



**Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche**

Trabajo Final para optar por el título de Licenciada en Ciencias Biológicas

Invasión de salicáceas no nativas en el noroeste Patagónico: impacto sobre aspectos biofísicos de la materia orgánica particulada gruesa flotante de un ambiente ribereño

Tesista: Thorp Gabriela Carolina
Directora: Dra. Relva Ma. Andrea
Co-directora: Dra. Blackhall Melisa
Co-directora: Dra. Franzese Jorgelina

San Carlos de Bariloche

Mayo 2022

INDICE	
RESUMEN	2
SUMMARY	3
INTRODUCCIÓN	3
Salicáceas como invasoras	7
Salicáceas en Patagonia	7
MATERIALES Y MÉTODOS	11
Área de estudio	11
Diseño de muestreo	14
Estimación de la presencia de MOPG flotante en los segmentos del arroyo Chacabuco en comunidades ribereñas de vegetación nativa e invadida por el sauce	17
Estimación de la biomasa relativa y composición de la MOPG flotante en segmentos del arroyo Chacabuco en comunidades ribereñas de vegetación nativa e invadida por el sauce	19
Estimación de la viabilidad de los esquejes del sauce colectados en cúmulos de MOPG flotante en segmentos invadidos del arroyo Chacabuco	21
Análisis de datos	23
RESULTADOS	25
Comparación de la presencia de cúmulos de MOPG flotante en los segmentos del arroyo Chacabuco en comunidades ribereñas de vegetación nativa e invadida por el sauce	25
Comparación de la biomasa relativa y composición de la MOPG flotante entre las comunidades nativa e invadida	28
Estimación de la presencia, viabilidad y supervivencia de esquejes del sauce invasor	31
DISCUSIÓN	32
CONCLUSIONES	37
BIBLIOGRAFÍA	38
APÉNDICE	45
AGRADECIMIENTOS	46

RESUMEN

Los ambientes ribereños se hallan entre los ecosistemas más susceptibles a ser invadidos, sin embargo, han sido relativamente poco estudiados, particularmente en Sudamérica. En la Patagonia argentina, numerosos ríos y arroyos están siendo invadidos por el sauce no nativo (*Salix sp.* y sus híbridos), alterando los ambientes acuático y terrestre. El cambio en la vegetación ribereña por la invasión de especies no nativas, puede modificar sustancialmente la calidad y cantidad de la materia orgánica particulada gruesa (MOPG) que entra al arroyo, lo cual repercute en el ciclado de nutrientes, la biota acuática y por ende en todo el ecosistema. Es reconocido el rol de los arroyos como corredores efectivos de la dispersión de las especies de plantas no nativas. Sin embargo, son escasos los estudios que han cuantificado este mecanismo, y menos aún es entendido el rol biológico que la MOPG flotante tendría en el proceso de invasión, vía reservorio de propágulos vegetativos.

El objetivo de esta tesis fue cuantificar el efecto de la invasión del sauce en la abundancia y composición de los cúmulos de MOPG flotante en un arroyo de bajo orden y evaluar su rol como trampas de propágulos asexuales de la especie invasora. En comunidades invadidas y no invadidas por el sauce en el arroyo Chacabuco (Neuquén), se determinaron la presencia, biomasa y composición de los cúmulos de MOPG flotante, así como la viabilidad y supervivencia de los esquejes retenidos en ellos.

La abundancia de la MOPG flotante en la comunidad invadida fue notoriamente mayor a la encontrada en la comunidad nativa, y en ambas comunidades estuvo asociada a estructuras de retención bióticas. La composición de la MOPG también fue diferente entre ambas comunidades, y en su mayoría los cúmulos en la comunidad invadida contenían esquejes de sauce de alta viabilidad y supervivencia.

Este estudio destaca la relevancia de considerar la dinámica de la MOPG flotante en los estudios de invasión de especies hidrócoras, con implicancias, además, para la restauración y manejo de las áreas ribereñas.

Palabras claves. Carga de propágulos, Dispersión, Hidrocoria, MOPG flotante, *Salix spp.*

SUMMARY

Although riparian environments are among the most invasible ecosystems, they have been poorly studied, particularly in South America. In Patagonia (Argentina), numerous rivers and streams are being invaded by the non-native willow (*Salix* sp. and its hybrids), altering the aquatic and terrestrial environments. The change in the riparian vegetation due to the invasion of non-native species can substantially modify the quality and quantity of the coarse particulate organic matter (CPOM) that is introduced into the stream, altering the nutrients cycle, the aquatic biota, and therefore the entire ecosystem. The role of streams as effective corridors for the dispersal of non-native plant species is well recognized. However, there are few studies that have quantified this mechanism, and is even less understood the biological role that floating CPOM can have in the invasion process, via the reservoir and transport of vegetative propagules.

The aim of this thesis was to quantify the effect of willow invasion on the abundance and composition of the floating CPOM in a low-order stream and to evaluate their role as traps for asexual propagules of the invasive species. We determined the presence, biomass, and composition of floating CPOM, as well as the viability and survival of the retained propagules in communities invaded and not invaded by the willow in Chacabuco stream (Neuquén).

Abundance of floating CPOM in the invaded community was significantly higher than that found in the native community; and in both communities, it was mainly associated with biotic retention structures. CPOM composition was also different between both communities, with most of the litter packs containing willow asexual propagules of high viability and survival.

This study highlights the relevance of considering the dynamics of floating CPOM in studies of the invasion of species that disperse by hydrochory since it can have important implications for both, the restoration and management of riparian areas.

Keywords. Propagule pressure, Spread, Hydrochory, Floating CPOM, , *Salix* spp.

INTRODUCCIÓN

Los ambientes ribereños constituyen las zonas de interfase entre los ecosistemas terrestres y acuáticos y son particularmente sensibles a diversos disturbios (Naiman y Décamps 1997). Estas zonas representan uno de los ambientes más diversos y dinámicos de la

porción terrestre del planeta (Stanley et al. 1991; Naiman y Décamps 1997). Las comunidades bióticas a orillas de lagos y ríos determinan un paisaje complejo dentro de paisajes más amplios, y sirven como marco de referencia para la comprensión de la organización, la diversidad y la dinámica de las comunidades asociadas a ecosistemas fluviales (Naiman et al. 1988). En particular, las comunidades vegetales que se desarrollan al margen de los ríos (i.e. vegetación ribereña o de ribera), entre varias funciones, ofrecen recursos alimentarios y de protección para la fauna terrestre y acuática, regulan la temperatura del agua, además de funcionar como amortiguadoras por su capacidad de absorber y almacenar elementos como el nitrógeno o el fósforo (Naiman y Décamps 1997; Naiman et al. 2005). Los cambios en las condiciones ambientales o los disturbios, sean de origen natural o antrópico, promueven la formación de nuevos nichos o vacantes ecológicas (Naiman y Décamps 1993, 1997), que son rápidamente colonizadas por especies invasoras que a su vez pueden alterar la estructura de las comunidades ribereñas. La evaluación de los cambios sobre diversos atributos que caracterizan a las comunidades ribereñas permite inferir el estado general de un sistema fluvial o cuenca, con el objetivo de desarrollar políticas para su conservación (Richardson et al. 2007).

La vegetación de ribera influye sobre la calidad ambiental del sistema acuático e impacta sobre los procesos ecológicos que allí se desarrollan (Naiman et al. 1998; Going y Dudley 2008; McNeish y McEwan 2012), como la retención y disponibilidad de materia orgánica y nutrientes y el mantenimiento de la calidad del agua (Weand 2020), frenando la eutrofización y disminuyendo la contaminación de los ríos cuando existen zonas de cultivo cercanas u otras actividades que comprometen la salud del agua. A su vez, la vegetación ribereña se ve afectada por factores directos o indirectos producidos por la actividad humana, tales como las actividades forestales, recreativas y ganadera (Nilsson y Jansson 1995; Nilsson et al. 2005; Miserendino et al. 2010). Es así que, debido a la gran cantidad de disturbios naturales y antrópicos que afectan a estas áreas de transición, las zonas ribereñas son particularmente susceptibles a la invasión de plantas no nativas (Ahmad et al. 2008; Budde et al. 2011; Catford y Jansson 2014; Aronson et al. 2017). En gran medida, su introducción es facilitada por las conexiones hidrológicas de los ríos a lo largo de gradientes ambientales dinámicos y extensos (Naiman y Décamps 1997), produciendo distintos efectos sobre las comunidades nativas y los procesos que allí se desarrollan.

Las especies invasoras pueden generar impactos profundos sobre diversos procesos ecológicos claves como el ciclado de nutrientes o el flujo de energía de los ecosistemas, además de reducir la abundancia de especies nativas (Lockwood et al. 2007, Simberloff et al. 2012). Las especies que cambian sustancialmente la composición, la estructura y que reemplazan la vegetación autóctona en grandes áreas se denominan transformadoras o ingenieras ecosistémicas (Richardson 2000). A través de los cambios que promueven, estas especies pueden alterar las funciones del ecosistema. En particular, las especies no nativas invasoras pueden alterar y degradar los ecosistemas de ribera mediante el consumo de grandes cantidades de agua, lo que puede reducir el caudal del río, salinizar el suelo, y modificar los hábitats naturales (Zavaleta et al. 2001). Tal es el caso de *Acacia mearnsii* en Sudáfrica, que produce un aumento en el uso de agua provocando alteraciones en la hidrología de la cuenca y en particular una disminución del flujo (Le Maitre et al. 2002; Dye y Jarman 2004). Otro ejemplo ampliamente documentado ocurre al oeste de Estados Unidos, donde especies no nativas de *Tamarix* spp. han sustituido a la vegetación nativa en grandes áreas (Friedman et al. 2005, 2008). En esa región la invasión de más de medio millón de hectáreas provocó una disminución en los niveles de agua subterráneos y en los canales superficiales (Di Tomaso 1998; Zavaleta 2000). Sin embargo, aún se debate el efecto que producen las especies de plantas invasoras sobre la biodiversidad de especies vegetales de las comunidades ribereñas y de humedales, con estudios reportando inclusive efectos neutros sobre esta variable (Houlahan y Findlay 2004). Esto demuestra la necesidad de ahondar en el conocimiento de los impactos causados por las especies leñosas invasoras sobre diferentes componentes y procesos ecológicos en diversos contextos ribereños.

En los ambientes lóticos (ríos y arroyos), en donde la corriente del cauce de agua arrastra sedimentos y material recolectado a lo largo de su recorrido, la vegetación ribereña puede modificar su transporte atrapando parte de los mismos (Naiman y Décamps 1997). Esto favorece la formación de cúmulos grandes que contienen principalmente maderas y ramas, o de cúmulos más pequeños compuestos mayoritariamente de material senescente, como ramas, hojas, flores, frutos y semillas, que conforman a su vez la materia orgánica particulada gruesa flotante (MOPG; Aronson et al. 2017). La MOPG en general es un componente clave que se relaciona con la

organización, estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas (Xiong y Nilsson 1997, 1999). La MOPG flotante (proveniente de la vegetación de la ribera, ya sea por caída directa o por arrastre desde la franja terrestre), entre sus diversas funciones, puede constituir un refugio y una fuente de alimento para los organismos acuáticos (Albariño y Balseiro 2002; Márquez et al. 2017; Díaz Villanueva y Albariño 2021) y funcionar como una trampa de propágulos de la vegetación ribereña circundante (Naiman y Décamps 1997). En particular, los estudios que relacionan a la MOPG flotante con la hidrocoria se han centrado mayoritariamente en las semillas (Aronson et al. 2017; Danvind y Nilsson 1997; Skoglund 1990), con escasos trabajos focalizados en los propágulos vegetativos (e.g., Johansson y Nilsson 1993) a pesar de constituir el principal tipo de unidad de dispersión para diversas especies invasoras (Budde et al. 2011; Thomas et al. 2012).

Tanto la calidad (materia orgánica y nutrientes), como otras características biofísicas de la MOPG (e.g. abundancia, diversidad de componentes y riqueza de especies) en un ambiente determinado dependen principalmente de la identidad y características de las especies dominantes de la comunidad vegetal (Wardle et al. 2003; Baker et al. 2007; Aragón et al. 2014; Franzese et al. 2020). Es por esto que las alteraciones en las comunidades de plantas ribereñas que determinan la composición y aporte de MOPG al sistema, por ejemplo debido a las invasiones de plantas no nativas, pueden afectar una multiplicidad de procesos asociados al funcionamiento de estos ambientes, que no sólo incluye a las comunidades vegetales, sino también a los animales y sus interrelaciones (Croonquis y Brooks 1993; Mitsch et al. 1993; Davies y Nelson 1994; Naiman y Décamps 1997; Guevara-Cardona et al. 2006). Por ejemplo, Albariño y Balseiro (2002) demostraron que la forestación con pinos no nativos en ambientes ribereños patagónicos, específicamente en la cuenca del arroyo Ñireco (Río Negro), produjo alteraciones en los patrones de alimentación de invertebrados clave, lo que repercutiría en la descomposición de la hojarasca, con consecuencias para toda la biota del arroyo.

