

Entre el orden y el caos: invasiones con dinámicas no lineales de sauces y álamos en el norte de la Patagonia

L. A. Datri^{1,2*}, A. M. Faggi² y L. A. Gallo³

¹Laboratorio de Investigaciones Ecológicas Norpatagónicas (LIEN – Universidad Nacional del Comahue. Buenos Aires 1400 – 8300 Neuquén Capital). ²Universidad de Flores, Facultad de Ingeniería. Buenos Aires. ³Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Bariloche

* Autor de correspondencia: leodatri@gmail.com

RESUMEN

¿Cómo es la dinámica de un paisaje ribereño, cuyos componentes no comparten una historia evolutiva común? Proponemos el estudio de las invasiones de salicáceas exóticas en los valles de los ríos Limay y Azul sobre la base de modelos matemáticos. La hipótesis de partida plantea que el proceso de sucesión vegetal interactúa con pulsos hidrológicos estocásticos que introducen disturbios. Se realizó un muestreo dendrogeomorfológico de árboles con el fin de estimar las tasas de reemplazo de árboles y su posición topográfica. Se modelaron dos sistemas multispecíficos de árboles ribereños, suponiendo que las probabilidades de transición de especies están afectadas por el disturbio (parámetro β). Los parámetros teóricos de los modelos se ajustaron a un conjunto de dominios de comportamientos dinámicos de la ecuación, que determinaron la respuesta no-lineal. De acuerdo al modelo del río Azul, los sauces muestran un crecimiento del tipo logístico con un ajuste asintótico hacia el año 1995, con frecuencias de disturbios relativamente altas. El modelo predice un bosque diverso de *Salix fragilis* colonizando superficies inestables, que facilita a *Nothofagus dombeyi*, *Austrocedrus chilensis* y *Myrceugenia exsucca*. Las trayectorias sucesionales obtenidas por el modelo del río Limay explican que *S. alba* y *Populus nigra* para un rango de disturbios bajos y densidades iniciales equitativas, experimentan crecimientos logísticos. El modelo sauce – álamo, aquí propuesto no plantea diferencias iniciales entre ambas especies, razón por la cual los álamos dominan rápidamente el sistema. Pero con un rango de disturbios elevados ambas densidades se reducen al punto que los bosques declinan prácticamente hasta su extinción en 75 años. Las capacidades de sauces y álamos como especies ingenieras configuraron neoecosistemas ribereños. El futuro de las especies nativas del paisaje ribereño queda abierto al devenir histórico entre orden y cambio.

Palabras clave: modelo no lineal, invasiones, Salicaceae, paisaje ribereños, Patagonia.

ABSTRACT

How are the dynamics of a riparian landscape, whose members do not share a common evolutionary history? We propose to study the invasion of exotic Salicaceae in the valleys of the Limay and Azul Rivers on the basis of mathematical models. The hypothesis suggests that the process of plant succession interacts with stochastic hydrological pulses which introduced disturbances. A sampling to estimate rates of tree replacement and topographical position was performed. Two multispecies systems of riparian trees were modeled assuming that the transition probabilities of species are affected by the disturbance (parameter β) from a logistic function. The theoretical model parameters were adjusted to a set of domains of dynamic behaviors of the equation that determined a non-linear response. According to the model of the Azul River, willows express a typical logistic growth with k adjustment towards the year 1995, with relatively high frequency disturbances. The model predicts a willow forest colonizing unstable substrates, facilitating the colonization of *Nothofagus dombeyi*, *Austrocedrus chilensis* and *Myrceugenia exsucca*. Successional trajectories obtained by the model of the Limay River explain that *S. alba* and *Populus nigra* experience a typical logistic growth for a range of disturbances and equitable low initial densities. The willow - poplar model proposed here poses no basic differences between the two species that is why poplars dominate the system quickly. But with a range of high disturbances both densities are reduced to the point that the structures of forest decline almost to extinction in 75 years. The capabilities of willows and poplars as engineers configured riparian neo-ecosystems. The future of the native species of the riparian landscape is open to historical development between order and change.

Keywords: nonlinear model, Salicaceae, invasions, riverine landscape, Patagonia.

INTRODUCCIÓN

En la Patagonia Argentina se han extendido en las últimas décadas a lo largo de los cursos de agua de montañas y estepas, diversas especies de salicáceas euroasiáticas (Thomas y Leyer, 2014; Thomas et al., 2012). Aprovechando su

capacidad de propagarse sexual y vegetativamente, los sauces podrían competir con plantas nativas de planicies de inundación, como árboles nativos dispersos (*Austrocedrus chilensis*, *Nothofagus dombeyi* y *Luma apiculata*), maitenales (*Maytenus boaria*) y pitrantos (*Myrceugenia exsucca*). Los álamos, por su parte, compiten con

el sauce criollo (*Salix humboldtiana*), que es la única especie de sauce nativo de las riberas de la Patagonia árida (Thomas et al., 2015; Budde et al., 2011). Al mismo tiempo, son facilitados por la amplia capacidad de colonizar superficies inestables y autoorganizar complejos biogeomorfológicos sobre las planicies inundables (Pasquale et al., 2014; Moggridge y Gurnell, 2009; Francis et al., 2009; Gurnell y Petts, 2006; Gurnell, 2014). Sobre este aspecto, la atención está dirigida a la relación entre la sucesión vegetal y los disturbios, como insumos necesarios para vincular la investigación con la gestión de la restauración (Gurnell, 2014; Perona et al., 2009; Tockner et al., 2003).

El modelado en ecología generalmente se reduce a unas pocas especies en interacción (Momo y Ure, 2009) y sin implicar al espacio. A otras escalas en cambio a partir de la década del 70 se desarrollaron buenas aproximaciones sobre la base de modelos matemáticos, las teorías del caos y la complejidad (Peng et al., 2010; Solé y Bascompte, 2006; Law et al., 2003, Horn, 1975; May, 1976). Los modelos de sucesión en ecosistemas ribereños han adquirido relevancia en los últimos años y cuentan ya con experiencias que han permitido cotejar las evaluaciones teóricas con una abundante cantidad de información empírica de diferentes regiones del mundo (Gurnell, 2014; Ballesteros et al., 2011; Perona et al., 2009; Tabacchi et al., 1996). En Patagonia, la regulación de los caudales del río Limay desde el ingreso en operaciones de la represa de El Chocón (1971), trajo aparejado un cambio en las trayectorias de sucesión vegetal de la planicie inundable. El río Limay cuenta con cinco represas destinadas a la generación

hidroeléctrica, y sus caudales fluctuaron atenuando la recurrencia y la intensidad de los pulsos hidrológicos de los últimos 15 años (Datri et al., 2013). El río Azul en cambio, es un río de régimen natural sin reguladores naturales ni artificiales. De esta manera se evalúan dos sistemas diferenciados de pulsos hidrológicos que introducen disturbios recurrentes y variables sobre la vegetación introducida y sus relaciones interespecíficas.

