción que irrumpe en un ecosistema, comunidad o estructura de una población, y genera cambios en la disponibilidad de recursos o las condiciones físicas o químicas del ambiente, al crear espacios vacantes, liberar recursos y alterar las interacciones entre las especies (Hobbs y Huenneke, 1992; Holtmeier y Broll, 2018; White y Pickett, 1985). Los disturbios previos (a) pueden deberse a causas naturales (e.g.: huracanes, incendios, inundaciones, herbivorismo, predación) o antrópicas (e.g.: agricultura, urbanización), y también pueden clasificarse como bióticos (e.g.: predación, herbivorismo, hozado, todos los

antropogénicos) o abióticos (e.g.: viento, vulcanismo, sequías, huracanes, avalanchas, incendios) (Holtmeier y Broll, 2018; Lockwood et al., 2013). La liberación competitiva (b) está dada por la ausencia previa de otras nativas que afectan el crecimiento o dispersión de una población invasora de modo que influencia la tasa a la cual esta última se propaga geográficamente, lo cual magnifica el éxito de la invasión (Hart y Gardner, 1997). La ausencia de competidores naturales de la exótica invasora, favorece sus tasas demográficas y de propagación geográfica (Wolfe, 2002). Sin embargo, la hipótesis de escape de enemigos ha sido cuestionada recientemente (Gioria et al., 2023). La disponibilidad de recursos (c), beneficia a las invasoras en los ambientes donde la riqueza o presencia de especies nativas es pobre, hecho que libera los recursos para ser utilizados por las especies invasoras (Davis et al., 2000; Hierro et al., 2005). La presión de propágulos (d) está dada por: i) cantidad de propágulos: el número de individuos introducidos; ii) la ‘riqueza de propágulos’ o el número de taxones o genotipos introducidos; iii) el número total o la frecuencia de eventos de introducción de propágulos (Ricciardi et al., 2011). La presión de los propágulos es la distribución de los tamaños de los propágulos y el patrón en el que llegan los propágulos, esto es: mil individuos pueden llegar en un propágulo de tamaño mil, o cien propágulos cada uno de tamaño diez, etc. Si llegan en varios propágulos, estos pueden llegar a diferentes ritmos temporales: un propágulo por año, por década, por siglo, etc (Simberloff, 2009). El aumento del tamaño del propágulo mejora la probabilidad de establecimiento por la disminución de los efectos de la estocasticidad demográfica, mientras que el número de propágulos actúa por disminución sobre los impactos de la estocasticidad ambiental. Por último, el escape de enemigos naturales (e), sugiere el éxito de la invasión de exóticas por ausencia de sus predadores, parásitos y/o herbívoros naturales, lo que permite la supervivencia, crecimiento y reproducción a tasas más rápidas que las especies nativas (Keane y Crawley, 2002; Lockwood et al., 2013). Lonsdale (1999), examinó y procesó datos de estudios previos sobre invasiones en todo el mundo, en un metaanálisis de escala controlada, considerando continentes e islas. Este estudio encontró que hubo diferencias significativas entre los biomas, pero no entre los continentes en su nivel de invasión, y detectó que las islas son más invadidas que los

sitios continentales de área similar. A su vez, el número de especies exóticas en las reservas naturales aumentó con el número de visitantes.

Existen interacciones positivas que pueden explicar el fenómeno de la invasión biológica, particularmente por plantas, como ser la facilitación y la acomodación (Stachowicz, 2001; Bruno et al., 2003; Lockwood et al., 2013). La facilitación ha sido definida como las interacciones positivas directas entre dos organismos que beneficia al menos a uno de ellos. Incluye al comensalismo y mutualismo, pudiendo en el caso de las plantas, haber una alternancia entre la facilitación y la competencia en respuesta a cambios en el ambiente (Callaway y Walker, 1997). Otros propusieron que una clave para el éxito de la invasión puede ser la facilitación dada por un número grande de especies residentes (Richardson et al., 2000). El término *acomodación*, se propuso inicialmente para caracterizar las invasiones colonizadoras en el medio marino, como concesión de un espacio vital, indicando que cualquiera sea la especie nativa que ocupe el espacio preferido, cederá el paso al invasor, lo que permitirá que ambas especies se establezcan en un lugar donde solo existía una anteriormente (Briggs, 2010). Comparada con la facilitación, la acomodación es un término más amplio porque incluye la facilitación, así como la competencia que se percibe cuando la especie nativa aparentemente se ve obligada a ceder el paso o apoyar físicamente al intruso (Briggs, 2013). Así mismo, dentro de las interacciones positivas está el efecto nodriza que tienen algunas plantas sobre la germinación, el establecimiento, crecimiento y/o reproducción de plantas cercanas (Navarro-Cano et al., 2014, 2019; Pugnaire y Valladares, 1999). En ciertos casos, algunas especies invasoras se convierten en plantas nodrizas al proveer un ambiente propicio para el establecimiento de comunidades re-emergentes de flora nativa (Ewel y Putz, 2004; Foster y Sandberg, 2004; Yang et al., 2009).

