

MODELO DE INVASION NO LINEAL Y FUNCIONES BIOINGENIERAS DE SAUCE FRAGILIS EN PATAGONIA (ARGENTINA)

Lic. Leonardo Ariel Datri

(Laboratorio de Investigaciones Ecológicas Norpatagónicas LIEN/UNCO
Neuquén Capital. Argentina –

Dra. Ana María Faggi, CONICET

Dr. Leonardo Ariel Gallo, INTA

Resumen

Las invasiones de *Salix fragilis* en las planicies inundables de los ríos andino patagónicos pueden competir con árboles nativos. Para abordar la problemática se diseñó un modelo de coevolución de cuatro especies arbóreas (*Nothofagus dombeyi*, *Myrceugenia exsucca*, *Maytenus boaria*), entre ellas el sauce exótico. El modelo asume que: a) los sauces crecen en forma logística; b) son especies ingenieras que modifican el paisaje ribereño y compiten o cooperan con otras especies en función del disturbio y la densidad de plantas; c) el régimen hidrológico regula las colonizaciones de áreas inundables; d) la probabilidad de disturbios extremos define las reglas de cooperación o competencia. El modelo diseñado permitió inferir que existe un espacio de fases de la relación de especies en donde las densidades se equilibran sin riesgo en el corto plazo de extinciones locales (0,57-0,30). El sistema está en equilibrio con probabilidades de disturbio relativamente altas (0,60) y densidades de sauces elevadas en zonas inestables del río.

Palabras clave: Modelo De Invasión No Lineal, Patagonia

Keywords: Nonlinear Model Of Invasion, Patagonia

Introducción

La construcción de modelos poblacionales y de invasiones se reduce habitualmente al estudio de interacciones de una o dos especies entre sí y su ambiente. El modelado de relaciones cooperativas generalmente comprende a unas pocas especies en interacción, como en la polinización favorecida por insectos (Momo y Ure, 2009; Bascompte y Solé, 2006; Law et al, 2003, May

1976). Pero el estudio de relaciones cooperativas mediadas por invasiones biológicas hasta ahora es una materia incompleta. En las planicies de inundación de ríos patagónicos, existe una compleja trama de interacciones básicamente integrada por una fase biótica de plantas y otra abiótica regulada por el régimen hidrológico. El régimen de pulsos hidrológicos que introduce disturbios recurrentes, con frecuencias y magnitudes variables, por un lado y la vegetación que se dispersa en el tiempo sobre la planicie, configuran el contexto en el que se desenvuelve la sucesión vegetal (Tabacchi et al, 1996; Corenblit et al; 2007).

Salix fragilis es un árbol de ramas sésiles y reproducción vegetativa, que se ha introducido en la Patagonia desde principios del siglo XX. En la región andino patagónica este sauce podría competir con plantas nativas de planicies de inundación, como arbustos dispersos (*Baccharis* spp.; *Fabiana imbricata*, *Berberis* spp.) y con el sauce *Salix humboldtiana*, que es la única especie de árbol nativo propiamente de las riberas de los ríos. Hacia la desembocadura de los ríos en lagos y sobre cursos de aguas lentas, es un potencial competidor de especies de árboles riparios nativos como *Nothofagus dombeyi*, *Maytenus boaria*, *Myrceugenia exsucca* y *Luma apiculata* (Datri et al., 2013, Budde et al., Tomas et al., 2012). Sin embargo la competencia de sauces y sus consecuencias en la flora nativa de la planicie inundable de los ríos Patagónicos no está del todo comprobada. Inclusive son reconocidas las propiedades de *Salix* spp. de producir cambios a nivel de los paisajes riparios y facilitar a otras especies. Esto las convierte en especies ingenieras capaces de producir profundas transformaciones biogeomorfológicas (Gurnell, 2014; Gurnell y Petts, 2006; Corenblit et al., 2007; Schnauder y Moggridge, 2009; Moggridge y Gurnell, 2009; Francis et al., 2009).

El objetivo de este estudio es contribuir a una mejor explicación de los factores desencadenantes de la invasión de sauces en las planicies de inundación de ríos de la Patagonia andina, en las últimas décadas. La hipótesis que se plantea es que la invasión del sauce exótico puede ser promotora de un proceso de bioingeniería en las planicies de inundación, que coopera con el establecimiento de árboles nativos. Para probar la hipótesis se consideró la invasión de sauces a lo largo del tramo inferior y delta del río Azul al suroeste de Argentina. Para esto se desarrolló un modelo matemático que permitió correlacionar el crecimiento de tres árboles nativos de la cuenca del río Azul con el crecimiento logístico de sauces. El modelo incluyó una función de disturbios, estimado con el registro del régimen hidrológico entre 1966 y 2012.