El objetivo de este estudio es contribuir a una mejor explicación de los factores que regulan la invasión de salicáceas en las planicies de inundación de los ríos del norte de la Patagonia. La investigación de un sistema complejo como el bosque ribereño nos plantea los siguientes interrogantes:

a) ¿Se puede modelar un paisaje ribereño que se autoorganiza, en función de disturbios estocásticos e invasiones que se ajustan a densidades arbóreas?

b) Si sauces y álamos son especies ingenieras, ¿cuáles son los umbrales de densidad y disturbios a partir de los cuales se articulan y configuran parches estables?

La hipótesis de partida plantea que el proceso de sucesión vegetal interactúa con pulsos hidrológicos estocásticos que introducen disturbios. A los fines de explicar estas relaciones, se desarrolló un modelo matemático basado en un sistema multiespecies de árboles con empleo y ajustes de las ecuaciones y parámetros de May (1976) y los estudios de sucesión forestal de Horn (1975), con matrices de transiciones de especies arbóreas (Perona et al., 2009; Sebert-Cuvillier et al., 2007; Corenblit et al., 2007; Tabacchi et al., 1996).

Tabla1. Parámetros del modelo y funciones de las variables seleccionadas.

Módulo	Funciones
Matriz de transiciones	Establece las probabilidades de árboles maduros por especies arbóreas del sotobosque.
Parámetro β	Introduce un factor de disturbio con efecto de disminución de plantas producido por la magnitud y frecuencia de las crecidas.
Parámetro λ	Tasa de crecimiento intrínseco estimado por el propio modelo en función de las probabilidades de reemplazo y el efecto de β
Probabilidad p	Probabilidad de recurrencia de disturbios (cota +1,4 m en Limay; caudal +186 m ³ /s en Azul)
Densidad total de plantas	Factor de estabilización de geoformas ribereñas

MATERIALES Y MÉTODOS

El modelo construido se basa en diversas funciones que lo hacen dinámico mediante el empleo de sucesiones y retrogresiones en respuesta a parámetros físicos. Se divide en cinco módulos definidos por las variables correspondientes a los procesos evaluados: la probabilidad de reemplazo, el efecto de disturbios producidos por las inundaciones, la tasa intrínseca de crecimiento por especie, la densidad total de plantas y la probabilidad de disturbio (Tabla 1).

Se realizó un muestreo dendrocronológico de 105 árboles en el río Limay y 85 en el río Azul. Con la información obtenida se construyó un sistema multiespecies de árboles ribereños, suponiendo que las probabilidades de transición están afectadas por el disturbio en el tiempo. De acuerdo al modelo diseñado, parte de la ecuación:

$$X_{t+1} = F(x_t) \quad (1)$$

(1) explica que la población se reproduce en intervalos discretos de tiempo, que en este caso son n años. En términos ecológicos $F(x)$ representa la densidad dependiente, al tiempo que matemáticamente es la no-linealidad. También tiene la propiedad de que $F(0) = 0$; $F(x)$ incrementa como x en el rango $0 < x < A$; con $F(x)$ alcanza máximo valor en $x = A$ y $F(x)$ decrece, como x incrementa más allá de $x = A$. Como $F(x)$ contendrá más parámetros con un significado ecológico, en este caso adoptamos la ecuación:

$$X_{t+1} = \lambda * X_t * (1 - x_t) \quad (2)$$

donde λ es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional; x requiere para permanecer en $0 < x < 1$ algunas características como no exceder la unidad para evitar que en sucesivas iteraciones pueda divergir a $-\infty$ que implicaría la extinción de la población. De la misma manera que $1 < \lambda < 4$. A los fines de establecer un modelo representativo del crecimiento oportunista de sauces y álamos sobre superficies afectadas por el disturbio frecuente, a la ecuación (2) se la ajustó a un parámetro (β) que regula el crecimiento de la población inicial, establecido por el régimen hidrológico:

$$X_{t+1} = x_t^\beta * [\lambda * (1 - x_t)] \quad (3)$$

El parámetro β es un factor de disturbio que regula la densidad intergeneracional de especies, establecido por la densidad total (dt) de la

comunidad y la probabilidad de disturbio (p). Se construyó β asumiendo que a mayor densidad, menor es el efecto de disturbio. La expresión algebraica que permitió estimar β intergeneracional es:

$$\beta = 1 / (dt * a - b) + p \quad (4)$$

donde, dt es la densidad total de plantas de la comunidad, a (3,7411) y b (-0,7076) son constantes y p , la probabilidad de disturbios. Densidades bajas (0,3) y altas (0,9), asumidas como constantes en el tiempo, permitieron validar el funcionamiento del parámetro de manera que los efectos de disturbios se reducen a p bajos (si $dt = 1$; $p < 1$; β se mantiene bajo y con $dt < 1$; $p = 1$, β tiende a aumentar) (Fig. 1).

A los fines de establecer las probabilidades de reemplazo (p_r) se diseñó una matriz de transiciones para las especies arbóreas que se asociaron a la función (3).

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

Los datos de pulsos de crecidas fueron comparados con las evoluciones históricas de árboles con empleo del programa PULSO, a partir de información hidrológica y dendrocronológica (Casco et al., 2005).

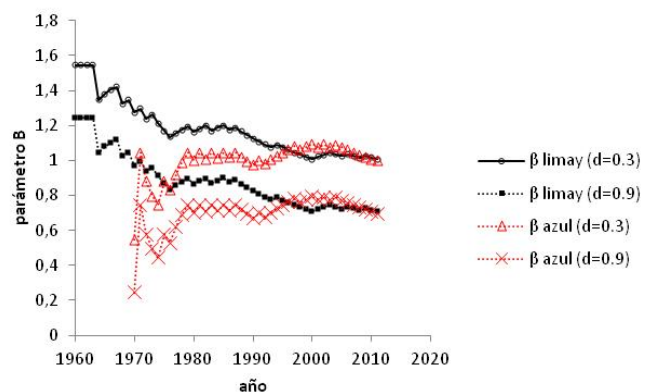


Figura 1. Evolución de los parámetros β , para densidad total de 0,9 y densidad baja de 0,3; sobre probabilidades anuales fluctuantes sobre datos de crecidas (+1,4) del río Limay producidos entre 1960 – 2011 ($a=3,7411$; $b= -0,7076$); y para densidad total de 0,9 y densidad baja de 0.3, sobre probabilidades anuales fluctuantes sobre datos de crecidas del río Azul producidos entre 1970 – 2012 ($a=3,7411$; $b= -0.7076$).