Cuando una especie se dispersa fuera de su rango de distribución original enfrenta barreras múltiples, secuenciales y potencialmente cada vez más difíciles, las cuales han sido llamadas barreras ambientales (Blackburn et al., 2011). Estas barreras ambientales generalizadas, en orden desde origen geográfico de la especie hasta su máximo grado de dispersión, son: geográfica, cultivo o captividad (del inglés *captivity*), supervivencia, reproducción, y dispersión. Luego de que la especie supera

la barrera de dispersión, se clasifica en la categoría E, es decir, invasora. De acuerdo a esta clasificación, *G. triacanthos* se ubica dentro de las especie invasoras.

7.2. La vegetación de bosques ribereños y las hipótesis de las invasiones biológicas

De todas las hipótesis sobre invasibilidad de comunidades, existen dos hipótesis alternativas sobre la invasibilidad de comunidades de plantas por especies no-nativas o exóticas (Naiman et al., 2005a). La primer hipótesis fue propuesta por Charles Elton (Jeschke, 2014; Lonsdale, 1999), y sugiere que una alta riqueza de especies de plantas debería reducir la invasibilidad debido a que una comunidad compuesta por alta diversidad de especies limitaría la posibilidad de invasión de especies similares. La segunda hipótesis sugiere que las comunidades con gran diversidad de plantas son intrínsecamente inestables, con algunas especies ingresando y saliendo de la comunidad de forma periódica, y por ende las especies salientes pueden ser reemplazadas por otras no-nativas (Stohlgren et al., 1998). Según esta segunda hipótesis, las especies invasoras podrían coexistir con gran cantidad de nativas, siempre que los recursos necesarios para el crecimiento no sean limitantes, y la proximidad a las fuentes de propágulos sea la adecuada. Sin embargo, existen evidencias contrapuestas al respecto. Hood y Naiman (2000) encontraron que no existe relación entre la riqueza de especies y la proporción de exóticas en sistemas de ríos de la zona templada del norte. Pero en escalas pequeñas, varios autores encontraron que la riqueza de especies estaba positivamente correlacionada con el porcentaje de especies no nativas en zonas riparias de Francia y Estados Unidos (Naiman et al., 2005a). Ciertas especies de plantas de ecosistemas ribereños, son importantes porque capturan sedimentos que son transportados por las corrientes de agua, y al ser depositados aumentan los accidentes geográficos sobre las riberas y llanuras aluviales (Gurnell et al., 2012).

Independientemente del ecosistema a considerar, las especies invasoras pueden haber sido introducidas por accidente al no tener conocimiento previo de estas, o por ser introducidas para uso ornamental, medicinal, alimenticio u otros. La mayoría de