Materiales y métodos

Inicialmente se barrenaron 85 árboles sobre la planicie de inundación del río Azul entre la confluencia con el río Quemquemtreu y la desembocadura en el Parque Nacional Lago Puelo, con el fin de obtener las curvas de crecimiento por especie. Luego con empleo del programa PULSO (Neiff y Neiff, 2003) se obtuvieron los pulsos hidrológicos para un nivel de desborde de $186 \text{ m}^3/\text{s}$ y los días de duración de cada inundación. De esta manera se pudieron comparar las curvas de crecimiento empírico y contrastar con las curvas teóricas obtenidas del modelo. Para este fin solo se analizaron las tres especies de árboles nativos más abundantes (*N. dombeyi*, *M. exsucca* y *M. boaria*) y la invasora *S. fragilis*.

Los modelos matemáticos de Robert May (1976) basados en la función logística de Verhulst para el estudio del crecimiento poblacional nos permiten poner el proceso de sucesión que se estudia en términos de la perspectiva de complejidad y caos del sistema. De acuerdo a May la población se reproduce en intervalos discretos de tiempo, que en este caso son n años. El número de individuos en el t -ésimo año es entonces x_t . Cuando la densidad poblacional es baja, la población se reproduce exponencialmente pero, conforme la densidad aumenta el crecimiento disminuye de manera que:

$$x_{t+1} = \lambda x_t g(x_t) \quad (1)$$

donde λ es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional; la función g tiene la propiedad de que $g(x_t) \rightarrow 0$ cuando $x_t \rightarrow K > 0$; K es la capacidad de carga del ambiente y es el número de individuos máximo. Así nos queda que:

$$g(x) = 1 - x/K \quad (2)$$

La ecuación de crecimiento poblacional obtenida de g es la ecuación logística que ahora queda definida como:

$$x_{t+1} = \lambda x_t (1 - x_t / K) \quad (3)$$

Donde $x_t = x_t / K$ para obtener la ecuación:

$$x_{t+1} = F(x_t) = \lambda x_t (1 - x_t) \quad (4)$$

A los fines de establecer un modelo representativo del crecimiento oportunista de sauces sobre superficies afectadas por el disturbio frecuente, a la ecuación (4) se la ajustó a un parámetro (β) que regula el crecimiento de la población inicial, establecido más fuertemente por el régimen hidrológico:

$$x_{t+1} = x_t^\beta [\lambda (1 - x_t)] \quad (5)$$

Donde β , es un factor de regulación de crecimiento impuesto por la condición ambiental que se obtiene de la probabilidad de ocurrencia de un disturbio estimado para caudales superiores a la media de las máximas y la densidad de plantas que contribuyen a la estabilidad del suelo. De esta manera definimos el crecimiento inicial de sauces con independencia de las relaciones bióticas, pero regulados por el tipo de ambiente que colonizan. La definición de β es de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\beta = 1 / [(ds \times a) - b] + p \quad (6)$$

Donde, ds es la densidad de sauces, a (1.75) y b (-0,7076) son constantes del modelo y p es la probabilidad de ocurrencia de un disturbio severo (0.60). Pero otro ejemplo poco extendido en la literatura biológica, en relación a la interacción de tres especies nos permite introducir un sistema de ecuaciones (Peters, 1983; Momo y Ure; 2006) de estas características, para obtener una medida de crecimiento de coihues, pitras y maitenes, en relación a sauces que se ajusta a una función no lineal, del tipo logística:

Para poblaciones de coihues pioneros:

$$Pt+1 = Pt \times [1 + r \times (1 - A/f \times N - P/N)] \quad (7)$$

Para pitras y maitenes:

$$At+1 = At \times [1 + s \times (1 - A/f \times N - P/N)] \quad (8)$$

El sistema de ecuaciones propuesto plantea que una población pionera de coihues, que colonizan primariamente, luego es sucedida por pitra y maitenes, que establecen el primer parche sobre la planicie inundable. r y s (equivalente al rol de λ en sauces) son tasas de crecimiento propias de cada especie. Pero como estas poblaciones inicialmente facilitan el arraigo de tallos de sauces que se reproducen en forma asexual, la población invasora es propensa a un crecimiento exponencial simple con bajas densidades, y una tendencia a decrecer en altas densidades. La pendiente de este comportamiento no-lineal es ajustada a su vez por el parámetro β , de manera que quedan establecidos dos factores de regulación de la especie invasora. Esto influye en las poblaciones de nativas a partir del parámetro N que separadamente se plantea para sauces. Así el sistema de ecuaciones queda autorregulado en todas sus dimensiones.