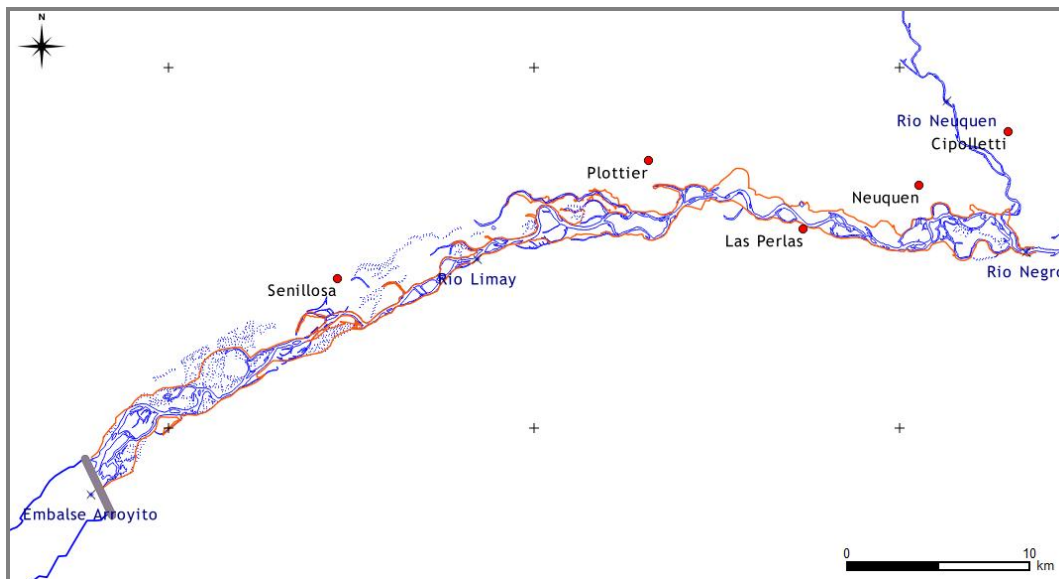


Figura 2. Área de estudio en la planicie de inundación del tramo inferior del río Limay.

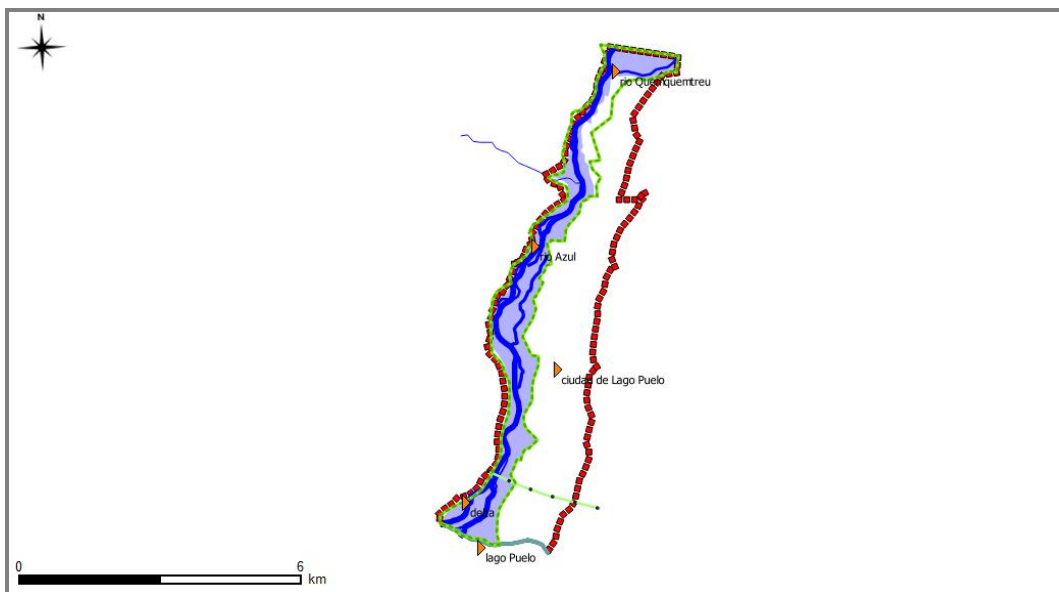


Figura 3. Área de estudio en la planicie de inundación del tramo inferior del río Azul.

Áreas de estudio: Las áreas de estudio comprenden las planicies de inundación de los ríos Limay y Azul. El río Limay está regulado en las nacientes por 16 lagos glaciares y aguas abajo por un sistema de cinco represas hidroeléctricas (Fig. 2). El área corresponde a 50 km del tramo inferior de estepa arbustiva. El río Azul, de régimen natural, posee un ciclo estacional pluvionival de descarga de fusión de

hielo directamente al cauce. En su tramo inferior se ubica en el bosque andino patagónico (Fig. 3).

RESULTADOS

El crecimiento de *S. fragilis* sobre la planicie de inundación del río Azul se asocia a períodos de alta frecuencia de inundación. Sobre el final del período las frecuencias se mantienen altas, por encima de 186 m³/s y períodos más extensos de

inundación (Fig. 4). Se obtuvieron curvas teóricas empíricas con $p=0,60$.
 de crecimiento con un buen ajuste a las curvas