La conectividad hidrológica de los corredores fluviales facilita la dispersión de organismos invasores (Tabacchi et al. 2005). Además, los suelos desnudos de las llanuras de inundación suelen ser ambientes óptimos para el establecimiento de especies invasoras (Tabacchi et al. 2005; Asaeda et al. 2011). En este contexto, las comunidades de plantas de la ribera, y en particular las especies que típicamente invaden los ambientes ribereños, presentan diversas estrategias de reproducción y de dispersión de propágulos, lo que en gran medida determina los patrones de distribución de las especies en estos sistemas (Naiman y Décamps 1997). Las especies más exitosas en la propagación y supervivencia

de sus propágulos probablemente tienen más chances de aumentar su abundancia y eventualmente dominar ciertas áreas (Kolar y Lodge 2001). La reproducción vegetativa es una estrategia alternativa con menos exigencias ambientales que la reproducción por semillas. Por ejemplo, en el caso de los esquejes que se desprenden de las plantas, estos poseen reservas de carbohidratos, así como raíces y brotes pre-formados que facilitan su asentamiento y rápido desarrollo (Beismann et al. 2000; Gurnell y Petts 2002). Estos esquejes, que provienen de la ruptura de ramas de árboles vivos, poseen mayores tasas de supervivencia y pueden tolerar condiciones ambientales más amplias que las plántulas de origen sexual (Barsoum y Hughes 1998; Barsoum 2002; Gurnell y Petts 2002; Moggridge y Gurnell 2009). Por otro lado, la reproducción asexual en general no se encuentra limitada por la fenología de la especie, como sí lo está la producción de semillas.

Salicáceas como invasoras

Las salicáceas del género *Salix* son invasoras típicas de ecosistemas ribereños y han tenido diferentes impactos a nivel mundial. Algunas especies de *Salix* spp. se han reportado como introducidas e invasoras en Nueva Zelanda, Australia, Sudáfrica y Sudamérica, así como en algunas áreas de Estados Unidos y Canadá (Richardson et al. 2007; Richardson y Rejmanek 2011). Las salicáceas son consideradas ingenieros ecosistémicos ya que son capaces de modificar los procesos hidrológicos y geomorfológicos, así como también la dinámica de los cursos de agua y las comunidades naturales que allí habitan (Gurnell y Petts 2002; Moggridge y Gurnell 2009; Datri et al. 2015). Entre sus diversos impactos a escala global se ha reportado la reducción de la biodiversidad, alteración de hábitats, y efectos negativos sobre la navegación y actividades turísticas y recreativas (Richardson et al. 2007; CABI 2019), modificación de las propiedades del ecosistema fluvial a través de la obstrucción y desvío de arroyos, erosión de los cauces, cambios en la cantidad y calidad de agua, y desplazamiento de especies nativas (Cremer 2003; Budde et al. 2011). Además se han registrado cambios en los factores bióticos y abióticos de los sistemas fluviales que afectan a los artrópodos y niveles tróficos superiores como las comunidades de aves (Greenwood et al. 2004; Holland-Clift et al. 2011).

Salicáceas en Patagonia

En el noroeste patagónico, numerosos ríos y arroyos se encuentran invadidos por diferentes especies del género *Salix* spp. originarias de Europa y Asia (APN-SIB 2019), las cuales son capaces de hibridar entre sí (i.e. complejo *Salix* spp.; Budde et al. 2011) y

con el sauce nativo, *S. humboldtiana* (L. Gallo com. pers). *Salix fragilis*, de origen europeo, es una de las especies más abundantes que conforman este complejo en Patagonia (Serra et al. 2013) (a partir de aquí este complejo será referido como *Salix* spp. o sauce; clasificación taxonómica según Belyaeva et al. 2018 y Kuzovkina y Belyaeva 2018). Fue introducido en esta región aproximadamente a fines del siglo XIX y principios del XX, con fines ornamentales y productivos. *Salix fragilis* es una especie dioica, decidua, con prolífica reproducción vegetativa a través de sus ramas quebradizas que son transportadas por el agua. El complejo se ha naturalizado a lo largo de arroyos y ríos patagónicos. Hasta la fecha, existen pocos estudios de los impactos ecológicos del sauce no nativo sobre las comunidades ribereñas (e.g. Miserendino y Pizzolon 2004). Entre ellos, algunos han registrado que la invasión de *Salix* spp. puede provocar endicamientos de arroyos e inundaciones causando pérdidas de superficie productiva (Amico y Orellana 2014), cambios en la composición de las comunidades de macroinvertebrados (Miserendino y Pizzolon 2004; Serra et al. 2013), y una disminución de la calidad del ambiente acuático (Blackhall et al. 2019). En particular, algunos de estos efectos están relacionados directa o indirectamente a la hojarasca producida. Por ejemplo, en un estudio realizado por Serra et al. (2013) en distintos arroyos del noroeste de la Patagonia, si bien no encontraron diferencias en la cantidad de hojarasca depositada en el lecho en tramos de arroyos entre comunidades nativas e invadidas por *Salix* spp., sí encontraron diferencias en su composición, llegando en las áreas invadidas a estar compuesta en 82% por *Salix* spp. También, en ese estudio, se demostró que las hojas producidas por esta especie invasora se descomponen más lentamente que las hojas de las comunidades nativas (dominadas por *Ochetopila trinervis*, chacay). Por otro lado, al comparar las comunidades de invertebrados bentónicos (descomponedores de hojarasca), en este mismo estudio no se observaron diferencias en cuanto a densidad, riqueza taxonómica y diversidad, pero sí en su composición específica (Serra et al. 2013). Estos resultados están en concordancia con los obtenidos por Miserendino y Pizzolon (2004), realizado en afluentes del río Futaleufú, al noroeste de Chubut. Finalmente, existen algunos registros de efectos positivos del *Salix* spp. sobre su entorno. En un estudio realizado por Datri et al. (2017), donde se analizó el régimen hidrológico y el crecimiento de las poblaciones de plantas nativas y de la invasión del sauce desde 1966 hasta 2012, se encontró que para determinados periodos de tiempo existe una relación positiva entre la cobertura del sauce y la riqueza de árboles nativos. Esto sugiere que *Salix* spp. podría actuar como facilitador de los procesos de sucesión, ya que la acumulación de material vegetal, madera y

sedimento producido por este complejo, estabiliza el sustrato, permitiendo el enraizamiento de ramas rotas (esquejes) y la propagación asexual a tasas mayores que las adjudicadas a las pérdidas de individuos por inundación, permitiendo el asentamiento de especies nativas (Datri et al. 2017).

Los procesos de colonización de *Salix* spp. en Patagonia se basarían exclusivamente en su propagación vegetativa, llegándose a encontrar clones a lo largo de al menos 790 km de cuencas interconectadas (Budde et al. 2011). Las características asociadas a su estrategia reproductiva vegetativa tales como la dispersión de sus propágulos por hidrocoria, como así también la alta fragilidad y flotabilidad de las ramas, le permiten colonizar grandes áreas (Naiman y Décamps 1997; Budde et al. 2011). En general, las especies de *Salix* spp. dispersan sus semillas al finalizar la época de mayor crecimiento del caudal, lo que asegura disponibilidad de humedad para su germinación y establecimiento (Sigafos 1964; Karrenberg et al. 2002). Sin embargo, se sabe que en la región norpatagónica existen pocas posibilidades de encontrar semillas fértiles de *Salix* spp., ya que en las poblaciones dominan casi exclusivamente los individuos femeninos (López 2020). En este contexto, los fragmentos vegetativos juegan un papel crucial para la propagación de esta especie invasora (Asaeda et al. 2011).

El objetivo general de este estudio es investigar el impacto de la invasión de *Salix* spp. sobre las características biofísicas de la MOPG acumulada en los márgenes de un arroyo del noroeste de la Patagonia y evaluar el rol de estos cúmulos como trampas de esquejes vegetativos de la propia especie, constituyendo un reservorio de propágulos potencialmente viables.

Objetivo específico 1:

Evaluar la presencia (como estimador de abundancia) y composición de la materia orgánica particulada gruesa (MOPG) flotante acumulada sobre los márgenes del arroyo Chacabuco (Neuquén) en comunidades de bosque ribereño invadidas por *Salix* spp. y en comunidades nativas sin invasión.

Hipótesis 1:

El cambio drástico en la dominancia de especies y la homogeneización vegetal producida en los ambientes ribereños patagónicos debido a la invasión de *Salix* spp., produce modificaciones significativas en la abundancia y composición de la MOPG flotante

acumulada sobre los márgenes de los arroyos. Además, estos cúmulos están asociados a diversas estructuras de retención presentes en el cauce y a distintos tipos de morfología de márgenes de arroyos (cóncavo, recto y convexo).

Predicción 1. La comunidad invadida por *Salix* spp. presentará una mayor presencia de cúmulos de MOPG flotante respecto a la comunidad nativa.

Predicción 2. La comunidad invadida por *Salix* spp. presentará un mayor número de cúmulos de MOPG flotante asociados a estructuras de retención del sauce como ramas, troncos o raíces respecto a la comunidad nativa.

Predicción 3. El número de cúmulos de MOPG flotante será mayor en los márgenes cóncavos que en los márgenes convexos o rectos, para ambas comunidades (invadida y nativa).

Predicción 4. La biomasa relativa por cúmulo (g por unidad de muestra) de MOPG flotante en la comunidad invadida por *Salix* spp. será mayor que en la comunidad nativa.

Predicción 5. La composición de especies y/o componentes de la MOPG flotante será diferente entre ambas comunidades.

Objetivo específico 2:

Evaluar el rol de los cúmulos de la MOPG flotante como trampas de esquejes vegetativos de *Salix* spp., constituyendo un reservorio de propágulos potencialmente viables. Se evaluará la viabilidad y sobrevivencia de los esquejes de *Salix* spp. que forman parte de la MOPG flotante en comunidades invadidas de bosque ribereño. Adicionalmente, se evaluará la coloración y longitud de los esquejes como indicadores de su viabilidad.

Hipótesis 2:

Los cúmulos de MOPG flotante funcionan como trampa de propágulos, generando un reservorio de los mismos que podría favorecer la invasión de *Salix* spp. Además, la coloración del propágulo y su longitud son indicadores de la viabilidad.

Predicción 1. La presencia y biomasa de esquejes asociados a los cúmulos de la MOPG flotante será mayor en la comunidad invadida que en la comunidad nativa.

Predicción 2. Los esquejes encontrados en la MOPG flotante tendrán un alto porcentaje de viabilidad y supervivencia.

Predicción 3. Los esquejes de mayor longitud tendrán mayor viabilidad que los esquejes

de menor longitud.

Predicción 4. Los esquejes de coloración verde y marrón tendrán mayor viabilidad que los esquejes de coloraciones negras y grises.

Este estudio aporta al conocimiento sobre los impactos producidos por *Salix* spp. en arroyos del noroeste patagónico con énfasis en los cambios que produce sobre la MOPG, un componente ecosistémico clave. Además, contribuye a desentrañar el rol ecológico de la MOPG flotante como reservorio potencial de los esquejes de *Salix* spp. y también brinda información relevante relacionada a la supervivencia de los mismos, y a las características que pueden ser indicadoras de su viabilidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el noroeste de la Patagonia, en el arroyo Chacabuco (afluente directo del río Limay), a lo largo de su recorrido en la Estancia Fortín Chacabuco (Reserva Parque Nacional Nahuel Huapi, Neuquén; 41° 0'16,67" S, 71° 10' 46,62" O; Figura 1.1). El paisaje se compone de montañas y colinas y está atravesado por numerosos ríos y arroyos. El clima es templado frío, concentrándose 60% de la precipitación en otoño e invierno, en un rango entre 300 y 700 mm anuales, y la temperatura media anual no excede los 10 °C (Bran et al. 2002). La matriz que rodea a los sistemas ribereños del área corresponde a una estepa semiárida en el piedemonte de la Cordillera de los Andes y domina un tipo de vegetación graminosa-arbustiva de *Pappostipa speciosa* en sectores bajos y *Festuca pallescens* en áreas altas, y arbustos dispersos de *Acaena splendens*, *Senecio bracteolatus* y *Azorella prolifera*, con uso histórico de ganadería ovina (Bran et al. 2002; TNC 2016). En el área de estudio están presentes además del ganado doméstico y caballos, distintas especies de herbívoros silvestres introducidos como la liebre europea (*Lepus europaeus*), el ciervo colorado (*Cervus elaphus*), el ciervo dama (*Dama dama*) y omnívoros como el jabalí (*Sus scrofa*), además de una reducida población de herbívoros nativos (e.g. *Lama guanicoe* -guanaco-). El arroyo Chacabuco es de bajo orden, posee una longitud aproximada de 10 km y drena en dirección oeste-este, en su tramo medio e inferior posee una pendiente leve de 6 m por km, su fisiografía (pendiente, caudal, transparencia, tipo de fondo y vegetación sumergida) presenta poca variación a lo largo de su recorrido, sin embargo, son comunes los cambios estacionales del caudal debido al régimen hidrológico de la región (crecidas por lluvias y derretimiento de nieve en invierno

y primavera y estiaje estival; Lippolt 2004). Tiene áreas de poca corriente y profundidad con cauce ancho hasta 5 m, áreas encajonadas de hasta 2 m de ancho de mayor corriente y profundidad, y áreas pequeñas con pozones de mayor profundidad, pero poca corriente (Lippolt 2004). Desde sus nacientes hasta su desembocadura en el río Limay, el arroyo Chacabuco atraviesa diferentes estancias: Tequel Malal, Nahuel Huapi y Fortín Chacabuco. En este recorrido observamos una invasión moderada de sauce asociada a los cascos de estancia y más allá de estos predominan parches de vegetación nativa sin invasión o con invasión mínima (bosque y matorral ribereño; Figuras 1.2, 2 y 3) hasta su desembocadura en el río Limay donde registra alta invasión. Los tramos invadidos presentan un área basal arbórea diez veces mayor que los tramos con vegetación nativa, de la cual *Salix* spp. representa el 80 % (Blackhall et al. 2019). Por su parte, la vegetación nativa en las riberas de este arroyo se compone de especies arbóreas, principalmente *Nothofagus antarctica* (ñire) y *Maytenus boaria* (maitén), y arbustos como *Schinus patagonicus* (laura), *Diostea juncea* (retamo), *Ochetophila trinervis* (chacay), *Discaria chacaya* (chacay de la cordillera), *Escallonia virgata* (chapel), *Berberis microphylla* (calafate), así como gramíneas y ciperáceas (Blackhall et al. 2019).