Resultados

La vegetación principal de la planicie de inundación del río Azul, preexistente a la invasión de *S. fragilis*, eran bosques riparios de pitras y de especies andino patagónicas no riparias dispersas. Se registraron dos grupos etarios bien diferenciados de parches de *S. fragilis* cuyo crecimiento se asocia a períodos con muy alta frecuencia de inundación. Mientras que la mayoría de las especies nativas se asocian a crecimientos relacionados con dos períodos de muy baja frecuencia de inundaciones. Uno entre 1963 y 1980, con solo dos inundaciones de más de un día de duración y otro entre 1980 y 1996, con un solo año con más de un día de inundación. Sobre el final del período estudiado las frecuencias se mantienen altas, con una recurrencia aproximada interanual y períodos más extensos de duración de la inundación. Los parches de vegetación nativa aparecen a lo largo de toda la serie temporal con incremento de la riqueza de árboles. Los cambios en la composición se corresponden con el mismo período de expansión de *S. fragilis* pero con incrementos significativos en el año 2000 y dominancia de

saucos sobre nativas, en concordancia con un año de una inundación de 11 días. En total se contabilizaron 29 pulsos extremos en 46 años (Figura N° 1).

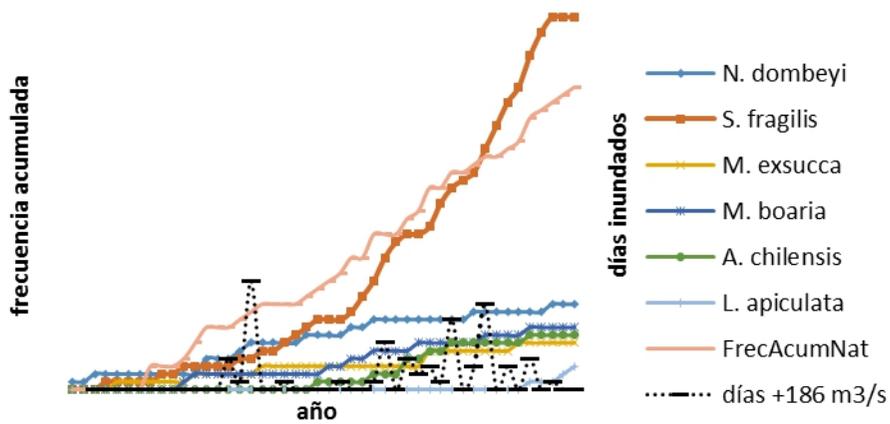


Figura 1. Sincronización de frecuencias de crecidas con caudales superiores a 186 m³/s y edad de árboles de la planicie de inundación.

Los parches boscosos de sauce se asocian al lecho del río y las geoformas fluviales activas. Maitenes y pitras lo hacen sobre planicies elevadas o bajos anegables estables (Figura 2). Los cipreses (*Austrocedrus chilensis*) ocupan planicies en franja, mientras coihues lo hacen sobre albardobes y franjas contiguas al río. Junto a cipreses se asocian Fabiana imbricata también coloniza superficies pedregosas (Figura 3). Los saucos ocupan bordes de planicies elevadas y el propio lecho del río. La asociación de saucos al cauce principal favorece el depósito de ramas y la vía de reproducción asexual, después del disturbio producido por el régimen de crecidas estacionales de invierno y primavera (Figura 3 y 4).