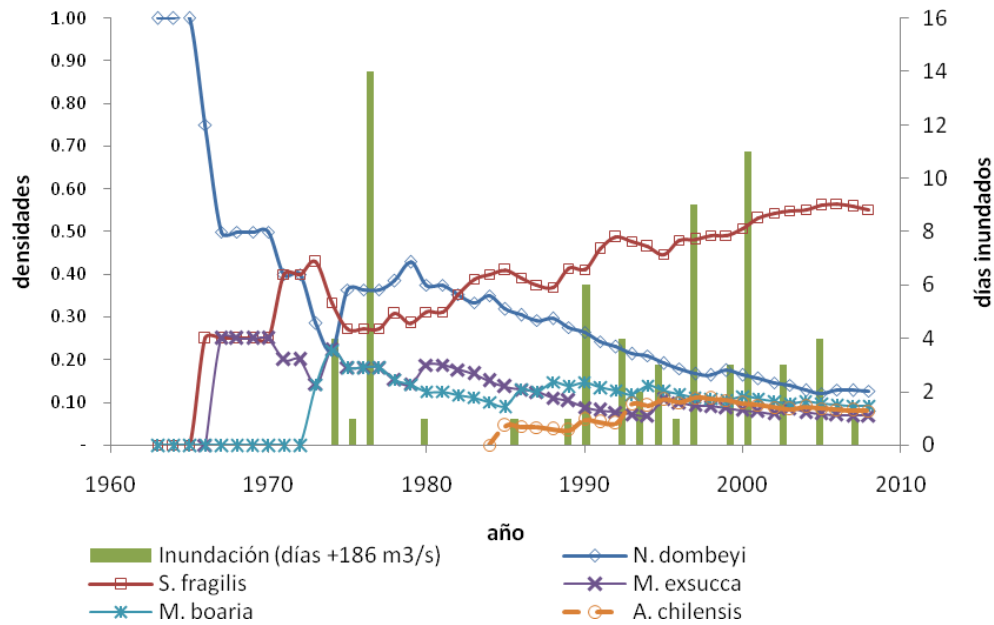


Figura 4. Evolución de las especies de árboles del bosque ribereño del río Azul (1966 – 2008) y su relación con pulsos de crecidas superiores a 186 m³/s.

Las densidades de árboles nativos totales se incrementan junto a *S. fragilis*. *M. boaria* y *A. chilensis* experimentan un incremento de las densidades en el tiempo. *Nothofagus dombeyi* y *M. exsucca* se reducen al ritmo del crecimiento de

saucos pero se estabilizan en menos de un siglo (Fig. 5A). En el espacio de fases en el que se produce la sucesión vegetal de plantas nativas y saucos, las densidades se estabilizan (saucos: 0,42; nativos: 0,48) (Fig. 5B).

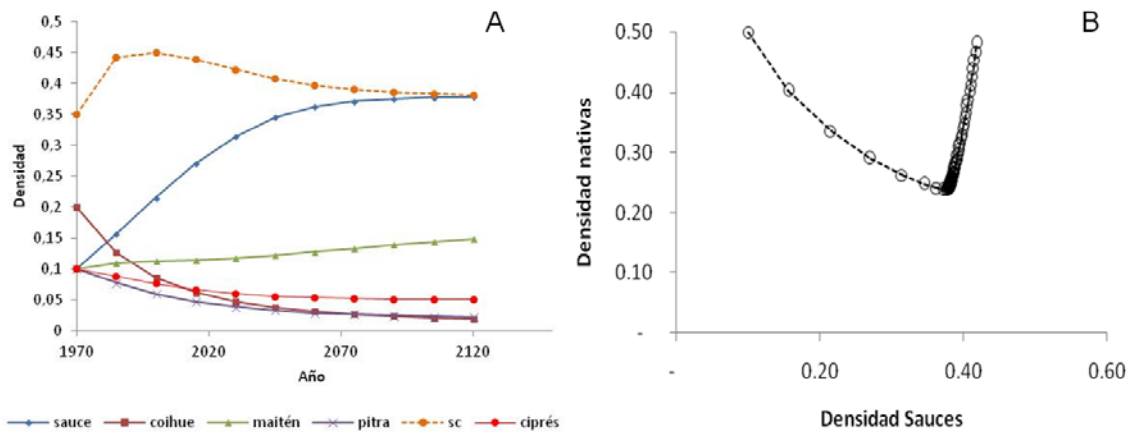


Figura 5. (A) Modelo de crecimiento de árboles del bosque ribereño del río Azul (densidades iniciales de saucos: 0,20 – $\lambda=1,1449$; coihue: 0,1 – $\lambda=3,57$; pitra: 0,1 – $\lambda=3,57$; maitén: 0,1 – $\lambda=1,02$; ciprés: 0,1 – $\lambda=1,1$ ($p=0,60$); sc: sin cobertura). (B) Espacio de fases en el que se produce un atractor (0,42-0,48) donde densidades de saucos y árboles nativos se equilibran a largo plazo en el río Azul.

Los registros hidrológicos del Limay muestran dos regímenes de pulsos superiores a 1290 m³/s

(altura=1,4 m). El primero de alta recurrencia entre los inicios de operaciones de El Chocón

(1971) y Arroyito (1980). El segundo, menos frecuente sobre el final del período, con menos días de inundación. Asociado al segundo período se observan incrementos de las densidades de árboles de la especie *Populus nigra* que van de densidades de 0,1 a 0,29. En un período de tres

años de amplitud entre pulsos, la densidad de *P. nigra* a partir de 2006 supera a las densidades de *S. alba*. A partir de la reducción de la frecuencia de pulsos que se inicia en 1988 se producen descensos graduales de las densidades de *S. alba*, *S. humboldtiana* y *P. deltoides* (Fig. 6).

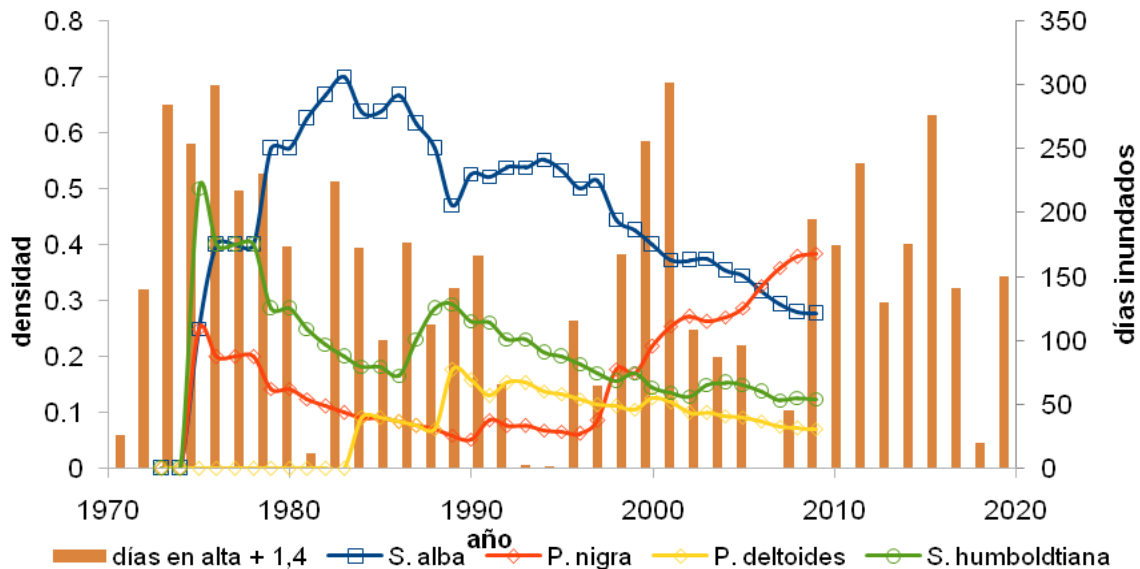


Figura 6. Evolución de las especies de árboles del bosque ribereño del río Limay (1970 – 2009) y su relación con pulsos de crecidas superiores a 1290 m³/s (altura = 1,4 m).