Figura 1.1: Ubicación geográfica del área de estudio en la provincia de Neuquén, Argentina – Patagonia (A); Estancia Fortín Chacabuco, atravesada por el arroyo Chacabuco (área de estudio) (B); se observa invasión densa del complejo *Salix* spp. atravesando la ruta nacional 40 (ex 237) (C), donde se detalla la ubicación predominante de la comunidad nativa y la comunidad dominada por invasión de *Salix* spp.

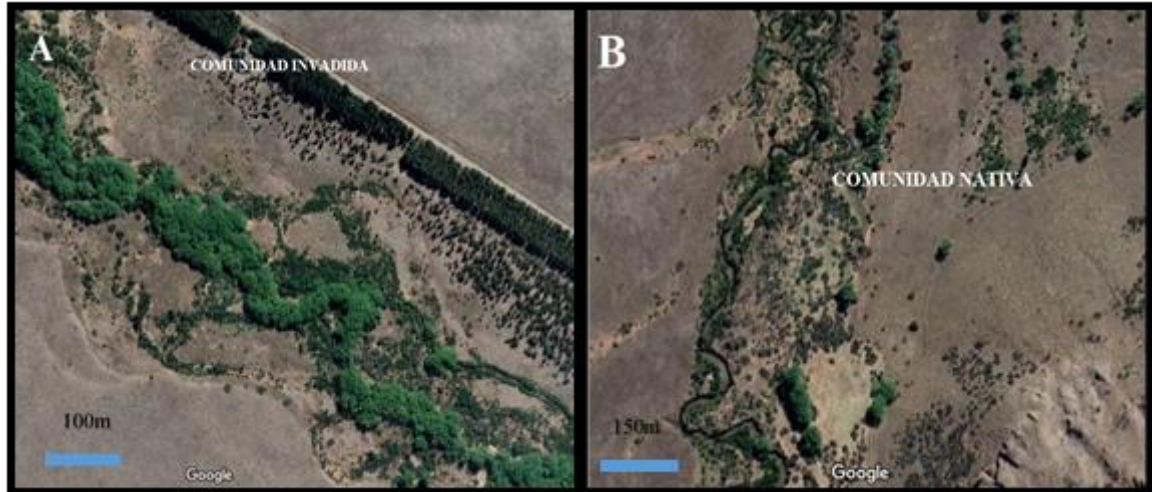


Figura 1.2: Detalle de la comunidad invadida (A) y la comunidad nativa (B).



Figura 2: Panorama del área de estudio, se puede observar cómo el paisaje estepario es atravesado por la invasión de *Salix* spp. a lo largo del arroyo Chacabuco, provincia de Neuquén.



Figura 3: Invasión densa del complejo *Salix* spp. en el Arroyo Chacabuco, provincia de Neuquén.

Diseño de muestreo

La recolección de las muestras se realizó entre los días 27 de noviembre y 2 de diciembre del año 2019. En el arroyo Chacabuco se seleccionaron dos tipos de comunidades ribereñas contrastantes, una dominada por *Salix* spp. (i.e. invasión *Salix* spp.; Figura 4) y otra dominada por especies nativas, con mínima presencia de *Salix* spp. en algunas zonas (Figura 5). A lo largo del arroyo se seleccionaron cinco tramos separados al menos 150 m uno de otro, representativos de cada tipo de comunidad estudiada (Figura 6). En cada tramo de muestreo se estableció una transecta de 20 m de longitud dispuesta a lo largo del margen del arroyo (sobre uno o ambos márgenes, dependiendo de si el objetivo era coleccionar cúmulos de MOPG o estimar su presencia, respectivamente, e.g. Figura 5). Este diseño se utilizó para realizar la estimación de la presencia de micrositios con MOPG, la determinación de la abundancia y composición, y la recolección de muestras para la estimación de la viabilidad de los esquejes (fragmentos de ramas) encontrados en la MOPG.



Figura 4: Comunidad invadida por el complejo *Salix* spp. en el arroyo Chacabuco, provincia de Neuquén.



Figura 5: Tramos del arroyo Chacabuco dominados por comunidad nativa; zona donde se establecieron las transectas.

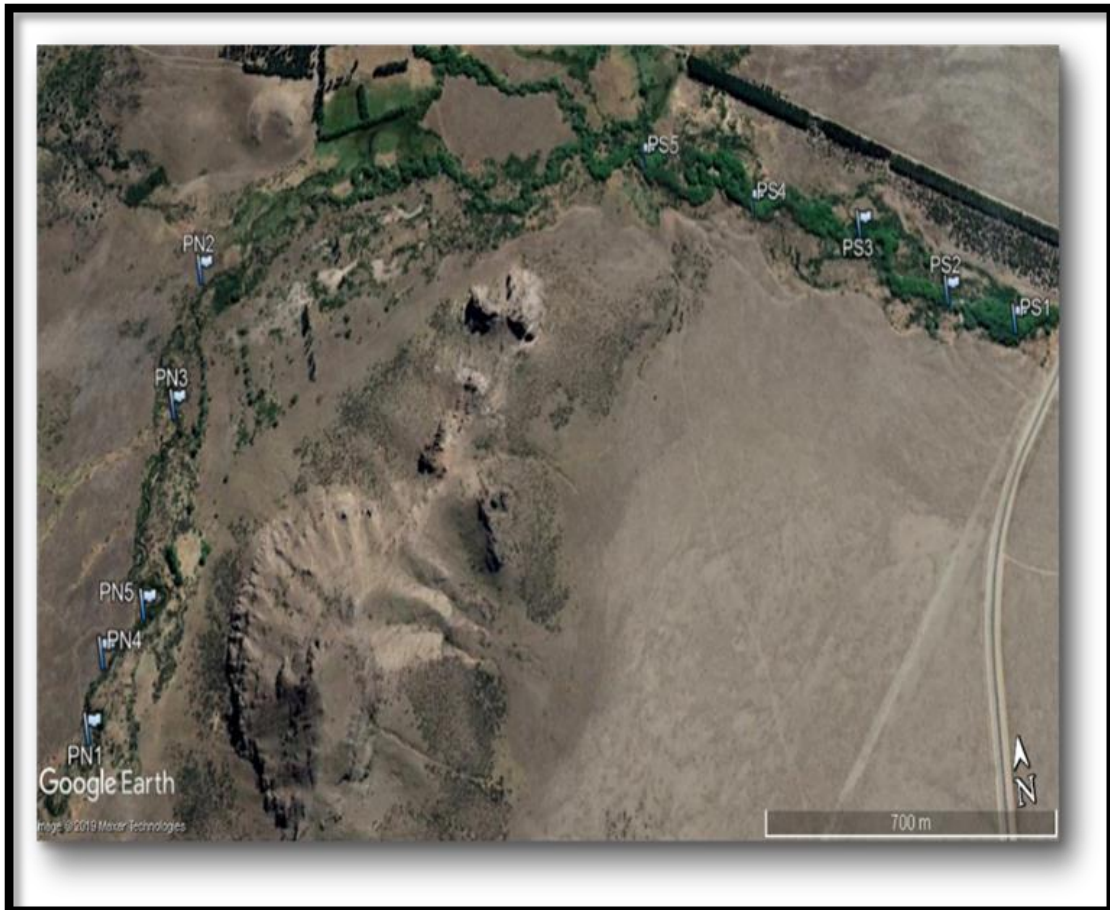


Figura 6: Imagen satelital del arroyo Chacabuco (Google Earth); ubicación de los tramos censados dentro del área de muestreo (PN = comunidad nativa y PS= invasión por complejo *Salix* spp.). La línea gris que se observa hacia el margen derecho de la foto es la ruta nacional RN 40.

Estimación de la presencia de MOPG flotante en los segmentos del arroyo

Chacabuco en comunidades ribereñas de vegetación nativa e invadida por el sauce

Para estimar la presencia de cúmulos de MOPG en cada tramo se marcaron 20 puntos de muestreo (distanciados 1 m entre sí) sobre cada margen del arroyo a lo largo de cada una de las 20 transectas (i.e. 2 transectas por tramo -una a cada margen del arroyo- \times 5 tramos, \times 2 tipos de comunidades- invasión de *Salix* spp. y comunidad nativa, total 200 puntos de muestreo por comunidad). En cada punto se registró la presencia de cúmulos de MOPG, mayores a 10 cm de diámetro (Figura 7). Esta medida fue utilizada como el límite inferior a partir del cual la aglomeración de material era considerada un cúmulo y podía o no presentar una estructura de retención asociada. En este estudio se consideró la materia orgánica particulada gruesa (MOPG) al material superficial (i.e. flotante) que ingresó al arroyo desde la vegetación ribereña (i.e. por caída directa o por movimiento lateral) y al material proveniente de las plantas vasculares acuáticas. La MOPG puede

incluir hojas y fragmentos de hojas, partes florales, esquejes, corteza, ramas, frutos y otras partes vegetales, y material particulado no identificado. Se registró la estructura de retención de los cúmulos de MOPG flotante tales como ramas, raíces, troncos o la formación de pequeños diques incluyendo un conjunto de estos componentes. Con el fin de evaluar si los cúmulos se asocian a un tipo de morfología de orilla en particular se registró para cada punto de muestreo el tipo de micrositio (cóncavo, convexo o recto, Figura 8).



Figura 7: Cúmulo de MOPG sobre el margen del arroyo Chacabuco, provincia de Neuquén; comunidad invadida por *Salix* spp.

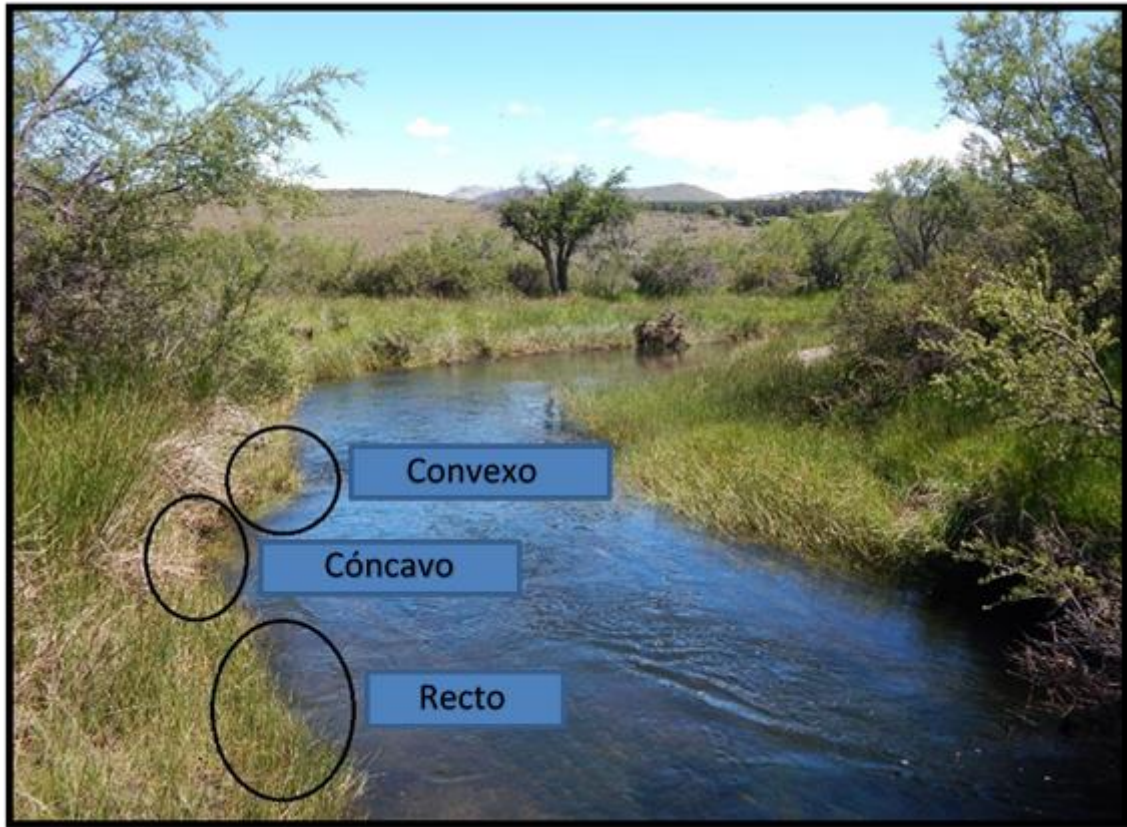


Figura 8: Tipos de microsítios definidos en relación a la morfología del margen del arroyo Chacabuco: cóncavo, recto y convexo (indicados con un círculo negro).

Estimación de la biomasa relativa y composición de la MOPG flotante en segmentos del arroyo Chacabuco en comunidades ribereñas de vegetación nativa e invadida por el sauce

Para estimar la abundancia relativa en términos de biomasa y la composición de los elementos que constituyen los cúmulos de MOPG en cada tipo de comunidad, se recolectó el cúmulo que resultó estar más cercano a 5 puntos establecidos al azar sobre cada transecta de 20 m sobre un lado del margen del arroyo en cada tramo de muestreo (5 cúmulos x 1 transecta x 5 tramos en cada tipo de comunidad= 25 cúmulos de hojarasca). Cada muestra fue tomada con un colador de 20 cm de diámetro de malla de apertura fina (Figura 9), considerando sólo la MOPG dentro del área del colador cuando el cúmulo excedía la superficie del mismo y sumergiendo el colador 7 cm por debajo de la superficie del agua (medida correspondiente a la altura del colador). El volumen de muestra recolectado siempre fue el mismo y correspondió a 1465,3 cm³). Una vez retirada se la embolsó para su posterior secado en estufa a 40 °C por 72 horas. Una vez secas las muestras, en el laboratorio se procedió a su separación en sus distintos componentes: hojas, inflorescencias, material leñoso (incluyendo por ejemplo los esquejes de *Salix* spp.,

y ramas o tallos de otras especies vegetales), y material particulado (i.e., material de un tamaño tan pequeño que era imposible identificarlo). Además, a través de una examinación visual meticulosa se separaron las hojas y el material leñoso por especie para determinar la composición específica de la MOPG (i.e. subcomponentes). Se identificaron distintas especies utilizando fotografías y descripciones de la flora citada para la zona, además de datos de relevamientos vegetales previos y herbarios realizados por el equipo de trabajo (Correa 1969-1997; Blackhall et al. 2019). Una vez realizada la separación se procedió al pesado de los componentes de cada una de las muestras. Se utilizaron dos balanzas según la cantidad del material a pesar; para muestras con abundante material se utilizó una balanza digital con una precisión de 4 decimales, mientras que para muestras pequeñas se utilizó una balanza analítica con una precisión de 5 decimales. Aquellas especies que no se pudieron identificar se las clasificó como especies incógnitas.