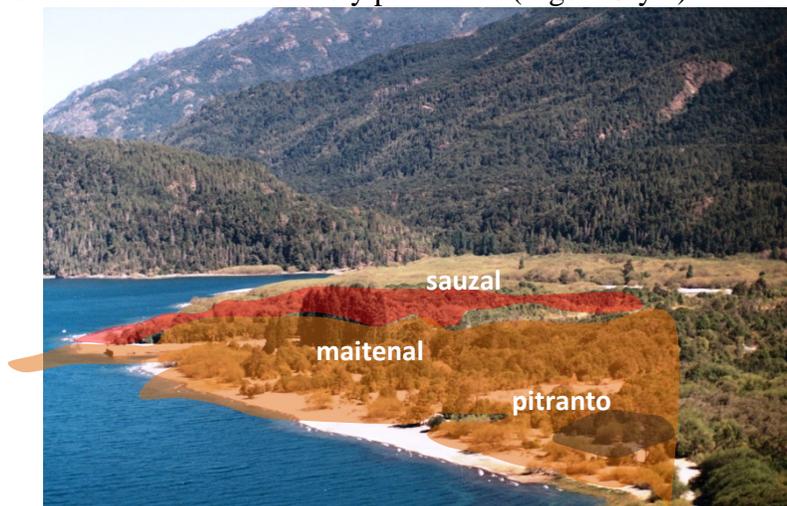


Figura 2. Delta del río Azul, en su desembocadura en el lago Puelo

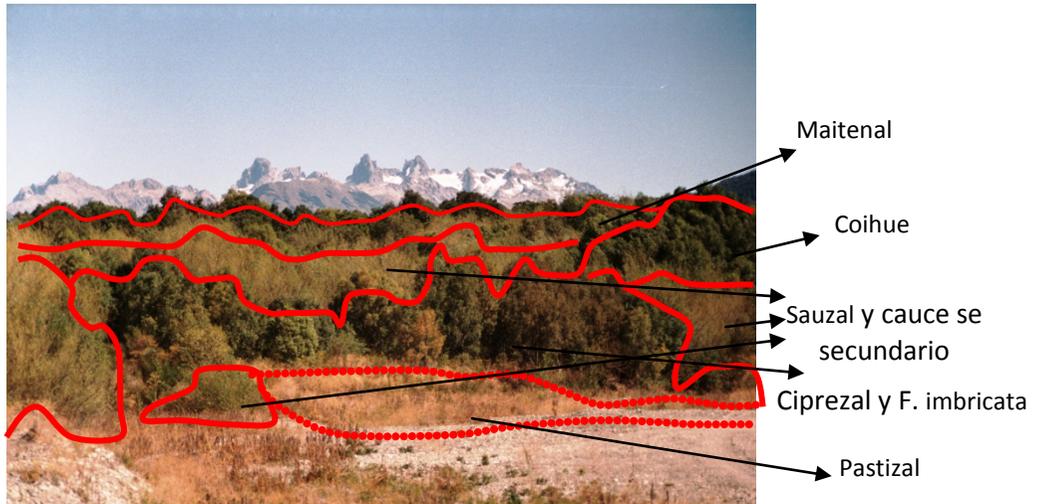
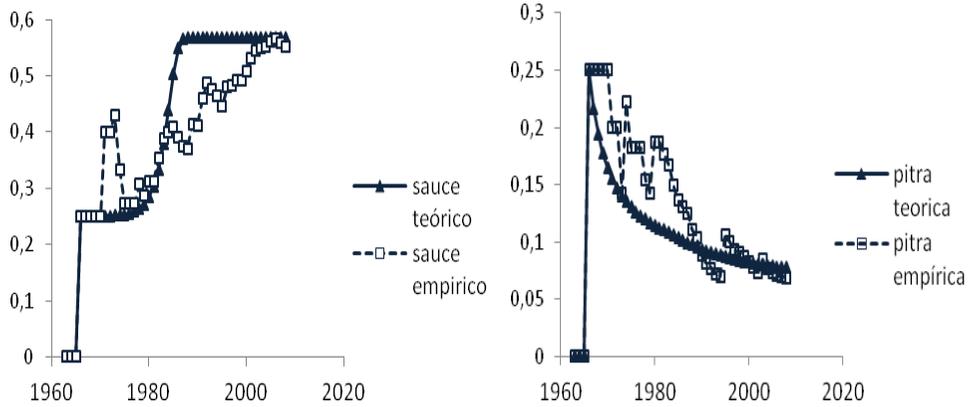


Figura 3. Distribución de parches de bosque en el delta del río Azul

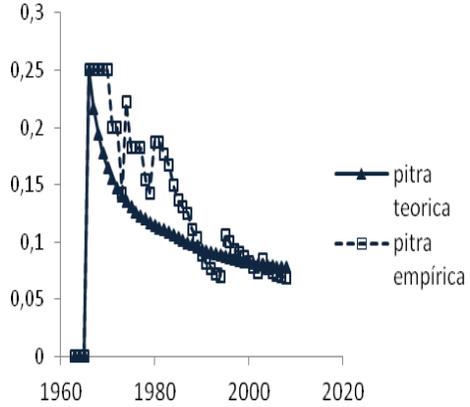


Figura 4. Barras transversales colonizadas por *S. fragilis*, produce atascos que retroalimentan la reproducción vegetativa por medio de tallos sobre el lecho pedregoso del río