Los modelos del Limay se diseñaron para probabilidades de disturbio altas obtenidas de inundaciones producidas entre 1960 a 1980 ($p=0,84$) y bajas del período regulado por las represas ($p=0,49$). El modelo de probabilidad baja muestra un crecimiento exponencial de *P. nigra* y una oscilación de *S. alba*. *P. nigra* es rápidamente la especie dominante y *S. humboldtiana* se reduce sin alcanzar la extinción local (Fig. 7A).

En el espacio de fases en que se relacionan sauces y álamos, las densidades se compensan en el largo plazo (sauce: 0,40; álamos: 0,56) (Fig. 7B).

En el modelo de probabilidad alta de disturbios, las especies se extinguen localmente en un período de 75 años (densidades iniciales de *S. alba*: 0,35 – $\lambda=1,55$; *P. nigra*: 0,125 – $\lambda=1,12$; *S. humboldtiana*: 0,125 – $\lambda=1,2$; *P. deltoides*: 0,125 – $\lambda=1,20$; $p=0,84$).

DISCUSIÓN

Las dinámicas de los paisajes ribereños son favorables a las invasiones biológicas y la

distribución de especies a través de corredores fluviales. Las interfaces entre los ecosistemas acuáticos y terrestres configuran el hábitat propicio a muchas especies adventicias, dependiendo de las fluctuaciones y la regularidad de los extremos húmedos y secos del régimen hidrológico. Si bien los atributos espaciales determinan buena parte del proceso invasivo, existe una interrelación a partir de la cual el régimen hidrológico y las características ecofisiológicas de plantas nativas de toda la región, liberan espacios y en consecuencia nichos ecológicos para especies oportunistas. Sauce y álamos introducidos desde fines del siglo XIX, colonizan principalmente espacios abiertos, donde los ríos inundan recurrentemente. Y estas especies a su vez avanzan, promoviendo nuevas estructuras y relaciones bióticas en donde no existían estructuras boscosas (Datri et al., 2013). Los modelos espaciales hasta aquí explican parcialmente el proceso de distribución y el cambio en la matriz. Pero hacen falta modelos que puedan representar las transiciones en

función de atributos del paisaje conferidos por las densidades de árboles y el efecto del disturbio a

distintas frecuencias e intensidades.

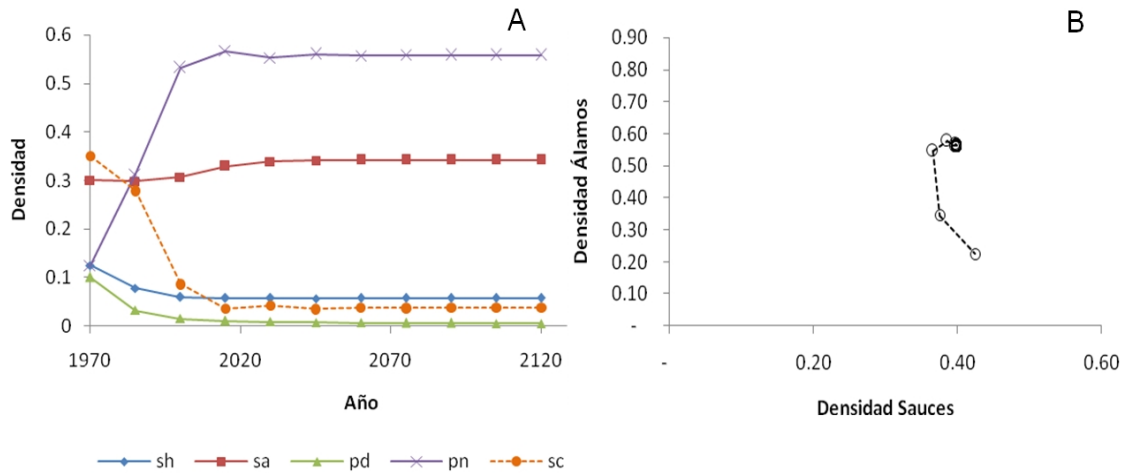


Figura 7. (A) Modelo de crecimiento de árboles del bosque ribereño del río Limay (densidades iniciales de *S. alba*: 0,35 – $\lambda=1,55$; *P. nigra*: 0,125 – $\lambda=1,12$; *S. humboldtiana*: 0,125 – $\lambda=1,2$; *P. deltoides*: 0,125 – $\lambda=1,20$ ($p=0,49$). (B) Espacio de fases en el que se produce un atractor (0,40-0,56) donde densidades de sauces y álamos se equilibran a largo plazo en el río Limay.

El mecanismo por el cual *S. fragilis* se propaga inicialmente en el lecho del río Azul, es por acumulación de ramas en pliegues de la superficie del suelo (Gurnell, 2014), entre arbustos y árboles nativos dispersos, que favorecen su acumulación y reproducción vegetativa. Una vez instaladas avanzan sobre superficies activas de inundación para las cuales no existen plantas nativas capaces de colonizar sustratos emergentes e inestables. Luego estabiliza bordes inestables y libera superficies del disturbio frecuente sobre la planicie inundable. Los cambios no lineales en salicáceas afectadas por el disturbio, favorecen o afectan al crecimiento de otros árboles, estableciendo así las reglas de cooperación o competencia.

En cambio sobre el río Limay se estructura un mosaico heterogéneo de parches de bosques ribereños con incremento de *P. nigra*. La dispersión de sauces primero y álamos después se asocia a eventos de sequía más que a inundaciones prolongadas (Moggridge y Gurnell, 2009; Gurnell, 2014). Cada bajante liberó superficies que fueron colonizadas por álamos sobre el mismo lecho del río. La configuración de una estructura variada de salicáceas exóticas y *S. humboldtiana*, se consolidó en la medida que la frecuencia de disturbios fue atenuada por el ingreso en operaciones de las represas hidroeléctricas. Una recurrencia de disturbios mayor a sie-

te años, promueve nuevas especies (álamos) e incrementa la riqueza específica de plantas leñosas.