Figura 9: Cúmulo de MOPG y colador utilizado para recolectar la muestra.

Estimación de la viabilidad de los esquejes del sauce colectados en cúmulos de MOPG flotante en segmentos invadidos del arroyo Chacabuco

Para estimar la viabilidad de los esquejes de *Salix* spp., en las comunidades invadidas se recogieron al azar cien esquejes de distintos cúmulos de MOPG flotante ubicados a lo largo de cinco transectas dispuestas sobre una única margen del arroyo (20 esquejes x 1 transecta x 5 tramos de comunidad invadida = 100 esquejes). Las transectas usadas fueron las mismas que las utilizadas para estimar la presencia de micrositios con MOPG (ver arriba). Esto se hizo sólo en la comunidad invadida ya que durante el muestreo a campo sólo se visualizó un único esqueje en la comunidad nativa. De los esquejes recolectados (longitud máxima registrada de hasta 105 cm) se usaron para el ensayo aquellos que tuvieron un largo mayor a 5 cm (Thomas et al. 2012) sin importar si tenían o no signos de vida. Inmediatamente luego de su recolección, para cada esqueje se registró el largo, coloración (clasificada en verde, marrón, gris o negro), y si presentaba o no signos evidentes de viabilidad (presencia de hojas, raíces y/o brotes). La coloración como indicador se puso a prueba experimentalmente para determinar si corresponde o no a un signo de viabilidad. Los esquejes se trasladaron en bolsas de nylon, conservándolos en oscuridad, a una temperatura de entre 4 a 7 °C (Thomas et al. 2012), en condiciones de humedad constante y ventilados cuidando de que no se inicien procesos de descomposición. Para evaluar la viabilidad de los mismos se adaptó la metodología descrita en Li et al. (2005) y en Thomas et al. (2012). Luego de 96 h desde su recolección, se procedió a su plantado en cajones de madera de 30 x 50 cm para los esquejes menores de 50 cm de largo, y se adecuó el tamaño de los cajones para aquellos esquejes más largos (Figura 10). Previamente, estos cajones se revistieron con nylon y posteriormente fueron llenados con sustrato fino de ambiente ribereño. El sustrato se mantuvo siempre inundado para evitar la desecación de los esquejes. En cada cajón, los esquejes se dispusieron en posición horizontal sobre el sustrato simulando así su disposición natural en el campo. Los cajones se mantuvieron a la intemperie bajo las mismas condiciones lumínicas (luz natural) durante 30 días, rotando los cajones de siembra cada 5 días para garantizar una mayor homogeneidad lumínica. En tres instancias durante todo el ensayo (en el momento posterior inmediato a la recolección, a los 15 y 30 días –fin del ensayo-, respectivamente) se monitorearon los esquejes en búsqueda de signos que pudieran dar indicios de viabilidad (nuevos brotes, hojas, y/o raíces; Figura 11). También, al finalizar el ensayo se midió nuevamente el largo y se registró la

coloración de los esquejes. Un esqueje fue considerado viable si en alguna de las mediciones en el transcurso del ensayo se registró al menos un signo de vitalidad nuevo (hojas, raíces o brotes).



Figura 10: Cajones utilizados en el ensayo y disposición de los esquejes de *Salix* spp. para la estimación de su viabilidad, A) al inicio del ensayo (antes de ser sumergidos) y B) al final del ensayo (momento de la cosecha).

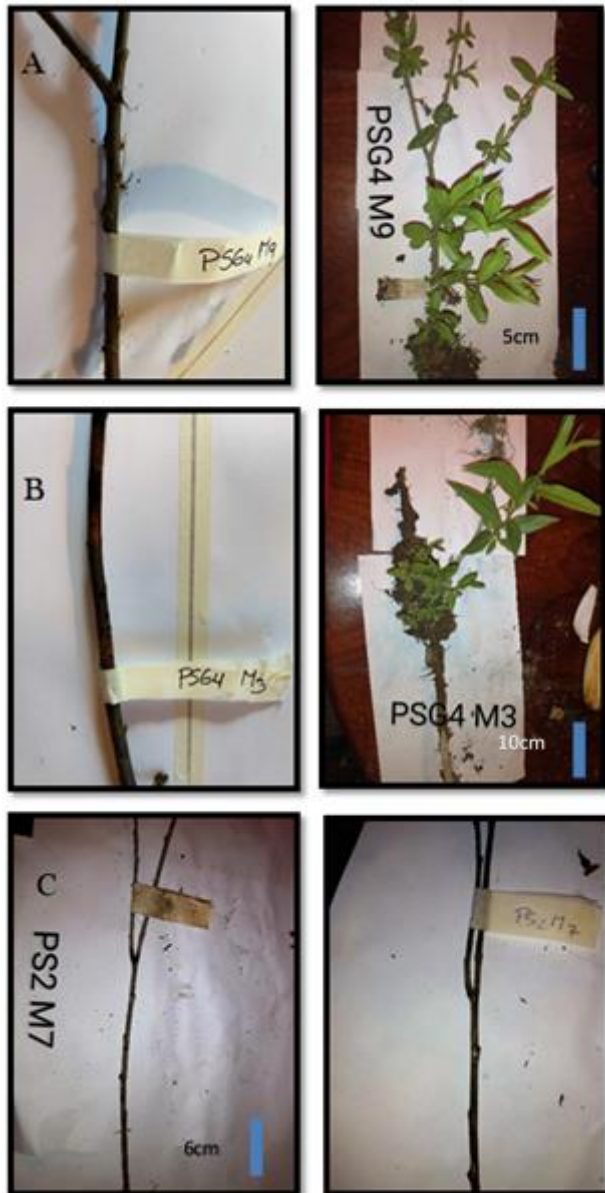


Figura 11: Ejemplos de tres esquejes recolectados en las transectas establecidas en diferentes tramos de la comunidad invadida por *Salix* spp. Se muestra el estado del esqueje al momento de la recolección (fotos a la izquierda) y al finalizar el ensayo de viabilidad (fotos a la derecha). En A y en B se observan dos esquejes viables, que presentaron nuevos brotes y hojas a lo largo del ensayo; en C se observa un esqueje no viable, ya que no presentó signos de vitalidad en ningún momento a lo largo del ensayo.

Análisis de datos

Para comparar la presencia de cúmulos de MOPG entre las comunidades (invadidas y nativas) se calculó la presencia total de cúmulos de hojarasca de cada tramo respecto del total de puntos censados (40 x tramo), y luego se calculó el porcentaje correspondiente considerando las proporciones de frecuencias registradas (un mínimo de 0/40 puntos con presencia de cúmulo y un máximo de 40/40); se calcularon los porcentajes y se

promediaron los valores para los 5 tramos de cada comunidad. Los porcentajes fueron comparados entre comunidades utilizando la prueba *T-student* luego de comprobar los supuestos de homocedasticidad y normalidad. Se realizaron pruebas χ^2 de heterogeneidad o independencia para determinar si la distribución de los cúmulos de MOPG flotante (presencias absolutas) entre los diferentes tipos de micrositios dependió del tipo de comunidad (invadida vs. nativa), y también para comparar la distribución de los cúmulos entre tipos de micrositios (cóncavo, convexo y recto) dentro de cada comunidad.

La biomasa relativa promedio de MOPG flotante entre comunidades se comparó mediante una prueba no paramétrica de Mann-Whitney U. Los datos usados para realizar esta prueba fueron la biomasa promedio/cúmulo de cada tramo multiplicada por la frecuencia de cúmulos para cada uno de los tramos. Este análisis se realizó con el programa InfoStat© (versión 2011, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina).

Para evaluar las diferencias en la composición de la MOPG entre tipos de comunidades se usó un análisis de escalamiento de dos dimensiones del ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés; se utilizaron los coeficientes de Bray–Curtis para calcular las matrices de similitud), y un ANOSIM (siglas en inglés de Analysis of Similarity) basado en datos de abundancia de cada especie identificada incluyendo al componente madera (no asignada a ninguna especie) y material particulado. Mediante el ANOSIM se determinó la significancia estadística de las diferencias en la composición de la MOPG entre comunidades (Clarke 1993). Este análisis produce un estadístico R basado en la diferencia de los rangos medios inter- e intra grupos. El estadístico R puede presentar valores entre 1 (indica una diferencia absoluta en la composición de especies entre grupos) y -1 (indica una diferencia en la composición de especies mayor dentro de los grupos que entre grupos). Por otro lado, un valor de R igual a 0 indica que no hay diferencias en la composición de especies entre grupos. Por último, se realizó la prueba SIMPER (siglas en inglés de Similarity Percentages) para determinar la contribución individual de las especies y/o componentes evaluados de la MOPG flotante a la disimilitud entre ambos tipos de comunidades. Las inflorescencias estuvieron ausentes en la comunidad nativa. Sólo se registró la presencia de dos semillas, una en cada muestra (comunidad nativa y comunidad invadida), que no pudieron ser identificadas. Los análisis de composición de la MOPG se realizaron utilizando el programa Primer v6 (Clarke y Gorley, 2006).

Para evaluar la viabilidad de los esquejes de *Salix* spp. colectados en el campo, se contabilizó la cantidad de esquejes que presentaron algún signo de vida a lo largo del

ensayo. También se utilizó la coloración y la longitud del esqueje al momento de ser colectado para evaluar la utilidad de cada variable como indicadora de viabilidad. Para evaluar lo primero, se analizó la frecuencia de los esquejes viables y no viables entre las distintas categorías de color (verde, marrón, gris y negro) con la prueba χ^2 de heterogeneidad o independencia. Para este análisis se realizó la corrección de Yates debido a que el n de la muestra era menor a 200 y a que para algunos casos el valor de la frecuencia esperada fue menor a 5. Para el análisis de estos datos se utilizó el paquete estadístico STATISTIX 10 trial (EEUU). Para analizar si la longitud del esqueje se relacionaba con su viabilidad se realizó una prueba de Mann-Whitney U con la cual se comparó si existieron diferencias significativas en la longitud promedio entre los esquejes viables y no viables utilizando el programa InfoStat© (versión 2011, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina).

RESULTADOS

Comparación de la presencia de cúmulos de MOPG flotante en los segmentos del arroyo Chacabuco en comunidades ribereñas de vegetación nativa e invadida por el sauce

Se observó que el porcentaje promedio de presencia de cúmulos de MOPG flotante en la comunidad invadida por sauce fue 4,66 veces mayor al registrado en la comunidad nativa ribereña del arroyo Chacabuco ($t(7)=9,11$, $P<0,001$; Figura 12). En ambas comunidades los cúmulos de hojarasca fueron retenidos en proporciones similares por estructuras de retención (95,23% en la comunidad invadida y 94,44% en la comunidad nativa), el resto de los cúmulos no se asoció a ninguna estructura. Sin embargo, el origen de la estructura de retención fue diferente entre la comunidad invadida y la nativa. En la primera, 97,5% de los cúmulos (78 de 80 cúmulos retenidos) fueron retenidos por ramas, troncos y raíces de *Salix* spp., y el resto (2 cúmulos) por las mismas estructuras correspondientes a otras especies. En cuanto a la comunidad nativa, las estructuras de retención estuvieron constituidas en 64,7% (11 de 17 cúmulos retenidos) por ramas de árboles y arbustos de especies nativas como *O. trinervis* y *N. antarctica*, 23,5% (4 cúmulos) por ramas y raíces de árboles vivos aislados de *Salix* spp. y 11,7% (2 cúmulos) por plantas acuáticas.



Figura 12: Porcentajes promedio (\pm ES) de la presencia de cúmulos de MOPG registrados por tramo en los dos tipos de comunidades: en la comunidad invadida por *Salix* spp. y en la comunidad nativa. *** indica $P < 0,001$.

La distribución de los cúmulos de MOPG flotante en los distintos tipos de micrositios no dependió del tipo de comunidad ($\chi^2=0,48$, $gl=2$, $P > 0,05$; Figura 13). A su vez, si bien en la comunidad nativa la presencia de los cúmulos no se asoció a ningún tipo de micrositio en particular ($\chi^2=3,23$, $gl=2$, $P > 0,05$; Figura 14), dentro de la comunidad invadida estos se asociaron significativamente a los micrositios cóncavos ($\chi^2=6,50$, $gl=2$, $P < 0,05$; Figura 15).