las especies alóctonas que se transforman en invasoras, ingresan a un territorio o región sin un predador o controlador natural que ejerza el control como en su lugar de origen y lo mantenga en equilibrio natural (Lockwood et al., 2013). De acuerdo a la fisonomía, una comunidad boscosa está dominada por árboles con fustes bien desarrollados que miden más de 3 metros de altura y cierto grado de cobertura del dosel (Alonso y Bassagoda, 2002). Los bosques constituyen importantes corredores biológicos (Nores et al., 2015), brindan servicios eco-sistémicos tales como la protección del ciclo hidrológico, prevención de la erosión del suelo y contaminación orgánica de los cursos de agua, suministran productos forestales maderables y no maderables, y son esenciales para la mitigación de los efectos del cambio climático mediante el secuestro de carbono (Brazeiro et al., 2020; Huston, 2004; Lorenz y Lal, 2010). Los bosques ribereños o fluviales, pueden variar mucho entre sí en cuanto a la diversidad de especies, o según el área geográfica, la condición edáfica y la topografía (Del Puerto, 1987a). Los bosques ribereños característicos del Uruguay, ocupan las zonas bajas en las márgenes de los cursos de agua, provistos de un dosel continuo que cubre totalmente el suelo, con vegetación de sotobosque (arbustos tolerantes a la sombra) y un tapiz herbáceo con esciófilas no pratenses (Brussa y Grela, 2007). Las especies se distribuyen según sus requerimientos de agua desde el borde del curso de agua (higrófilas) hacia adentro (xerófilas), de forma paralela al curso (Brussa y Grela, 2007). En algunas situaciones, las zonas de pastizal y bosque están bien delimitadas, mientras que en otras existen ecotonos entre ambas, como es el caso de los pajonales (Del Puerto, 1987a). Los pajonales de Uruguay, son comunidades de gramíneas de alto porte, perennes, con predominancia de "Pajas Mansas" (ej: *Paspalum quadrifarium*) y "Paja Brava" (*Panicum prionitis*), pudiendo ocupar entre unos pocos y centenares de metros de ancho como ecotono entre la pradera y el bosque ribereño (Del Puerto, 1987b), siendo comunidades estables en condiciones de pastoreo que tienden a estar formadas por una sola especie. Frecuentemente existen espacios entre las maciegas que son aprovechados por especies leñosas (Del Puerto, 1987b).

Uno de los principales problemas de los bosques ribereños de Uruguay son las invasiones biológicas (Brazeiro et al., 2021; Brussa y Grela, 2007; Nebel y Porcile,

2006). Nuestro territorio consta de una historia de introducción de especies exóticas traídas por los nuevos pobladores a la entonces extensión de territorio conocido como "Banda Oriental" (Lombardo, 1969; Nebel y Porcile, 2006). Muchas de estas especies exóticas vegetales se han naturalizado y convertido en invasoras (Brussa y Grela, 2007). Dentro de estas, *G. triacanthos* es una de las arbóreas más conocidas que invade bosques ribereños, encontrándose también *Ligustrum lucidum* (Ligustro), *Melia azedarach* (Paraíso), *Acer negundo* (Arce), *Fraxinus pennsylvanica* (Fresno), y *Morus alba* (Morera). Brussa y Grela (2007) reportaron varias especies de árboles exóticos invasores en bosques riparios de nuestro país, entre las cuales se listaba a *G. triacanthos*. Esta es una especie pionera de zonas húmedas, claros de bosque, bordes externos de bosques riparios húmedos en general, pudiendo también aparecer bajo alambrados y zonas pastoreadas (Blair, 1990; Ceballos et al., 2020; USDA, NRCS, 2022a).

7.3. Biología y reproducción de *Gleditsia triacanthos* L.

La "Acacia negra" (en Argentina), "Acacia", "Espina de Cristo" y "Acacia tres espinas" (en Uruguay) (Izaguirre y Beyhaut, 2003), o "*Honeylocust*" (nombre común en su lugar de origen que significa "Algarrobo de miel"), llega a vivir 125 años (Blair, 1990). Pertenece a la familia botánica Fabaceae (leguminosas), de nombre científico *Gleditsia triacanthos* L. (*Linnaeus*) (Izaguirre y Beyhaut, 2003). Es originaria del sudeste de los Estados Unidos (Robertson y Lee, 1976). El género *Gleditsia* está dentro de la subfamilia *Caesalpinioideae*, siendo *G. triacanthos* $2n=28$ (Robertson y Lee, 1976). Sus legumbres son dulces, apetecidas por el ganado y la fauna silvestre, sus semillas son consumidas por población indígena de su origen, y su madera es dura y densa (USDA, NRCS, 2022b). Su parentesco con la especie *Gleditsia amorphoides* es importante debido a la posibilidad de hibridar con la misma. Se diferencia de la nativa por la presencia de pecíolos y folíolos pubescentes, opuestos o subopuestos, y legumbres castañas de mayor longitud (Izaguirre y Beyhaut, 2003). Idealmente, *G. triacanthos* alcanza su máximo desarrollo en valles junto a pequeños cursos de agua, en climas sub-húmedos a húmedos, aunque tolera