La dinámica de un río establecida a partir de pulsos estocásticos de crecidas o de regulación de caudales, promueve cambios en distintos órdenes y escalas. Existen diversas hipótesis que vinculan las invasiones de plantas leñosas a la regulación de inundaciones (Mortenson y Weisberg, 2010; Stokes y Cunningham, 2006; Greet et al., 2013) y a fluctuaciones estocásticas de caudales (Caruso et al., 2013). Todas ellas coinciden en afirmar que el proceso de sucesión vegetal como las invasiones, quedan definidas por las dinámicas que obedecen a las variaciones de caudal con independencia del origen de los cambios. Por otro lado, tanto la regulación como los impactos humanos, definen las trayectorias de la sucesión sobre las planicies de inundación (Gurnell, 2014; Tockner et al., 2003). En todos los casos, las variaciones del régimen hidrológico implican directa o indirectamente una trayectoria sucesional, con una composición de vegetación y de árboles específica (Corenblit et al., 2007).

La sucesión dirigida por distintas especies de salicáceas está relacionada a la adaptabilidad de las especies al régimen fluvial, la doble vía de reproducción sexual y asexual y el rápido crecimiento (Gurnell, 2014; Karrenberg et al., 2002). Los estudios en el río Tagliamento expli-

can que los sauces tienen alta capacidad clonal en relación a los álamos (Moggridge y Gurnell, 2009; Gurnell, 2014; Karrenberg et al., 2002) con propiedades ingenieriles de estructuración de ecosistemas (Francis et al., 2009; Gurnell y Petts, 2006). Esto facilita el asentamiento inicial de ramas de sauces y formación de atascos en topografías sobreelevadas, que estructuran los primeros parches de vegetación arbustiva (Karrenberg et al., 2003b; Gurnell et al., 2000). El desarrollo de dosel facilita a especies de diversos grupos funcionales y consolida superficies en islas y planicies inundables (Francis et al., 2009; Gurnell y Petts, 2006). El mismo proceso facilita el asentamiento de semillas y la reproducción sexual de álamos en etapas posteriores (Moggridge y Gurnell, 2009). En Patagonia, el proceso sigue las etapas de sucesión propias de ríos de donde son originarias las especies invasoras. Pero el régimen hidrológico del Limay, en el contexto árido del tramo medio e inferior, y la presencia de una especie de sauce nativo (*S. humboldtiana*) requiere una explicación más local. La integración de distintos modelos es el resultado de una aproximación a escenarios de sucesión que contempló las variables biológicas e hidrológicas del sistema que estudiamos. Perona et al. (2009) propone modelos ecohidrológicos que analizan la sucesión en el río Maggia (Suiza) desde la perspectiva de complejidad que implican los procesos estocásticos que dirigen la evolución de la vegetación ribereña. En este sentido nuestro modelo, al igual que Perona et al. (2009) y Sebert-Cuvillier (2007) para otro tipo de bosques, buscan una representación de escenarios en los que se pueda vislumbrar las trayectorias sucesionales dirigidas por las especies de Salicáceas más abundantes, relacionadas con el proceso histórico y las dinámicas biomorfo genéticas establecidas por el régimen hidrológico. En este sentido los parámetros diseñados como β y λ , presentan los atributos propios del sistema abordado y se ajustan a sus dinámicas condicionados por características hidrológicas y biológicas del bosque ribereño del Limay.

Las trayectorias sucesionales obtenidas por nuestro modelo explican la dinámica de cambios esperables en el sistema, sobre la base de la historia ecohidrológica del Limay y su comunidad ribereña. Las trayectorias seguidas por *S. alba* y *P. nigra* para un rango de β bajos (estimado con

$p=0,49$) y densidades iniciales equitativas (0,20), experimentan crecimientos logísticos típicos. Si bien el crecimiento de *P. nigra* en el mismo modelo sobrepasa inicialmente el desarrollo de *S. alba* en las cuatro primeras generaciones, ésta se estabiliza por debajo de los sauces. El modelo sauce – álamo, aquí propuesto no plantea diferencias iniciales entre ambas especies, razón por la cual los álamos dominan rápidamente el sistema. Pero con un rango de β elevado (definido por $p=0,84$) ambas densidades se reducen al punto que con semejante nivel de disturbio, el sistema ribereño declina prácticamente hasta su extinción en 75 años. Para observar un proceso de facilitación de sauces hacia los álamos como indica la literatura (Moggridge y Gurnell, 2009), el modelo con parámetros β fluctuantes y tasas de crecimiento intrínsecos (λ) relativamente altos, presenta oscilaciones a lo largo de varias generaciones.

El modelo teórico sauce – álamo con un rango de β altos y λ relativamente elevados, expresa trayectorias cercanas a las empíricas hasta la tercera generación. Las tasas intrínsecas de crecimiento biológico presentan una divergencia sustancial con las transiciones establecidas con información de campo. El hecho se relaciona a que los árboles jóvenes del sotobosque están sujetos más allá del disturbio hidrológico, a otras condiciones impuestas por el propio parche de vegetación. A nivel del sotobosque operan agentes endógenos como competencia, fototropismo, microclima y depredación. Debido a estas condiciones las transiciones son insuficientes como modelo explicativo de reemplazo, aunque brinda información fundamental para saber cuáles son las especies con mayores posibilidades de reemplazar a los individuos maduros. En este sentido, nuestro parámetro λ opera como un factor de compensación y sobre todo como una unidad de información sobre el potencial adaptativo, funcional a la capacidad de competir (transiciones) y de compensar las pérdidas por ingreso de disturbio. Futuras investigaciones sobre dinámicas a nivel de parches de vegetación ribereña (estados, transiciones, enraizamiento, reproducción) podrán aportar mayor información en cuanto a las variables que definen las probabilidades de establecimiento y crecimiento por especies. En este estudio fueron necesarios parámetros λ más altos para *S. humboldtiana* y *P. deltoides*, para

mantener densidades aproximadas a las empíricas. Mientras que *P. nigra* quedó mejor representada por las transiciones obtenidas de la matriz y tasas de crecimiento muy bajas ($\lambda=1,07$). En este sentido, nuestro modelo aporta información fundamental para establecer un pronóstico orientativo del futuro de ambas especies y el riesgo de extinción local. Constituye una herramienta con implicancias en la gestión de restauración, monitoreo y conservación de la naturaleza.