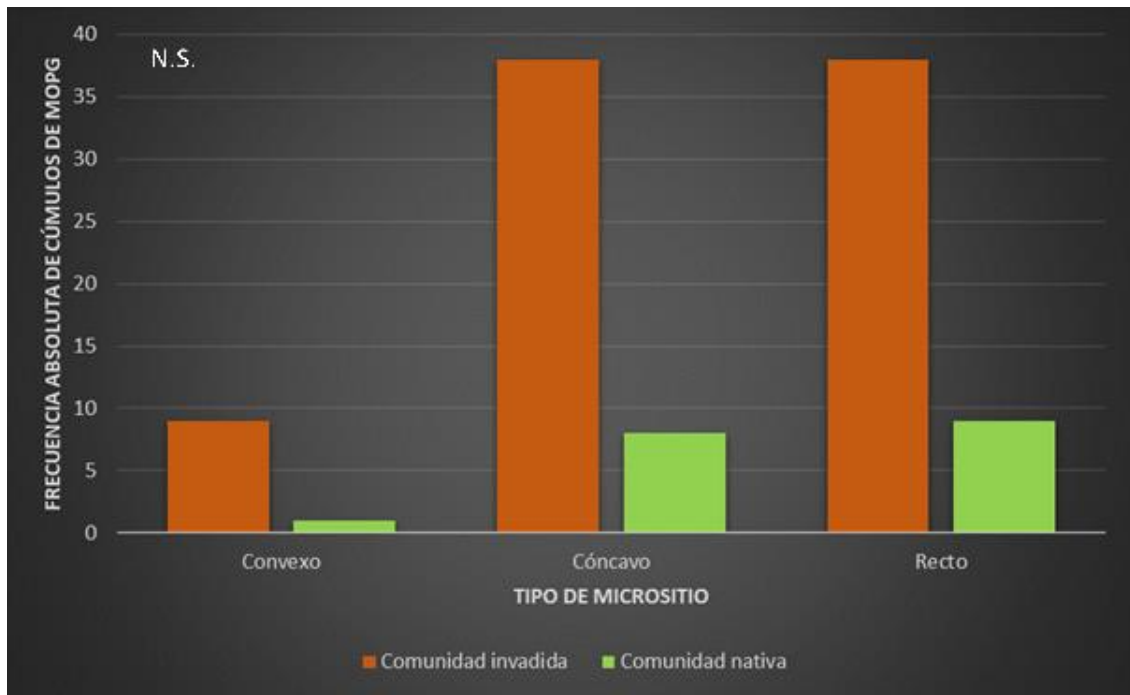


Figura 13: Frecuencias de cúmulos de MOPG flotante en los dos tipos de comunidad: invadida (barras marrones) y nativa (barras verdes), según el tipo de micrositio (convexo, cóncavo y recto). N.S. indica diferencias no significativas.

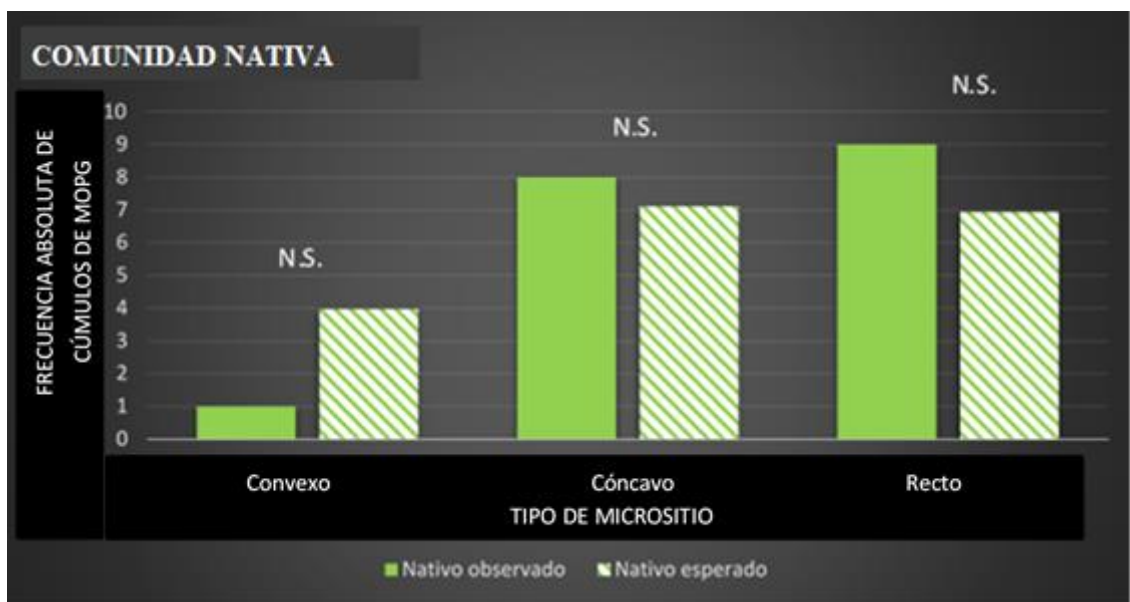


Figura 14: Frecuencias observadas (barras lisas) y esperadas (barras rayadas) de cúmulos de MOPG flotante en la comunidad nativa. Las frecuencias representan la sumatoria de todas las presencias de cúmulos de hojarasca de las transectas de los 5 tramos de la comunidad nativa, según el tipo de micrositio (definido por la morfología de la orilla). N.S. indica diferencias no significativas.

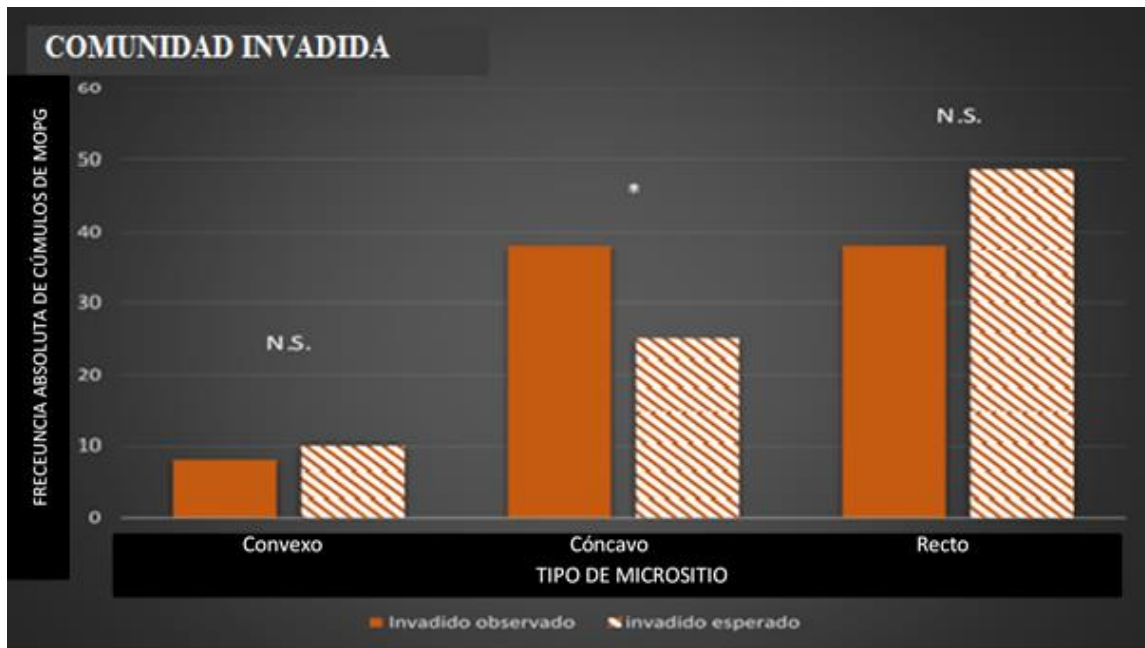


Figura 15: Frecuencias observadas (barras lisas) y esperadas (barras rayadas) de cúmulos de MOPG flotante en la comunidad invadida. Las frecuencias representan la sumatoria de todas las presencias de cúmulos de MOPG de las transectas de los 5 tramos de la comunidad invadida, según el tipo de micrositio (definido por la morfología de la orilla). N.S. indica diferencias no significativas y * indica $P < 0,05$.

Comparación de la biomasa relativa y composición de la MOPG flotante entre las comunidades nativa e invadida

La biomasa relativa promedio de MOPG (calculada como la biomasa promedio por cúmulo en cada tramo x la frecuencia de cúmulos para cada uno de los tramos) en la comunidad invadida superó en casi 40 veces a la encontrada en la comunidad nativa; 5,02 g por unidad de muestra ($\pm 2,09$ E.S.) vs. 0,14 g por unidad de muestra ($\pm 0,07$ E.S.) ($w = 16$, $P < 0,015$; Apéndice). Por otro lado, se observaron diferencias significativas en la composición de MOPG entre ambas comunidades (ANOSIM: $R = 0,072$, $P < 0,01$), registrándose un valor de 69,30% de disimilitud promedio entre ambas (SIMPER; Figura 16). La especie que más contribuyó a esta disimilitud fue *Salix* spp., la cual estuvo abundantemente representada en la comunidad invadida, pero escasamente en la nativa (Tabla 1). En la comunidad invadida el complejo *Salix* spp. hizo el mayor aporte al componente hojas (68,7%; Figura 17), mientras que las plantas acuáticas, mayormente representadas por *Myriophyllum* spp., junto con las gramínoideas fueron los grupos que aportaron la mayor biomasa de hojas a la comunidad nativa. La especie arbórea dominante de la comunidad nativa *N. antartica* representó el 1,7% de la biomasa de hojas en este tipo

de comunidad, mientras que en la comunidad invadida este valor fue de 0,3%. Particularmente, la biomasa promedio de esquejes de *Salix* spp. (calculada como el promedio de biomasa de esquejes por cúmulo) en la comunidad invadida fue de 7,56 g/unidad de muestra ($\pm 4,32$ E.S. considerando las 25 muestras colectadas para el objetivo 1), y estos se hallaron en el 76% de las muestras recolectadas. En la comunidad nativa sólo se registró un esqueje en una de las muestras colectadas (4% del total). En segundo lugar, *Myriophyllum* spp. y las especies gramíneas contribuyeron en un 15% y 13% a la disimilitud promedio entre comunidades, respectivamente (Tabla 1). Estas especies presentaron un aporte de biomasa menor al 2% en la comunidad invadida, y en cambio en la comunidad nativa representaron un aporte de alrededor del 15%.

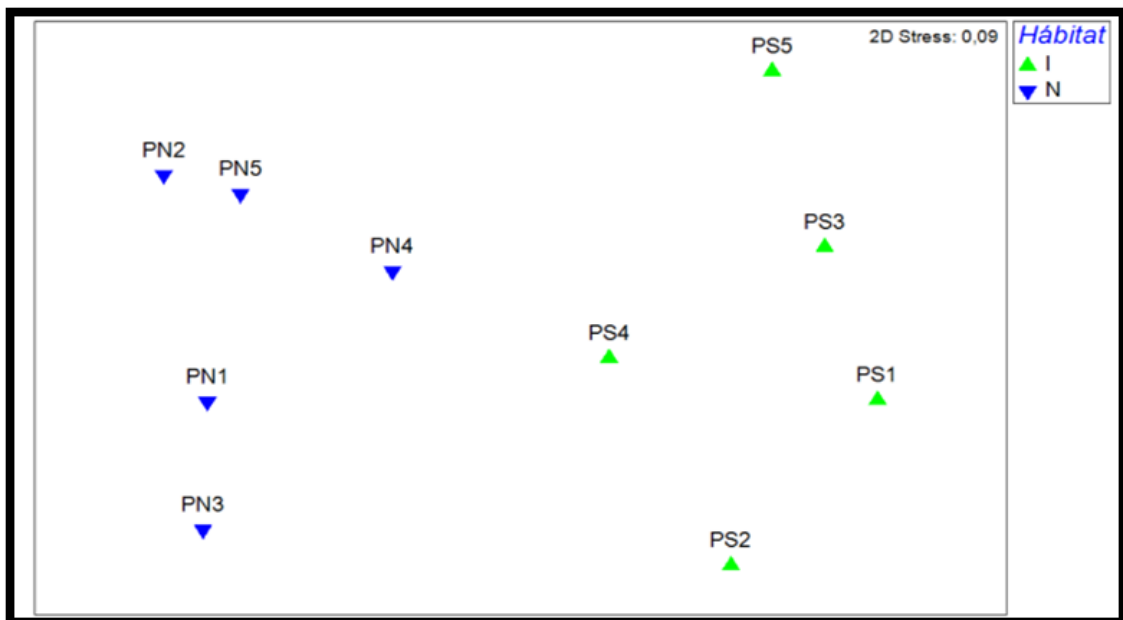


Figura 16: Escalamiento multidimensional no métrico (NDMS, por sus siglas en inglés) basado en la abundancia de los componentes de la MOPG presente en la comunidad invadida (triángulos verdes) y en la comunidad nativa (triángulos azules). El grado de similitud en la composición entre los puntos del ordenamiento está indicado por la distancia relativa entre los mismos.

Tabla 1: Contribución de las especies a la disimilitud en la composición de la MOPG flotante entre la comunidad invadida y la comunidad nativa. Se presentan los datos en orden decreciente de contribución (sólo se muestra las contribuciones > 2%).