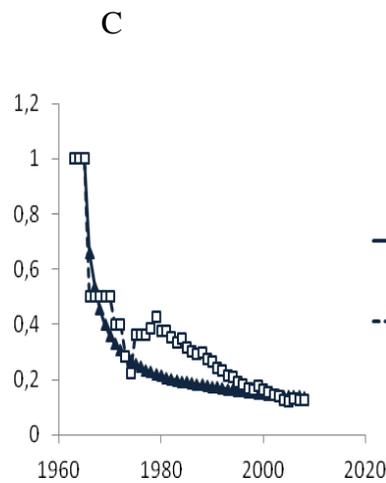
Los sauces expresan un crecimiento logístico típico con un ajuste a K entorno a 1995 al mismo tiempo que el sistema ingresa en un periodo incremento de disturbios de gran intensidad. El valor de r y s del modelo se corresponde con un conjunto de varios dominios de comportamientos dinámicos de la ecuación de May como funciones de los parámetros, que determina la respuesta no-lineal. Para un $r(\text{coihue})$ de 0,067, un $s(\text{pitra})$ de 0,047 y un $s(\text{maitén})$ de 0,029; para λ sauces de 2,57 y β en un rango de 1,47 – 1,18; el modelo explica la correlación empírica y teórica de los datos, que representa el espacio de fases en el que la diversificación del sistema impulsa su complejidad (Figura 2).



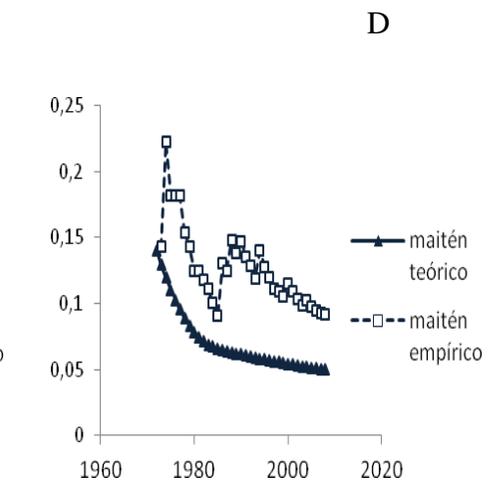
A



B



C



D

Figura 2. Los sauces poseen crecimientos logísticos típicos. Aunque las densidades de árboles nativos declinan en relación a sauces, se estabilizan en todos los casos en umbrales de densidad superiores a 0.05. (coeficientes de correlación entre curvas empíricas y teóricas: A) sauces=0,8354; B) pitras=0,8952; C) coihues=0,9433; D) maitenes=0,7631). Las correlaciones elevadas entre curvas avalan con datos empíricos las proyecciones teóricas del modelo.

A nivel de comunidad se produce un atractor en torno a densidades de sauces de 0.57 y de árboles nativos en su conjunto de 0.30. El sistema es estable, en el largo plazo sin riesgo de extinciones de árboles nativos (Figura 4).

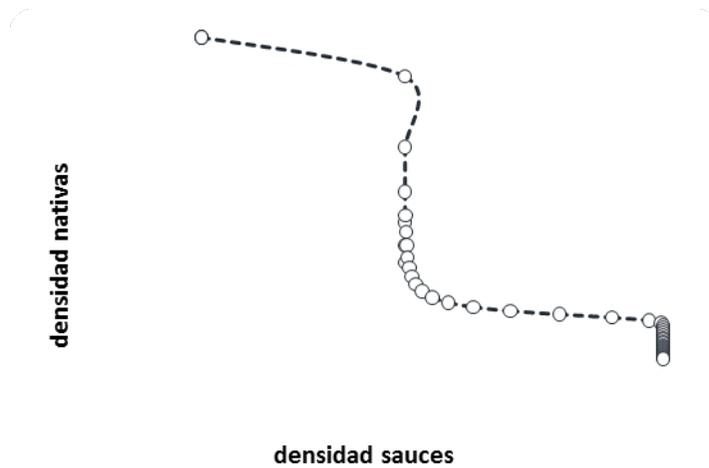


Figura 4. En el espacio de fases en el que se produce un atractor (0,57-0,30) en que densidades de sauces y árboles nativos se equilibran.