De acuerdo al modelo de crecimiento de árboles del bosque ribereño del río Azul (densidades iniciales de sauces: $0,20-\lambda=1,1449$; coihue: $0,1-\lambda=3,57$; pitra: $0,1-\lambda=3,57$; maitén: $0,1-\lambda=1,02$; ciprés: $0,1-\lambda=1,1$ ($p=0,60$); los sauces se incrementan al ritmo que descienden las superficies desprovistas de vegetación. *M. boaria* inclusive muestra un incremento de densidad. Si bien las densidades del resto de las especies de árboles decrecen, lo hacen en función de un incremento de las frecuencias absolutas de individuos, pero más baja en relación a sauces. Debido a la estructura comunitaria más compleja de este bosque ribereño, un sistema de funciones de crecimiento de nativas del tipo;

Para poblaciones de coihues pioneros:

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

Para pitras y maitenes:

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

asociadas a la función logística en *S. fragilis* explica en forma más ajustada las relaciones establecidas en los crecimientos. En el espacio de fases de este modelo (Datri et al., 2015) sauces y nativas se compensan en densidades relativamente altas para bosques ribereños (Fig. 10).

Por esta razón una evaluación comunitaria configurada por árboles de madera blanda (sauces) y duras (coihues, cipreses y maitén), es mejor explicada por un ajuste de la función logística de estas últimas al desarrollo de sauces, en superficies inestables. Esta versión tomada de modelos de coevolución entre polinizadores de distintas tallas y plantas, permitió no solo un buen ajuste de los datos teóricos y empíricos, sino también de la dinámica comunitaria regulada por el disturbio (Momo y Ure, 2009; Datri et al., 2015). El patrón de dispersión de especies sobre la planicie de inundación de un río comprende una medida de la escala de los procesos espaciales y temporales. La relación entre la sucesión vegetal

y los disturbios introducidos por el régimen fluvial explican la dinámica de estos procesos. Los cambios morfodinámicos en relación a las interacciones entre el río y su vegetación ribereña (Francis et al., 2009; Corenblit et al., 2007) definen la complejidad y la magnitud de los procesos sobre la planicie inundable. En consecuencia, el abordaje experimental es dificultoso en el mediano y largo plazo, debido a las fluctuaciones a escalas mayores que operan a lo largo del tiempo (Perona et al., 2009). Por esta razón el modelado de los procesos sobre planicies inundables es una herramienta esencial para la comprensión de los procesos morfo-dinámicos y sucesionales y un insumo necesario para vincular la investigación con la gestión de la restauración (Sebert-Cuvillier et al., 2007; Tock-ner et al., 2003).

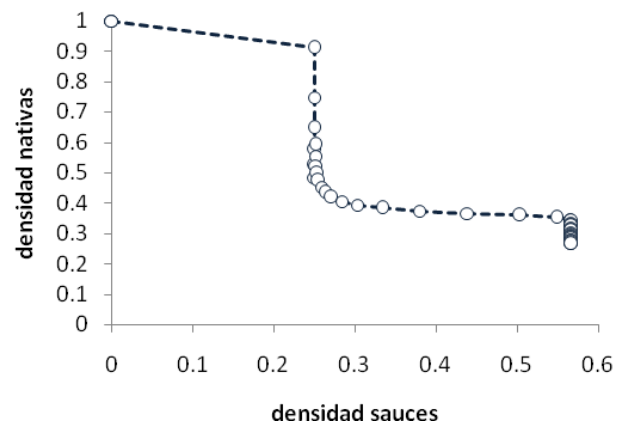


Figura 10. Espacio de fases en el que se produce un atractor (0,57-0,30) donde densidades de sauces y árboles nativos se equilibran en el largo plazo en el río Azul (Datri et al., 2015).

El modelado de procesos de sucesión forestal en base a transiciones de clases etarias de árboles del bosque, permite estimar y monitorear posteriormente tareas de restauración (Horn, 1975). Sin embargo los modelos de Horn (1975) excluyen la historia que transita el árbol maduro y su potencial reemplazante. En nuestro caso el proceso de reemplazo está condicionado por el régimen de disturbios hidrológicos y las posibilidades de anclaje de las raíces (Karrenberg et al., 2003a). También desde la perspectiva de diseño de ecuaciones logísticas de May (1976) y el tratamiento individual de Law et al. (2003) como el propio May considera, es limitado y sus aplicaciones conllevan en el futuro tratamientos más

específicos de los datos ecológicos. Los modelos, entonces, establecen sistemas de referencia que pueden retrolimentarse con la experiencia de restauración y la experimentación (Peng et al., 2010; Perona et al., 2009). La posibilidad de formar escenarios de sucesión es el camino seguido en este trabajo, por lo que promovemos el análisis de los caminos divergentes de procesos y la formulación de distintas opciones de manejo.

CONCLUSIONES

El bosque ribereño opera como sensor de los cambios a nivel de la cuenca. Las probabilidades de cambio en las trayectorias sucesionales del bosque ribereño quedan condicionadas por la fluctuación y principalmente por la atenuación de los disturbios producidos por la regulación de caudales. Pero si sincrónicamente se producen cambios en la vegetación a escala del valle que introducen nuevas especies exóticas, los cambios de trayectorias introducen caos en el sistema. El hecho conlleva a un reordenamiento de las relaciones interespecíficas que en principio son equilibradas por el disturbio hidrológico, pero de acuerdo a la capacidad de la especie invasora, reestructuran también todo el sistema.

Los modelos basados en funciones matemáticas no lineales demostraron ser viables como recurso de análisis y predicción de la dinámica del paisaje ribereño. La información nos permite inferir que la persistencia de bosques nativos ribereños depende más del régimen de disturbios que de la invasión de distintas especies de salicáceas. Las habilidades bioingenieriles de *Salix* sp., han facilitado la dispersión de *N. dombeyi*, *M. boaria* y *A. chilensis* y mantienen sus densidades en el tiempo por estabilización de riberas del río Azul. En el Limay *S. humboldtiana* queda comprendido en el mismo proceso en el que *P. nigra* compite con éxito favorecido por la regulación de pulsos hidrológicos. En estos últimos casos la dinámica del bosque de salicáceas exóticas, queda regulado en el rango de fluctuaciones de pulsos estocásticos de baja frecuencia y gran magnitud y caudales atenuados más regulares.