ESPECIES	Abundancia promedio (%)	Abundancia promedio (%)	Disimilitud promedio	Desvío estándar	Contribución (%)	Contribución acumulada (%)
	Comunidad invadida	Comunidad nativa				
<i>Salix spp.</i>	90,26	8,31	19,83	1,99	28,61	28,61
<i>Myriophyllum spp.</i>	1,06	14,49	10,44	1,58	15,07	43,68
<i>Graminoides</i>	0,13	15,64	9,04	3,34	13,05	56,73
<i>Ochetophila trinervis</i>	0,05	5,10	8,38	1,92	12,10	68,83
<i>Nothofagus antártica</i>	0,02	4,86	5,86	1,18	8,45	77,28
<i>Berberis microphylla</i>	0,01	0,49	3,76	2,08	5,43	82,72
<i>Schinus patagonicus</i>	0,02	0,00	2,30	0,91	3,32	86,03
<i>Diostea juncea</i>	0,03	0,02	1,87	0,81	2,71	88,74
<i>Acaena splendens</i>	0,02	0,001	1,69	0,88	2,43	91,17

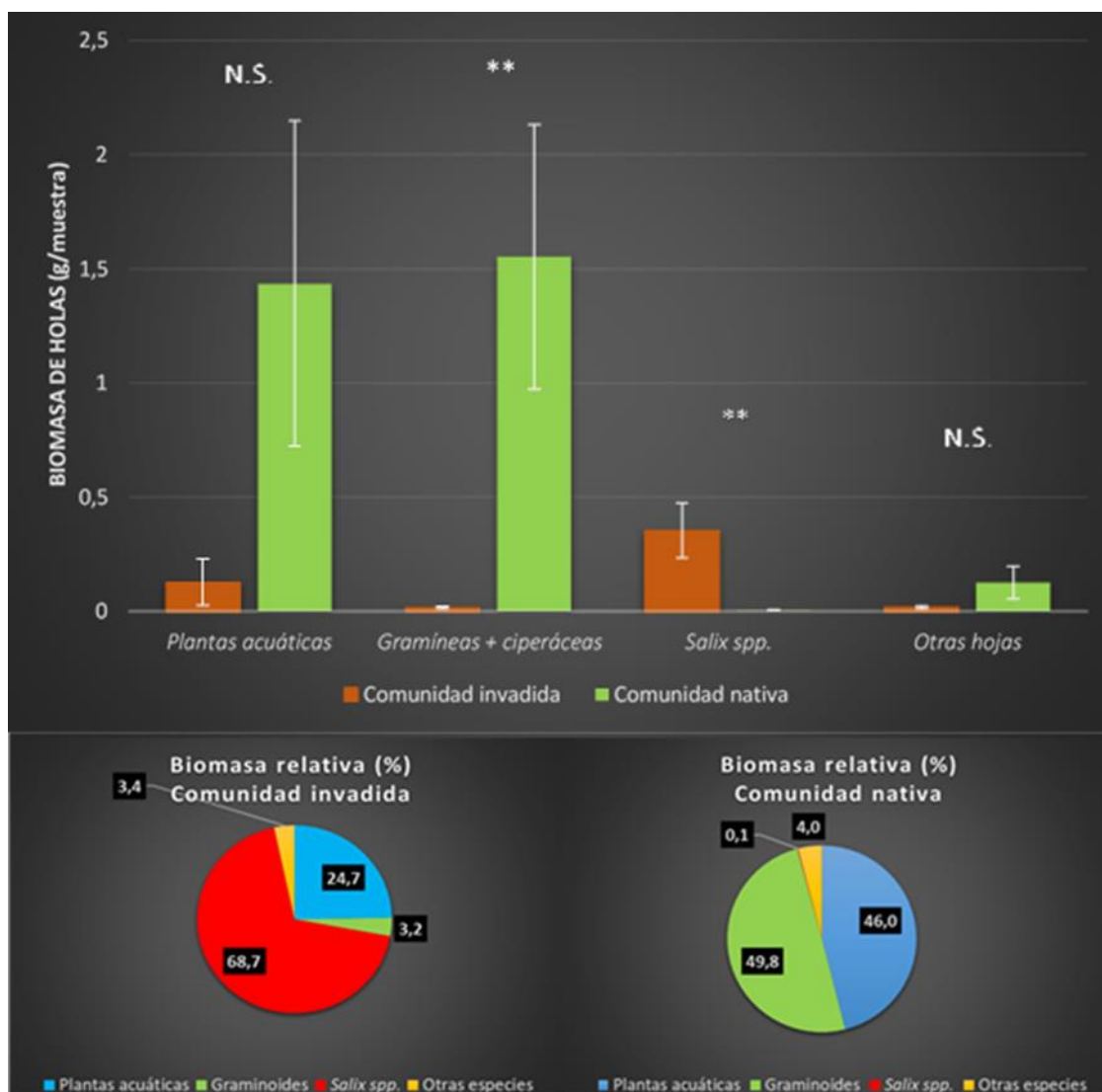


Figura 17: Biomasa promedio de los subcomponentes (plantas acuáticas, graminoides,

Salix spp. y otras especies) que conforman el componente hojas, comparando cada tipo de comunidad (arriba). N.S indica diferencias no significativas, ** indica $P < 0,01$. Los gráficos circulares representan el porcentaje de biomasa relativa de cada subcomponente de hojas, para cada tipo de comunidad, invasión de *Salix* spp. y comunidad nativa (abajo).

Estimación de la presencia, viabilidad y supervivencia de esquejes del sauce invasor

Se determinó la presencia de esquejes de *Salix* spp. en los cúmulos de MOPG en el 76% de las muestras (19/25) en la comunidad invadida y en un 4% (1/25) en la comunidad nativa. En el ensayo para estimar la viabilidad de los esquejes de *Salix* spp. se pudo comprobar que el 44% de los esquejes recogidos al azar fueron viables, es decir, presentaron algún signo de vitalidad como brotes, hojas o raíces durante el ensayo. De este porcentaje la mayoría tuvo una vigorosidad muy notoria, llegando a presentar un promedio de 39,6 hojas nuevas por esqueje luego de treinta días del trasplante. Con respecto a los brotes, se observaron 145 brotes nuevos (sin considerar los registrados inicialmente), con un promedio de 3,2 brotes nuevos por esqueje. Algunos de los brotes y hojas que los esquejes presentaban al momento de ser colectados perecieron al inicio del ensayo, sin embargo, esos esquejes desarrollaron nuevos brotes con el transcurrir de los días. Por otro lado, del total de los 44 esquejes registrados como viables, 14 no presentaban signos de vida al inicio del ensayo, pero sí los presentaron a medida que transcurrió el ensayo. De los 35 esquejes que fueron determinados como vivos al inicio del ensayo, 30 se encontraban vivos al finalizar el ensayo, registrando así una supervivencia del 85% dentro de este grupo de esquejes; este dato permitió comparar los datos de esta tesis con los del estudio de Thomas et al. (2012), ya que este evalúa supervivencia de esquejes colectados vivos de árboles en pie y no de un pool de esquejes en su ambiente natural.

La coloración del esqueje al colectarse se asoció a la viabilidad ($\chi^2=57,33$, $gl=3$, $P < 0,001$; Figura 18). En particular, el color verde se asoció a los esquejes viables, mientras que el color gris se asoció a los esquejes no viables. Se pudo observar que de los 35 esquejes que fueron determinados como vivos al inicio del ensayo (i.e. presentaban hojas y/o raíces y/o brotes), 29 presentaban inicialmente una coloración verde y 6 una coloración marrón. Además, para los 14 esquejes finalmente viables que al principio del ensayo no presentaron signos de vida, pero si los presentaron luego en el transcurso del ensayo, se registró una coloración negra para 1 de ellos, una coloración gris en 2 de ellos

y una coloración marrón en 11 de ellos. Por otro lado, la viabilidad del esqueje no dependió de su longitud al momento de ser colectado ($U=2385,5$, $P=0,2562$).

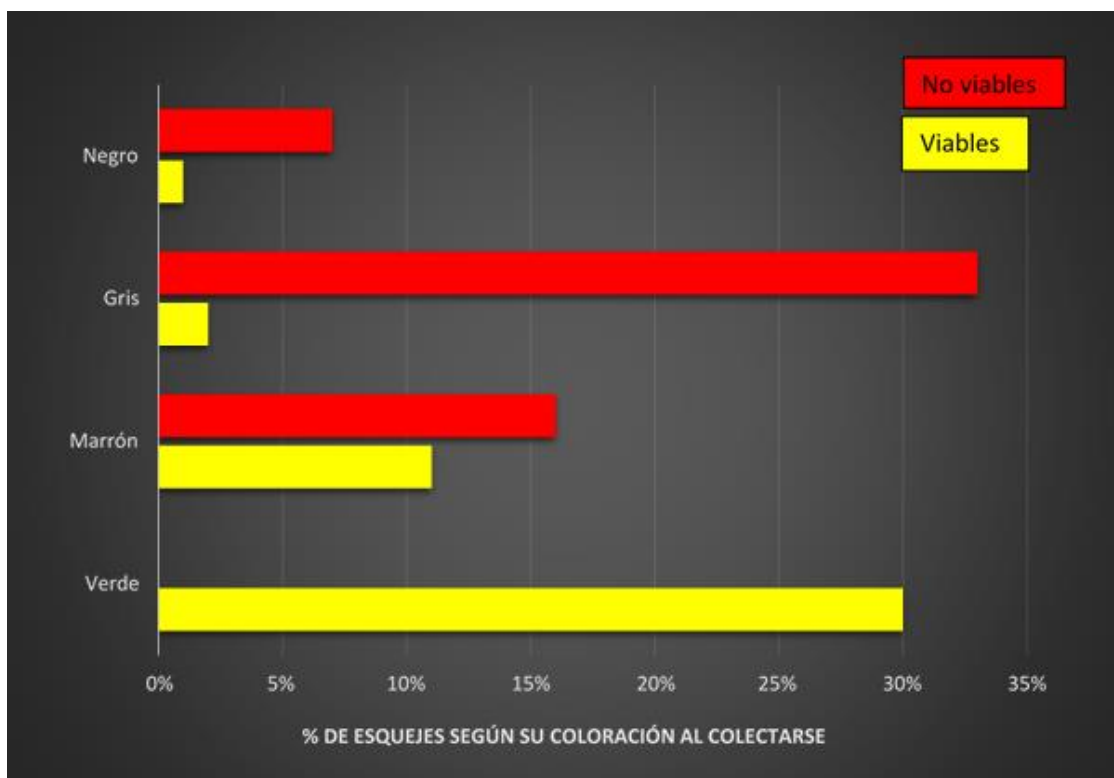


Figura 18: Porcentaje de esquejes viables y no viables según su coloración al colectarse. Las barras amarillas corresponden a los esquejes que presentaron al menos algún signo de vida a lo largo del ensayo y las barras rojas corresponden a los esquejes no viables.

DISCUSIÓN

Las dos hipótesis de este estudio que establecen por un lado, que el cambio drástico en la dominancia de la vegetación ribereña por la invasión del sauce en el arroyo Chacabuco altera la abundancia y composición de la MOPG flotante (hipótesis 1), y por el otro, que la MOPG flotante cumple rol biológico como reservorio de propágulos viables y vigorosos de esta especie (hipótesis 2) fueron parcialmente comprobadas. Si bien es reconocido el rol de los arroyos como corredores efectivos de la dispersión de las especies de plantas no nativas (Gurnell et al. 2008), son escasos los estudios que han cuantificado este mecanismo, y menos aún que hayan evaluado el rol biológico que la MOPG flotante tendría en el proceso de invasión.

Como se predijo, el número de cúmulos de MOPG flotante fue mayor en las comunidades invadidas (predicción 1, hipótesis 1). Esta notoria mayor cantidad de

cúmulos de MOPG en los cuales las hojas del sauce constituyen el componente dominante, puede tener consecuencias diversas en el ciclado de nutrientes y en los insectos acuáticos. Aunque enfocados en la MOPG depositada en el lecho y no en la flotante, como en esta tesis, algunos estudios realizados en la región no encontraron cambios en la diversidad y riqueza de macroinvertebrados bentónicos (Miserendino y Pizzolon 2004; Serra et al. 2013) debido a la invasión del sauce, mientras que otros detectaron una mayor diversidad de grupos funcionales en las comunidades nativas (e.g. raspadores, recolectores, filtradores, predadores y un gran número de taxones de quironómidos; Montes de Oca et al. 2021).

La mayor cantidad de cúmulos de MOPG en las comunidades invadidas podría redundar, además, en una mayor invasividad potencial de la misma especie, dada la alta correlación positiva que se ha encontrado en otros estudios entre la biomasa de la hojarasca y la carga de propágulos (Nilsson y Grelsson 1990). Esto podría ser también el caso de este estudio, dado que una gran proporción de cúmulos contenían esquejes viables de sauce. Así, mientras que una porción de la MOPG derivada de la vegetación ribereña (propágulos incluidos), se deposita en el fondo del cauce, otra parte permanece un tiempo retenida sobre la superficie del agua por ramas o troncos, y puede ser redistribuida local y regionalmente en otros sitios aptos de la zona ribereña donde puede establecerse y formar nuevos núcleos de invasión. Sin embargo, un resultado que sorprende de este estudio es que no se encontró prácticamente ningún esqueje en los cúmulos de MOPG flotante en la comunidad nativa, a pesar de que arroyo arriba de ésta se identificaron varios núcleos de invasión de sauce (no muestreados en esta tesis). Es probable que esto se deba al momento específico del relevamiento de este estudio, que si bien correspondió a un período de mayor caudal estable del arroyo Chacabuco (primavera; i.e. incremento del caudal debido al derretimiento de las acumulaciones de las precipitaciones níveas en las cuencas), no se consideraron para su estudio otros períodos clave a lo largo del año, como por ejemplo el incremento de caudal en otoño tardío asociado a las precipitaciones atmosféricas líquidas, o también períodos asociados a caudales elevados eventuales por tormentas intensas (especialmente entre otoño y primavera) y que serían eventos que podrían en este arroyo determinar el movimiento y dispersión de sedimento, materia orgánica y organismos, incluyendo los propágulos de sauce. En los períodos de alto caudal la MOPG puede ser depositada en la ribera (Skoglund 1990), pudiendo los propágulos ser depositados en el suelo. Por esta razón sería muy interesante replicar el

estudio de la carga de esquejes en otros períodos de máximo caudal y máximo aporte de MOPG, e incluir la ribera en el muestreo de los propágulos para entender mejor el alcance de la dispersión potencial de los esquejes de *Salix* spp. desde los cúmulos de MOPG flotante.