sequías con regímenes de lluvia que van desde 510 a 1520 mm anuales desde su lugar de origen (Louisiana, Mississippi y Alabama), y es susceptible a heladas o muertes por daño y a agentes tóxicos o patogénicos, debido a su patrón de crecimiento indefinido o indeterminado anual, siendo que las ramillas crecen hasta que el frío detiene su crecimiento y los internudos terminales más recientes son dañados y secados por las primeras heladas. En la primavera, aparecen los primeros brotes de yemas laterales. Una vez establecida, emite espinas de hasta 20 cm de largo con espinas secundarias sobre la espina principal, tanto en el tronco como ramas secundarias (Robertson y Lee, 1976; USDA, NRCS, 2022b), siendo tan abundantes que no permite el pasaje de animales, personas, ni vehículos con cubiertas capaces de resistir sus duras espinas, lo que dificulta tanto su extracción manual como mecanizada (Nebel y Porcile, 2006). Su altura máxima reportada, va desde 20 m (USDA, NRCS, 2022b), con una corona abierta, pudiendo crecer hasta 43 m en el mejor de los casos, con Diámetro a Altura de Pecho (DAP) hasta 183 cm (Blair, 1990). Su reproducción sexual es polimórfica con variantes de tipo polígamo-dioica, andro-monoica, andro-dioica o polígamo sub-dioica, debido a las diferencias encontradas entre individuos en la morfología floral, presentando flores estaminadas, pistiladas o perfectas (Robertson y Lee, 1976; Silvera-Ruiz et al., 2022). Sus flores son axilares, densas, blanco-verdosas, pubescentes y en racimos. En las flores estaminadas, el pistilo es rudimentario, y en las flores pistiladas, los estambres son muy pequeños y abortivos. Los racimos pistilados miden entre 5 y 8 cm de largo, son solitarios, finos, de pocas flores. Los pistilos son tomentosos, con ovario casi sésiles y estilo corto, pudiendo haber dos o más óvulos (Robertson y Lee, 1976; Silvera-Ruiz et al., 2022). En Uruguay, su floración comienza en setiembre y fructifica a partir de noviembre ya avanzada la primavera (Izaguirre y Beyhaut, 2003). Las hojas compuestas alcanzan su máximo desarrollo cuando las flores están creciendo, lo cual es lo suficientemente tarde para que el desarrollo de las legumbres escape a las heladas tardías. Las legumbres o legumbres, de entre 15 a 41 cm de largo, dehiscentes, aplanadas y curvadas o espiraladas, terminan de llenar las semillas alrededor de principios de otoño en el hemisferio norte. A continuación de la

maduración del fruto, sucede la caída hasta tarde en el invierno (USDA, NRCS, 2022a).

Schnabel y Hamrick (1995), determinaron el sexo de dos poblaciones de *G. triacanthos* L. mediante observaciones de flores y frutos durante 1983 a 1989, en dos áreas de EEUU, en el Nelson Area Site (NAS) cubriendo un área de aproximadamente 3 ha, con 84 tallos adultos no fructificantes (64%) y 48 tallos adultos fructificantes (36%). También identificaron varios grupos producidos clonalmente por la agrupación espacial relativamente cercana de los tallos dentro de un grupo y por la comparación de genotipos aloenzimáticos multilocus, y consideraron cada grupo clonal como un único individuo, lo que dio como resultado 61 genotipos no fructificantes únicos y 42 genotipos fructificantes únicos. El sitio Robinson Tract (RBT), formando un rodal más grande de *G. triacanthos*, contó con 174 tallos no fructificantes (70 %) y 75 tallos fructificantes (30 %). Mediante la identificación de grupos de tallos producidos clonalmente, determinaron que el número real de árboles no fructificantes y árboles fructificantes genéticamente únicos era de 124 (64 %) y 70 (36 %), respectivamente, algo similar en términos de relaciones porcentuales, a lo que encontraron Silvera-Ruiz et al. (2022) en sus poblaciones de *G. triacanthos*.

En cuanto a su preferencia por sitio, es más comúnmente encontrada en suelos de tipo Alfisoles, Inceptisoles y Molisoles, originados de piedras calizas o ricos en sedimentos de origen aluviales en planicies contra ríos y arroyos (Blair, 1990). En suelos muy arcillosos o graviliosos o pobres no prospera de forma deseada. Si bien es resistente a sequías, acidez y salinidad, su mejor desarrollo se da en pH 6,0 a 8,0. Es una especie típica de zonas bajas, cercanas a ríos y arroyos o lagos, en suelos fértiles y húmedos. A pesar de su amplio rango de adaptación a diferentes niveles de lluvia anuales, evaluada bajo condiciones de sequía presentó pobre control estomático y sensibilidad al calor por advección disparando la evapotranspiración en exceso, con bajos niveles de potencial osmótico de planta, lo que llevó a la pérdida de reservas y vigor reducido, hasta la mortalidad en casos extremos (Potts y Herrington, 1982). Mazía et al. (2010), encontraron una reducción en la germinación de la especie durante años con lluvias menores al promedio anual, y un aumento de la misma en