AGRADECIMIENTOS

Al ingeniero Mariano Amadío de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Nacional del Comahue, por la revisión del modelo.

BIBLIOGRAFÍA

- Ballesteros, J.A., J.M. Bodoque, A. Díez-Herrero, M. Sanchez-Silva, M. Stoffel. 2011. Calibration of floodplain roughness and estimation of flood discharge based on tree-ring evidence and hydraulic modeling. *Journal of Hydrology* 403: 103–115.
- Budde, K.B., L.A. Gallo, P. Marchelli, E. Mosner, S. Liepelt, B. Ziegenhagen, I. Leyer. 2011. Wide spread invasion without sexual reproduction? A case study on European willows in Patagonia, Argentina. *Biological Invasions*. 13:45–54.
- Caruso, B., L. Edmondson, C. Pithie. 2013. Braided river flow and invasive vegetation dynamics in the Southern Alps, New Zealand. *Environmental Management*. 52:1–18.
- Casco, S., M. Neiff, J. Neiff. 2005. Biodiversidad en ríos del litoral fluvial. Utilidad del software PULSO. *INSUGEO, Miscelánea* 14:105-120.
- Corenblit, D., E. Tabacchi, J. Steiger, A. Gurnell. 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., R. Maddio, A.M. Faggi, L.A. Gallo. 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.
- Datri, L.A., A.M. Faggi, L.A. Gallo. 2015. Modelo de invasión no lineal y funciones bioingenieras de sauce fragilis en Patagonia (Argentina). *European Scientific Journals* 1:265-272.
- Francis, R., D. Corenblit, P. Edwards. 2009. Perspectives on biogeomorphology, ecosystem engineering and self-organisation in island-braided fluvial ecosystems. *Aquatic Sciences* 71:290–304.
- Greet, J., R. Cousens, J. Webb. 2013. More exotic and fewer native plant species: riverine vegetation patterns associated with altered seasonal flow patterns. *River Research and Applications*. 29:686–706.
- Gurnell, A. 2014. Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes and Landforms*.39:4-25.
- Gurnell, A., G. Petts. 2006. Trees as riparian engineers: The Tagliamento River, Italy. *Earth Surface Processes and Landforms* 31:1558–1574.
- Gurnell, A., G. Petts, D. Hannah, B. Smith, P. Edwards, J. Kollmann, J. Ward, K. Tockner. 2000. Wood storage within the active zone of a

- large European gravel-bed river. *Geomorphology* 34:55–72.
- Horn, H. 1975. Forest succession. *Scientific American*. 232:90-98.
- Karrenberg, S., P.J. Edwards, J. Kollmann. 2002. The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47:733–748.
- Karrenberg, S., S. Blaser, J. Kollmann, T. Speck, P. Edwards. 2003a. Root anchorage of saplings and cuttings of woody pioneer species in a riparian environment. *Functional Ecology* 17:170–177.
- Karrenberg, S., J. Kollmann, P.J. Edwards, A.M. Gurnell, G.E. Petts. 2003b. Patterns in woody vegetation along the active zone of a near-natural Alpine river. *Basic Applied Ecology* 4:157–166.
- Law, R., D. Murrell, U. Dieckmann. 2003. Population growth in space and time: spatial logistic equations. *Ecology* 84(1):252–262.
- May, R. 1976. Modelos matemáticos simples con dinámicas complicadas. Cambridge CB2 IST; Departamento de Biología, Universidad de Princeton, Princeton
- Moggridge, H.L., A.M. Gurnell. 2009. Controls on the sexual and asexual regeneration of Salicaceae along a highly dynamic, braided river system. *Aquatic Sciences* 71:305–317.
- Momo F., J. Ure. 2009. Stability and fluctuation in a three species system: a plant with two very different pollinators. *Applied Ecology and Environmental Research* 7(4):287-296.
- Mortenson, S., P. Weisberg. 2010. Does river regulation increase the dominance of invasive woody species in riparian landscapes? *Global Ecology and Biogeography*. 19:562–574.
- Pasquale, N., P. Perona, R. Francis, P. Burlando. 2014. Above-ground and below-ground *Salix* dynamics in response to river processes. *Hydrological Processes* 28:5189-5203.
- Perona, P., C. Camporeale, E. Perucca, M. Savina, P. Molnar, P. Burlando, L. Ridolfi. 2009. Modelling river and riparian vegetation interactions and related importance for sustainable ecosystem management. *Aquatic Science* 71:266–278.
- Sebert-Cuvillier, E., F. Paccautb, O. Chabrierie, P. Endelsa, O. Goubetb, G. Decocqa. 2007. Local population dynamics of an invasive tree species with a complex life-history cycle: A stochastic matrix model. *Ecological Modelling* 201:127–143.
- Peng, S.L., Y.P. Hou, B.M. Chen. 2010. Establishment of Markov successional model and its application for forest restoration reference in Southern China. *Ecological Modelling* 221:1317–1324
- Solé, R.; J. Bascompte. 2006. Self-Organization in Complex Ecosystems. Princeton University Press 1:1-15.
- Stokes, K., S. Cunningham. 2006. Predictors of recruitment for willows invading riparian environments in south-east Australia: implications for weed management. *Journal of Applied Ecology*. 43:909–921.
- Tabacchi, E., A.M. Planty-Tabacchi, J. Salinas, H. Decamps. 1996. Landscape structure and diversity in riparian plant communities: a longitudinal comparative study. *Regulated Rivers: Research & Management*. 12:367-390.
- Thomas, L., I. Leyer. 2014. Age structure, growth performance and composition of native and invasive Salicaceae in Patagonia. *Plant Ecology* 215(9):1047-1056.
- Thomas, L., L. Tölle, B. Ziegenhagen, I. Leyer. 2012. Are vegetative reproduction capacities the cause of widespread invasion of Eurasian Salicaceae in Patagonian river landscapes? *PLoS ONE* 7(12): e50652.
- Thomas, L., E. Mosner, I. Leyer. 2015. River dynamics and invasion: distribution patterns of native and invasive woody vegetation at the Río Negro, Argentina. *Riparian Ecology and Conservation* 2(1):45-57.
- Tockner, K., J.V. Ward, D.B. Arscott, P.J. Edwards, J. Kollmann, A.M. Gurnell, G.E. Petts, B. Maiolini. 2003. The Tagliamento river: a model ecosystem of European importance. *Aquatic Sciences* 65:239–253.