Como se predijo, la comunidad invadida presentó un mayor número de cúmulos de MOPG flotante, que estuvieron asociados a estructuras de retención pertenecientes al sauce (predicción 2, hipótesis 1), tales como ramas, troncos y raíces. Mientras que en la comunidad nativa las estructuras de retención estuvieron representadas mayoritariamente por especies leñosas nativas. Este estudio muestra que las estructuras vegetales en el margen del arroyo cumplen un rol importante en la retención del material vegetal diverso que conforma la MOPG flotante, dando lugar a la formación de los cúmulos, principalmente en la comunidad invadida. Los arroyos de bajo orden, como es el caso del Chacabuco, contienen numerosos obstáculos en el cauce (ramas, troncos y piedras) que son reconocidos como muy efectivos en atrapar la hojarasca y limitar su transporte (Gaillard et al. 2021). En particular, en los sectores del arroyo invadidos por el sauce, es la propia especie la que conforma mayormente estas estructuras, las cuales funcionan como trampas y reservorios de sus propios propágulos asexuales. Esto puede explicarse porque en la comunidad invadida el 80% del área basal arbórea corresponde al sauce (Blackhall et al. 2019). Este patrón es similar a los descritos por otros estudios (Brookshire y Dwire 2003; James y Henderson 2005, Quinn et al. 2007), quienes establecieron que en pastizales ribereños abiertos, las estructuras de retención de hojarasca son menos frecuentes que en los bosques, y esta condición puede verse afectada si estos ambientes son invadidos por plantas leñosas exóticas, incluyendo especies de sauces. También demostraron que los restos leñosos sobre los arroyos y la morfología del cauce son los responsables de la retención de MOPG, hecho que también se documentó en el presente estudio, al observar que la morfología del arroyo puede influir en la retención de MOPG en la comunidad invadida (e.g. micrositios de deposición de fisonomía cóncava favorecieron la retención en la comunidad invadida). Comparativamente, el patrón de distribución de los cúmulos de MOPG flotante entre los diferentes tipos de micro sitios no se asoció al tipo de comunidad. Además, como se esperaba, en la comunidad invadida los cúmulos de MOPG se asociaron a los micrositios cóncavos (predicción 3, hipótesis 1). Esta predicción no se cumplió para la comunidad nativa, donde no se observó este patrón claramente. Podría ser, que el bajo número de

cúmulos encontrados en la comunidad nativa, no haya sido suficiente para captar una relación entre su presencia y la morfología de la orilla. Esta relación entre la disponibilidad de MOPG y la fisonomía del arroyo podría ser de utilidad para predecir, junto con otras variables, el grado de vulnerabilidad de una zona ante una invasión, ya que, como se observó, determinados rasgos de las márgenes de un cauce pueden favorecer la formación de cúmulos que a su vez pueden actuar como reservorios de propágulos. De la misma forma, en la región se ha determinado para arroyos de zonas dominadas por arbóreas nativas (e.g. *N. pumilio*) que una fracción considerable de la hojarasca producida es en general retenida por diversas estructuras físicas abióticas (e.g. rocas) y bióticas (e.g. troncos y ramas), o retenida en ambientes deposicionales de bajo flujo, siendo clave este proceso en facilitar que la hojarasca entrampada pueda iniciar y/o continuar su descomposición (Díaz Villanueva y Albariño 2021). La biomasa relativa de MOPG flotante por cúmulo, también fue otro aspecto medido en este estudio, y tal como se predijo fue mayor en la comunidad invadida (predicción 4, hipótesis 1). Esto se debe, por un lado, a la mayor presencia de cúmulos de MOPG en el ambiente invadido y por otro, al alto aporte de biomasa proveniente del sauce, que fue la especie que más contribuyó a diferenciar la composición de MOPG entre comunidades (predicción 5, hipótesis 1). En síntesis, en las comunidades invadidas, y en contraste a las comunidades dominadas por especies leñosas nativas, la presencia del sauce se relaciona a una mayor presencia de cúmulos de hojarasca, caracterizados por presentar una mayor biomasa relativa, además de relacionarse a una mayor cantidad de estructuras de retención propias. Próximas investigaciones podrían indagar en el rol de la estación climática, otoño, tanto por su influencia en el aporte de hojas como en el máximo caudal del arroyo para determinar consistencia o cambios en la formación de cúmulos y la cantidad de estructuras de retención.

Los ambientes ribereños se hallan entre los ecosistemas más susceptibles a las invasiones debido, entre otros factores, a que los ríos y arroyos actuarían como corredores efectivos para la dispersión de los propágulos vegetales (semillas y fragmentos de plantas) de las especies invasoras (Thébaud y Debussche 1991; Pysek y Prach 1994). La MOPG acumulada en los bordes del curso de agua puede actuar como trampa natural de propágulos (Nilsson et al. 2010), incluyendo aquellos de especies invasoras (Aronson et al. 2017). Las investigaciones que asocian a la hojarasca ribereña con el reservorio y transporte de propágulos se han centrado mayoritariamente en las semillas (Aronson et

al. 2017; Danvind y Nilsson 1997; Skoglund 1990), con escasos trabajos focalizados en los propágulos vegetativos (e.g., Johansson y Nilsson 1993). En particular, no se encontraron estudios sobre el rol de la MOPG flotante de los ambientes invadidos por *Salix* spp. como trampa de los esquejes liberados por este ensamble invasor. Tal como se predijo en este estudio, la presencia y biomasa de esquejes asociados a los cúmulos de MOPG flotante fue mayor en la comunidad invadida (predicción 1, hipótesis 2) y estos propágulos presentaron altos porcentajes de viabilidad y supervivencia (predicción 2, hipótesis 2). El 44% de estos esquejes colectados de la MOPG flotante fueron viables, valor que difiere del obtenido por Thomas et al. (2012), quienes registraron hasta un 60% de viabilidad en esquejes de sauces invasores. Esta diferencia podría adjudicarse a que estos autores utilizaron esquejes extraídos directamente de individuos en pie. En esta tesis, el 85% de los esquejes que presentaron algún signo de vida al inicio del ensayo, sobrevivió y logró crecer en un sustrato ribereño. Los altos porcentajes de viabilidad y supervivencia de los esquejes de *Salix* spp. encontrados en la MOPG flotante, confirman la importancia de la reproducción asexual para su invasión en los arroyos patagónicos, la cual lo aventaja con respecto a las nativas. Por ejemplo, si bien el ñire puede reproducirse vegetativamente (Premoli 1991), no posee zonas de ruptura en sus ramas como el complejo invasor, y por ende no libera grandes cantidades de esquejes. Además, la capacidad de enraizamiento registrada para el ñire en invernadero fue la mitad del valor promedio obtenido para *Salix* spp. en esta tesis (23% vs 44%, Salinas et al. 2014 y esta tesis, respectivamente), a pesar de haber sido extraídos de ejemplares en pie cuidadosamente seleccionados, y de haber sido tratados con hormonas para estimular su enraizamiento (Salinas et al. 2014). Otro aspecto importante a resaltar es la vigorosidad de los esquejes colectados, la cual se expresa en una abundante cantidad de brotes y hojas nuevas (G. Thorp; observación personal). Una alta vigorosidad también fue observada por Thomas et al. (2012) quienes determinaron que, luego de eliminar la masa foliar y brotes preexistentes de los esquejes vivos, el 100% logró rebrotar. Con respecto a los indicadores de viabilidad, la predicción que establece que los esquejes de coloración verde y marrón tendrían una mayor viabilidad que esquejes de coloración negros y grises se cumplió (predicción 4, hipótesis 2). Los resultados de esta tesis muestran que la coloración es un indicador válido de la viabilidad de los esquejes al observarse una asociación del verde a esquejes vivos y del gris a esquejes muertos. Este indicador puede ser útil para determinar de forma rápida la cantidad de esquejes potencialmente vivos en una determinada área. A su vez, los esquejes negros y marrones podrían representar una

transición hacia la pérdida de viabilidad, ya que no se asociaron de forma determinante a la condición ‘vivo’ o ‘muerto’. Finalmente, y contrariamente a lo predicho, la longitud del esqueje no resultó ser un indicador de viabilidad (predicción 3, hipótesis 2), ya que el largo de los esquejes no se relacionó a la condición de vivo o muerto.

CONCLUSIONES

Este estudio destaca la relevancia de considerar el rol ecológico de la MOPG acuática flotante en el proceso de invasión de especies hidrócoras y el potencial impacto del cambio en sus características biofísicas sobre el ambiente circundante, lo cual tiene implicancias tanto para la restauración como para el manejo de las áreas ribereñas. En este sentido, considerando los resultados de este estudio, se podría indicar a los responsables del manejo de las áreas protegidas o a los propietarios de la tierra, que incorporen a las tareas de control del sauce el retiro de esquejes del cauce de los arroyos en zonas de acumulación, además de la extracción de individuos en pie o de esquejes depositados en el suelo ribereño, si fuera el caso. Incluso, en ciertos casos donde la presencia del sauce contemple un rol socio-cultural (e.g. vegetación asociada a establecimientos humanos, refugio ganadero, recurso leñero en zonas de baja cobertura de leñosas), podría evaluarse la ejecución de planes de manejo para evitar la potencial invasión basados exclusivamente en el control de la dispersión de los esquejes. Este estudio contribuye, además, con conocimiento de base sobre un tipo de impacto de una especie no nativa ribereña, que, evaluando en conjunto con otros impactos (e.g. hábitat para especies animales nativas, estabilización de bancos) podría ser una información útil para justificar o no la intervención de un área invadida.

BIBLIOGRAFÍA

Ahmad, R., Liow, P. S., Spencer, D. F., y Jasieniuk, M. (2008). Molecular evidence for a single genetic clone of invasive *Arundo donax* in the United States. *Aquatic Botany* 88: 113-120.

Albariño, R. J., y Balseiro, E. G. (2002). Leaf litter breakdown in Patagonian streams: native versus exotic trees and the effect of invertebrate size. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12: 181-192.

Amico, I., y Orellana, I. (2014). Aportes al manejo de las invasiones de sauces en el Valle 16 de octubre. *Medio Ambiente* 24: 107-114.

APN (Administración de Parques Nacionales). Sistema de Información de biodiversidad. Consulta 3 de Julio 2019. [www. https://sib.gob.ar](https://sib.gob.ar)

Aragón, R., L. Montti, M. M. Ayup, y Fernández, R. (2014). Exotic species as modifiers of ecosystem processes: Litter decomposition in native and invaded secondary forests of NW Argentina. *Acta Oecologica* 54: 21-28.

Aronson, M. J., Patel, M. V., O'Neil, K. M., y Ehrenfeld, J.G. (2017). Urban riparian systems function as corridors for both native and invasive plant species. *Biological Invasions* 19: 1645-1657.

Asaeda, T., Gomes, P., Sakamoto, K., y Rashid, M. D. H. (2011). Tree colonization trends on a sediment bar after a major flood. *River Research and Applications* 27: 976-984.

Baker, A. C., B.R. Murray, y Hose, G.C. (2007). Relating pine-litter intrusion to plant-community structure in native eucalypt Woodland adjacent to *Pinus radiata* (Pinaceae) plantations. *Australian Journal of Botany* 55: 521-532.

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

Barsoum, N., y Hughes, F. M. R. (1998). Regeneration response of black poplar to changing river levels. *Hydrology in a Changing Environment* 1: 397-412.

Beismann, H., Wilhelmi, H., Baillères, H., Spatz, H. C., Bogenrieder, A., y Speck, T. (2000). Brittleness of twig bases in the genus *Salix*: fracture mechanics and ecological relevance. *Journal of Experimental Botany* 51: 617-633.

Belyaeva, I. V., Epantchintseva, O. V., Govaerts, R. H., McGinn, K., Hunnex, J., y Kuzovkina, Y. A. (2018). The application of scientific names to plants in cultivation: *Salix vitellina* L. and related taxa (Salicaceae). *Skvortsovia* 4: 42-70.

Blackhall, M., Montes de Oca, F., Franzese, J., Massaferrero, J., y Relva M. A. (2019). Invasión de Salicáceas introducidas en el noroeste de la Patagonia: impactos sobre las comunidades ribereñas y el uso por ungulados. VII Jornadas y IV Congreso Argentino de Ecología de Paisajes.

Bran D., Ayesa J. y López C. (2002) Áreas ecológicas de Neuquén. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria - INTA, Bariloche.

Brookshire, E.J., y Dwire, K.A. (2003). Controls on patterns of coarse organic particle retention in headwater stream. *Journal of the North American Benthological Society* 22: 17-34.

Budde, K. B., Gallo, L., Marchelli, P., Mosner, E., Liepelt, S., Ziegenhagen, B., y Leyer, I. (2011). Wide spread invasion without sexual reproduction? A case study on European willows in Patagonia, Argentina. *Biological Invasions* 13: 45-54.

CABI Centre for Agricultural Bioscience International. (2019). Invasive Species Compendium, Datasheet report for *Salix fragilis* (crack willow). Consulta 3 de Julio 2019. <https://www.cabi.org/isc/DataSheetReport/485777>.

Catford, J.A. y Jansson, R. (2014). Drowned, buried and carried away: effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist* 1: 19-36.

Correa, M. N. (1969-1997). *Flora Patagónica*. INTA, Buenos Aires, Argentina.

Cremer, K. W. (2003). Introduced willows can become invasive pests in Australia. *Biodiversity* 4: 17-24.

Croonquis, M.J. y Brooks, P.R. (1993). Effects of habitat disturbance on bird communities in riparian corridors. *Journal of Soil and Water conservation* 48: 65-70.

Danvind, M., y Nilsson, C. (1997). Seed floating ability and distribution of alpine plants along a northern Swedish river. *Journal of Vegetation Science* 8: 271-276.