años donde la media anual fue superada, y reforzaron que las condiciones ambientales pueden ser una limitante en lo que refiere a la germinación de nuevos ejemplares, pero además, la falta de crecidas impide la dispersión de las legumbres a través de cursos acuáticos.

La fructificación y germinación de la especie son dos características importantes. También la bibliografía es detallada y completa en este tema. La producción de frutos comienza alrededor de los 10 años de edad del árbol, siendo óptima entre los 25 y 75 años de edad, y con una duración hasta los 100 años. En general producen fruto cada año, y la producción suele ser abundante cada uno o dos años. La cubierta de las semillas suele ser impermeable al igual que en muchas leguminosas, lo que les permite ser viables por mucho tiempo. En condiciones naturales las semillas se vuelven permeables en diferentes períodos posteriores a la maduración, de modo que cualquier cosecha de un año es capaz de producir plántulas para varios años. Las semillas limpias en un kilo son aproximadamente 6.170, con un 95 % de pureza comercial y 98 % de solvencia. La viabilidad puede ser alta (de varios años), si las semillas se mantienen en envases sellados entre 0 y 7 °C (Blair, 1990), y hasta 5 años en el suelo (Silvera-Ruiz et al., 2022). Para Blair (1990), la germinación se facilita cuando las semillas son pasadas a través del tracto intestinal de aves y mamíferos, sin ser digeridas (tragadas enteras), siendo que aparentemente el proceso de digestión suaviza la capa impermeable de la semilla, lo que se conoce como escarificación. Ferreras et al. (2015), observaron que el pasaje de las semillas de *G. triacanthos* por tracto intestinal de animales que ingieren pero no mastican las mismas, contribuye a la remoción de la cubierta del fruto y colabora en el proceso de escarificación. La escarificación puede ser lograda mecánicamente con papel lija (Aranda et al., 2015; Ferreras et al., 2015; Mazía et al., 2013), mediante inmersión en ácido sulfúrico concentrado al 98 % (Ferreras et al., 2015) o mediante agua caliente entre 85°C y 90° C (USDA, NRCS, 2022a) por 1 a 2 horas. De germinación epigea, los plantines de *G. triacanthos* muestran un patrón de crecimiento típico de especies simpodiales, de hoja caduca y madera dura. Los plantines hechos de semilla en vivero pueden ser almacenados descalzos a 0 °C durante varias semanas antes de ser trasplantados sin presentar pérdidas significativas en la tasa de supervivencia. En

recipientes para vivero, los plantines alcanzan promedio 37 cm en la primera época de crecimiento (primavera-otoño), justo antes de la abscisión de las hojas con una relación raíz-brote promedio de 2 a 3 (Blair, 1990; Burns y Honkala, 1990). El crecimiento del tallo es lento en la primavera pero rápido a principios del verano y el otoño. Las plántulas de vivero cultivadas durante 3 años en macetas y casi dos temporadas de crecimiento trasplantadas en el campo promediaron 22 mm de diámetro; al año siguiente, el diámetro aumentó 4 mm (Blair, 1990; Burns y Honkala, 1990). *G. triacanthos* posee reproducción vegetativa. Su producción de espinas por lo general disminuye de forma gradual y cesa al crecer de la copa a medida que el árbol envejece, siendo posible aún que se produzcan espinas en la parte inferior del tronco, en brotes de la parte inferior del tronco y en ramas bajas (Blair, 1990). Árboles típicos de más de 10 años muestran una región claramente sin espinas en el crecimiento de los brotes superior y exterior (Blair, 1990; USDA, NRCS, 2022b). Sin embargo, Michener (1986) encontró que la ausencia de espinas en individuos de *G. triacanthos* varía con su edad, dado que árboles que originalmente no tenían espinas en una colección del Arnold Arboretum habían originado espinas luego de 40-55 años de vida. Ello le otorga a esta especie mayor interés en cuanto a su variabilidad y plasticidad, y sorpresas a la hora de intentar controlar una área invadida por la misma.