Conclusiones

Si bien la colonización dominante de *S. fragilis* restringe la diversidad de comunidades, estos bosques están acotados a zonas inestables, para las cuales no existen especies del acervo nativo con adaptaciones a condiciones riparias inestables. El pitral que se encuentra próximo al delta del Azul, es una formación de bosques pantanosos, propia de aguas lentas o de bajo escurrimiento. No existe en la ecorregión del bosque andino patagónico, vegetación original adaptada a aguas rápidas. Por eso, *S. fragilis* invade superficies inestables como pedreras y bancos de arena. Los ambientes riparios históricamente más estables en el frente de avance del delta sobre el lago, son ocupados por *M. exsucca* y *M. boaria*. Los sauces estabilizan bordes inestables y permiten la colonización de planicies, islas y albardones más estables, por árboles nativos. Las proyecciones del modelo a futuro evidencian en el espacio de fases un atractor estable de las densidades que permite inferir que no existen riesgos de extinción local a corto plazo. Las condiciones de *S. fragilis*, como especie bioingeniera, capaz de estabilizar superficies inestables, quedan confirmadas por los datos empíricos. La relación cooperativa va depender más del ingreso de disturbios recurrentes al sistema y el raleo de sauces que la propia capacidad biológica de la especie de competir con árboles nativos. El ajuste del modelo nos permite concluir que es posible una modelación de largo plazo, que permita monitorear la evolución del bosque ripario y anticipar medidas de conservación de especies y estabilidad de riberas.

References:

- Budde, K.B., Gallo, L.A.; Marchelli, P., Mosner, E., Liepelt, S., Ziegenhagen, B., Leyer, I., 2011. Wide spread invasion without sexual reproduction? A case study on European willows in Patagonia, Argentina. *Biol. Invasions*. 13:45–54
- Corenblit, D., Tabacchi, E., Steiger, J., Gurnell, A. 2007. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews* 84. 56–86
- Datri, L.A., Maddio, R., Faggi, A.M., Gallo, L.A., 2013. Bosques ribereños y su relación con regímenes hidrológicos en el norte patagónico. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes* 4(2): 245-259.
- Francis, R., Corenblit, D., Edwards, P. 2009. Perspectives on biogeomorphology, ecosystem engineering and self-organisation in island-braided fluvial ecosystems. *Aquatic Sciences* 71, 290 – 304
- Francis, R.A., Corenblit, D., Edwards, P.J., 2009. Perspectives on biogeomorphology, ecosystem engineering and self – organization in island - braided fluvial ecosystems. *Aquatic Sciences* 71, 290–304.
- Gurnell, A. 2014. Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes and Landforms*. 39, 4-25.
- Gurnell, A., Petts, G., 2006. Trees as riparian engineers: the Tagliamento River, Italy. *Earth Surface Processes and Landforms* 31, 1558–1574.
- Law, R., Murrell, D., Dieckmann, U. 2003. Population growth in space and time: spatial logistic equations. *Ecology*, 84(1), pp. 252–262
- May, R. (1976). *Modelos matemáticos simples con dinámicas complicadas*. Cambridge CB2 IST; Departamento de Biología, Universidad de Princeton, Princeton 08540
- 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.
- Momo, F.; Ure, J. (2009). Stability and fluctuations in a three species system: a plant with two very different pollinators. *Applied Ecology and Environmental Research* 7(4): 287-296
- Neiff, J.J. y Neiff, M. 2003. PULSO, software para análisis de fenómenos recurrentes. Dir. Nac. de Derecho de Autor N° 236164 (Argentina) Buenos Aires, 17 de febrero.
- Peters, R. (1983). *The Ecological Implications of Body Size*. 1st ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. Cambridge Books Online.
- Schauder, I., Moggridge, H. 2009. Vegetation and hydraulic-morphological interactions at the individual plant, patch and channel scale. *Aquatic Science* 71. 318 – 330.

Solé, R.; Bascompte, J. (2006). *Self-Organization in Complex Ecosystems*. Princeton University Press 1: 1-15.

Tabacchi, E., Planty-Tabacchi, A., M., Salinas, J., Decamps, H. 1996. Landscape structure and diversity in riparian plant communities: a longitudinal comparative study. *Regulated Rivers: Research& Management*. VOL: 12, 367-390.

Thomas, L.; Tölle, L; Ziegenhagen, B.; Leyer, I. (2012). Are Vegetative Reproduction Capacities the Cause of Widespread Invasion of Eurasian Salicaceae in Patagonian River Landscapes. *PLoS ONE* 7(12)