Datri, L., Faggi, A., y Gallo, L. (2017). Crack willow changing riverine landscapes in Patagonia. *Ecohydrology* 10: e1837.

Datri, L.A., Faggi, A.M., y Gallo, L. (2015). Modelo de invasión no lineal y funciones bioingenieras de sauce *fragilis* en Patagonia (Argentina).

Davies, P.E. y Nelson, M. (1994). Relationships between riparian buffer widths and the effects of logging on stream habitat, invertebrate community composition and fish abundance. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 45: 1289-1305.

De Paz, J.M. (2014). Heterogeneidad de micrositios, dinámica de nutrientes y facilitación en especies leñosas de los matorrales del NO de la Patagonia. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue.

Di Tomaso, J.M. (1998). Impact, biology, and ecology of saltcedar (*Tamarix spp.*) in the southwestern United States. *Weed Technology* 12: 326-336.

Díaz Villanueva, V., y Albariño, R. (2021). Una aproximación al funcionamiento de los arroyos de montaña del norte de la Patagonia Andina. *Ecología Austral* 31: 129-147.

Wardle, D.A., Nilsson, M.C., Zackrisson, O., y Gallet, C. (2003). Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 827-835.

Dye, P., y Jarman, C. (2004). Water use by black wattle (*Acacia mearnsii*): implications for the link between removal of invading trees and catchment streamflow response: working for water. *South African Journal of Science* 100: 40-44.

Franzese, J., Raffaele, E., Blackhall, M., Rodriguez, J., y Soto, A.Y. (2020). Changes in land cover resulting from the introduction of non-native pine modifies litter traits of temperate forests in Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 31: 223-233.

Friedman, J. M., Auble, G. T., Shafroth, P. B., Scott, M. L., Merigliano, M. F., Freehling, M. D., y Griffin, E. R. (2005). Dominance of non-native riparian trees in western USA. *Biological Invasions* 7: 747-751.

Friedman, J. M., Roelle, J. E., Gaskin, J. F., Pepper, A. E., y Manhart, J. R. (2008). Latitudinal variation in cold hardiness in introduced *Tamarix* and native *Populus*. *Evolutionary Applications* 1: 598-607.

Gaillard, j., Chanudet, V., cunillera, G., y Dambrine, E. (2021). Coarse and fine particulate organic matter transport by a fourth-order mountain stream to lake bourget (France). *Water* 13: 2783.

Going, B. M., y Dudley, T. L. (2008). Invasive riparian plant litter alters aquatic insect growth. *Biological Invasions* 10: 1041-1051.

Greenwood, H., O'Dowd, D. J., y Lake, P. S. (2004). Willow (*Salix rubens*) invasion of the riparian zone in south-eastern Australia: reduced abundance and altered composition of terrestrial arthropods. *Diversity and Distributions* 10: 485-492.

Guevara-Cardona, G., Senn, G.C., Mercado, M., y Simon, E. (2006). Comparación del macrozoobentos presente en arroyos con diferente tipo de vegetación ribereña en la reserva costera Valdiviana, sur de Chile. *Neolimnos* 1: 98-105.

Gurnell, A.M., y Petts, G.E. (2002). Island-dominated landscapes of large floodplain rivers, a European perspective. *Freshwater Biology* 47: 581-600.

Gurnell, A., Thompson, K., Goodson, J., y Moggridge, H. (2008). Propagule deposition along river margins: linking hidrology and ecology. *Journal of Ecology* 96: 553-565.

Holland-Clift, S.A.R.A.H., Odowd, D. J. y Mac Nally, R. (2011). Impacts of an invasive willow (*Salix rubens*) on riparian bird assemblages in south-eastern Australia. *Austral Ecology* 36: 511-520.

Houlahan, J. E., y Findlay, C. S. (2004). Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity. *Conservation Biology* 18: 1132-1138.

James, A.B., y Henderson, L.M. (2005). Comparison of coarse particulate organic matter retention in meandering and straightened sections of a third-order New Zealand stream. *River Research and applications* 21: 641-650.

Johansson, M.E. y Nilsson, C. (1993). Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. *Journal of Ecology* 81-91.

Karrenberg, S., Edwards, P. J., y Kollmann, J. (2002). The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47: 733-748.

Kolar, C.S., y Lodge, D.M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 199-204.

Kuzovkina, Y.A., y Belyaeva, I.V. (2018). Name change alert: *Salix fragilis* L. Department of plant science and landscape architecture. University of Connecticut Storrs USA.

Le Maitre, D. C., Van Wilgen, B. W., Gelderblom, C. M., Bailey, C., Chapman, R. A., y Nel, J. A. (2002). Invasive alien trees and water resources in South Africa: case studies of the costs and benefits of management. *Forest Ecology and Management* 160: 143-159.

Li, S., Liti, T.M., Pezeshki, S.R., y Shields, F.D. (2005). Responses of black willow (*Salix nigra*) cuttings to simulated herbivory and flooding. *Acta ecológica* 28: 173-180.

Lippolt, G. E. (2004). Dinámica de las poblaciones de salmónidos en arroyos tributarios del río Limay (Doctoral dissertation, M. Sc. Thesis, Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (FAUBA). Buenos Aires, Argentina.

Lockwood, J.L., Hoopes, M.F., y Marchetti, M.P. (2007). Invasion ecology. Oxford. Blackwell Publishing 456.

López, H. (2020). Reconocimiento de Especies de Salix del norte de la Patagonia. V Foro Regional Ecovalle. La ciudad y su laberinto. Universidad de Flores. Cipolletti, Río Negro, Argentina.

Márquez, J. A., Principe, R.E., Martina, L.C., y Albariño, R.J. (2017). Pine needle litter acts as habitat but not as food source for stream invertebrates. International Review of Hydrobiology 102: 29-37.

McNeish, R.E., Bendow, M.E., y McEwan, R.W. (2012). Riparian forest invasion by a terrestrial shrub (*Lonicera maackii*) impacts aquatic biota and organic matter processing in headwater streams. Biological invasions 14: 1881-1893.

Miserendino, M.L., Casaux, R., Archangelsky, M., Di Prinzio, C.Y., Brand, C., y Kutschker, A.M. (2010). Assessing land-use effects on water quality, in-stream habitat, riparian ecosystems and biodiversity in Patagonian northwest streams. Science of the total environment 409: 612-624.

Miserendino, M.L., y Pizzolon, L.A. (2004). Interactive effects of basin feature and land-use change on macroinvertebrate communities of headwater streams in the Patagonian Andes. River Research and Applications 20: 967-983.

Mitsch, W.J., Gosselink, J.G., Anderson, C.J., y Zhangl, L. (1993). Wetland Ecosystems. Hoboken, New Jersey. John Wiley y Sons 256.

Moggridge, H.L., Gurnell, A.M. (2009). Controls on the sexual and asexual regeneration of Salicaceae along a highly dynamic, braided river system. Aquatic Sciences 71: 305-317. <https://doi.org/10.1007/s00027-009-9193-3>.

Montes de Oca, F., Massaferró, J. Blackhall, M. Franzese, J. y Relva, A. (2021). Chironomids community along Salix sp gradient in a stream of NW Patagonia. Preliminary results. Libro de resúmenes, 9no Congreso Argentino de Limnología. Esquel, Argentina.

Naiman, R.J., Décamps, H., McClain, M. y Likens, G. (2005). Biophysical connectivity and riparian functions. Riparia Ecology, Conservation and Management of Streamside Communities; Academic Press. Burlington, NJ, USA 159-187.

Naiman, R.J., Décamps, H., y Pollock, M. (1993). The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. Ecological Applications 3: 209-212.

Naiman, R.J., y Décamps, H. (1997). The Ecology of Interfaces. Riparian Zones. Annual Review of Ecology and Systematics 28: 621-658.

Naiman, R.J., Fetherston, K.L., Mckay, S.J., y Chen, J. (1998). Riparian forests. River ecology and management lessons from the Pacific Coastal Ecoregion 289-323.

Nilsson, C., Brown, R. L., Jansson, R., y Merritt, D. M. (2010). The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85: 837-858.

Nilsson, C., Reidy, C.A., Dynesius, M., y Revenga, C. (2005). Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science* 308: 405-408.

Nilsson, C., y Jansson, R. (1995). Floristic differences between riparian corridors of regulated and free-flowing boreal rivers. *Regulated Rivers Research and Management* 11: 55-66.

Nilsson, C., y Grelsson, G. (1990). The effects of litter displacement on riverbank vegetation. *Canadian Journal of Botany* 68: 735-741.

Premoli, A. (1991). Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antártica* (Forster). *Bosque* 12: 53-59.

Pysek, P.E.T.R.y Prach, K. (1994). How important are rivers for supporting plant invasions. *Ecology and management of invasive riverside plants* 19-26.

Quinn, J.M., Phillips, N.R., y Parkyn, S.M. (2007). Factors influencing retention of coarse particulate organic matter in streams. *Earth Surface Processes and Landforms* 32: 1186-1203.

Richardson, D.M. y Rejmanek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species a global review. *Diversity and Distributions* 17: 788-809.

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

Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., y West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.

Salinas, S., Acuña Aroca, B., Koch, Z., y Uribe, M. (2014). Propagación sexual y asexual de ñire *Nothofagus antártica* (Forster) Oerst en la Patagonia Chilena.

Serra, M.N., Albariño, R., y Díaz Villanueva, V. (2013). Invasive *Salix fragilis* alters benthic invertebrate communities and litter de composition in northern Patagonian streams. *Hydrobiology* 701: 173-188.

Sigafoos, R.S. (1964). Botanical evidence or floods and flood plain deposition. Washigton, United Estates. US Government Printing Office 485.

Skoglund, S.J (1990). Seed dispersing agents in two regularly flooded river sites. *Canadian Journal of Botany* 68: 754-760.

Stanley, V.G., Swanson, F.J., Mckee, A.W., y Cummins, K.W. (1991). An ecosystem perspective of riparian zones. *Bio Science* 41: 540-551.

Simberloff, D., Relva, M.A., y Nunez, M. (2003). Introduced species and management of a *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Environmental management* 31: 0263-0275.

Tabacchi, E., Planty-Tabacchi, A.M., Roques, L., y Nadal, E. (2005). Seed inputs in riparian zones: implications for plant invasion. *River Research and Applications* 21: 299-313.

Thébaud, C., y Debussche, M. (1991). Rapid invasion of *Fraxinus ornus* L. along the Hérault River system in southern France: the importance of seed dispersal by water. *Journal of Biogeography* 7-12.

TNC (The Nature Conservancy). (2016). Estancia demostrativa Fortín Chacabuco-
Lineamientos de manejo.

Thomas, L.K., Tolle, L., Ziegenhagen, B., y Leyer, I. (2012). Are Vegetative Reproduction Capacities the Cause of Widespread Invasion of Eurasian Salicaceae in Patagonian River Landscapes? *PlosOne* 7: e50652.

Weand, M.P. (2020). Chinese privet (*Ligustrum sinense* Lour) alters the timing of litterfall and nutrient quality of leaf litter inputs in invaded riparian forests. *Biological Invasions* 22: 3561-3574.

Xiong, S. y Nilsson, C. (1997). Dinámica de la acumulación de hojarasca y sus efectos sobre la vegetación ribereña: una revisión. *The Botanical Review* 63: 240-264.

Xiong, S., y Nilsson, C. (1999). The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984-994.

Zavaleta, E.S. (2000). The economic value of controlling an invasive shrub. *Ambio. A Journal of the Human Environment* 29: 462-467.

Zavaleta, E.S., Hobbs, R.J., y Mooney, H.A. (2001). Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 454-459.

APÉNDICE

Biomasa relativa promedio

Tabla 1: Abundancia de MOPG flotante, estimada como la biomasa relativa promedio en cada tipo de comunidad. Esta variable se calculó a partir de la biomasa promedio/unidad de muestra en cada tramo multiplicada por la frecuencia de cúmulos en cada uno de los tramos.

	<i>Sitio</i>	<i>Biomasa promedio (g) /muestra</i>	<i>Frecuencia</i>	<i>Biomasa relativa</i>
<i>COMUNIDAD INVADIDA</i>	PS 1	9,60	0,43	4,08
	PS 2	0,63	0,38	0,23
	PS 3	26,01	0,45	11,70
	PS 4	20,30	0,38	7,61
	PS 5	3,13	0,48	1,49
<i>COMUNIDAD NATIVA</i>	PN 1	0,25	0,05	0,01
	PN 2	2,33	0,18	0,4
	PN 3	0,21	0,10	0,02
	PN 4	5,32	0,03	0,15
	PN 5	1,57	0,13	0,22

AGRADECIMIENTOS

Agradezco de corazón a mi directora Andrea M. Relva, y mis co-directoras Jorgelina Franzese y Melisa Blackhall por el acompañamiento al desarrollar mi trabajo en épocas de pandemia. Al jurado frente al que defiendo mi tesina. A Esta universidad por ser mi casa durante muchos años y al pueblo argentino por brindarme educación libre y gratuita.

A mi familia por la paciencia infinita, mis abuelos, mis padres y mi pareja he hijos. En particular agradezco a mi hijo mayor, Agustín Torres (13 años) que me acompaña en todo el proceso universitario desde su nacimiento hasta el día de hoy, le dedico este trabajo y ojalá le sirva de motivación en su vida personal y le quede la enseñanza de que todo se logra si le ponemos mucho mucho esfuerzo, dedicación y pasión, todo al final tiene una recompensa y la satisfacción de haberlo logrado frente a todo pronóstico es infinita, dejo en él y en mis primos el legado de tener una profesión y querer aprender todos los días algo nuevo, y si todo sale bien y Dios y la ciencia nos acompañan, este sea el primer título universitario de toda esta gran familia.