

Informe final publicable de proyecto

Análisis comparativo del modelo de sucesión biogeomorfológica entre la leñosa invasora *Gleditsia* *triacanthos* y las leñosas nativas en un área de neoformación fluvial

Código de proyecto ANII: FCE_3_2022_1_172438

Fecha de cierre de proyecto: 01/10/2025

SOSA CALLEJA, Beatriz (Responsable Técnico - Científico)

ACHKAR BORRAS, Marcel (Investigador)

ACOSTA NABUNE, Sofia (Investigador)

CAVICCHIOLI, Gabriel (Investigador)

LUCAS, Christine Marie (Investigador)

PANIZZA LÓPEZ, Gonzalo (Investigador)

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. FACULTAD DE CIENCIAS (Institución Proponente) \\
UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. CENTRO UNIVERSITARIO REGIÓN LITORAL NORTE \\
UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. FACULTAD DE CIENCIAS

Resumen del proyecto

Un tema central en ecología es la evolución de las comunidades en el tiempo; diversos modelos han sido propuestos para explicar los cambios en composición, estructura y función de la vegetación. Las zonas riparias, constituyen uno de los ecosistemas más amenazados a nivel mundial debido a un conjunto diverso de presiones entre las que destacan las modificaciones en los procesos hidrogeomorfológicos y las invasiones biológicas. En este contexto, adquiere relevancia el modelo de sucesión fluvial biogeomorfológica ya que ofrece un marco integrador al vincular procesos hidrogeomorfológicos y ecológicos. Este modelo comprende cuatro fases: geomorfológica, pionera, biogeomorfológica y ecológica, que describen desde la generación de nuevos sitios hasta la estabilización de la vegetación. En este trabajo se evaluó dicho modelo en bosques riparios del Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay, con tres preguntas centrales asociadas a la fase pionera, biogeomorfológica y ecológica: ¿qué especies logran establecerse en la fase pionera?, ¿qué especies presentan mayor potencial biogeomorfológico?, y ¿cómo afecta el régimen de inundaciones a la comunidad nativa y a la invasora *Gleditsia triacanthos*?

Las especies pioneras registradas fueron *Cynodon dactylon*, *Xanthium cavanillesii*, *Salix humboldtiana*, *Lantana cámara* y *Mimosa uraguensis*. Las plántulas nativas mostraron mayor sobrevivencia que *G. triacanthos* por lo que estarían más adaptadas a las condiciones de stress abiótico asociado a esta fase. Por su parte, el establecimiento de *G. triacanthos* parece estar asociado a su alta abundancia de plántulas alguna de las cuales lograría sobrevivir y establecerse. Las condiciones hidrogeomorfológicas del río Uruguay constituirían el principal elemento modulador de las propiedades físico químicas del suelo limitando el potencial biogeomorfológico tanto de especies nativas como invasoras. En el área de sucesión tardía es posible identificar zonas con variaciones en el régimen hídrico que se corresponden con zonas en las que varía el comportamiento espectral, por tal motivo esta zona no se correspondería estrictamente con fase ecológica de la sucesión biogeomorfológica. *G. triacanthos* es una de las especies leñosas más representativas de esta área. Este trabajo constituye uno de los primeros reportes sobre la dinámica sucesional biogeomorfológica en bosques riparios del río Uruguay, generando información novedosa sobre la interacción entre vegetación nativa, invasiones biológicas y régimen hidrológico.

Ciencias Naturales y Exactas / Ciencias de la Tierra y relacionadas con el Medio Ambiente / Geociencias multidisciplinaria / Biogeomorfolología

Palabras clave: Sucesión fluvial geomorfológica / invasiones biológicas / sistemas riparios /

Antecedentes, problema de investigación, objetivos y justificación.

Un tema central en ecología lo constituye la evolución de las comunidades en el tiempo; durante más de 100 años, se han propuesto varios modelos que analizan el cambio en la composición, estructura y función de las comunidades vegetales. En las zonas riparias, la sucesión constituye una propiedad inherente de estos sistemas geomorfológicamente dinámicos, donde los procesos de erosión y deposición en las planicies fluviales median los cambios en la estructura de la vegetación, la biodiversidad y los servicios ecosistémicos.

En lo que refiere al estudio de estos sistemas el mayor desafío se centra en aportar elementos e información que permitan profundizar en la comprensión de su funcionamiento desde una perspectiva integral válida para todos los contextos geográficos. En tal sentido, la biogeomorfolología, que analiza las

relaciones recíprocas entre las comunidades y los procesos geomorfológicos constituye una disciplina destacada para el

análisis de estos sistemas. De hecho, parte del desarrollo de esta disciplina a partir de la segunda mitad del siglo XX se asocia a la necesidad de comprender el rol de la vegetación en la geomorfología fluvial. Actualmente, una de las líneas de mayor desarrollo la constituye el análisis del rol de la vegetación y animales particulares en la dinámica de deposición de sedimentos. En este marco adquiere fundamental importancia el modelo de sucesión fluvial biogeomorfológica (en adelante SFB) ya que explica en forma simultánea y correlacionada los cambios en las geformas fluviales y las comunidades riparias. En la sucesión biogeomorfológica se reconocen cuatro fases: (1) La geomorfológica; en esta etapa el sistema geomorfológico está determinado exclusivamente por el régimen del flujo y las propiedades de los sedimentos. Esta etapa presenta fundamental importancia en los ambientes templados y tropicales porque representa el período en el que se generan sitios disponibles para la vegetación pionera, es una fase crítica porque puede determinar la recombinación florística que incide o no en la introducción de especies exóticas (2) la pionera; corresponde al reclutamiento de la vegetación, en esta fase la llegada de propágulos, la germinación y la sobrevivencia de las plántulas estarían determinadas casi exclusivamente por los procesos hidrogeomorfológicos. (3) la biogeomorfológica; es la fase más activa desde una perspectiva biofísica, ocurre cuando la vegetación pionera ya establecida interactúa mecánicamente con los procesos hidrogeomorfológicos durante las inundaciones y (4) la ecológica, se caracteriza por la estabilización de la vegetación. En esta etapa las comunidades vegetales se encuentran total o parcialmente desconectadas de la influencia de las perturbaciones recurrentes en cortos periodos de tiempo. Esta desconexión estaría mediada fundamentalmente por un incremento en la altura resultante de los procesos de sedimentación en las fases anteriores.

Este modelo conceptual ha sido evaluado en diversos sistemas; reportándose además diversos aspectos vinculados a su dinámica. La sucesión vegetal en islas del río Paraná es consistente con este modelo ; se ha planteado que la secuencia entre sus fases puede truncarse en función de las condiciones hidrogeomorfológicas; si estos procesos resultan los dominantes la sucesión se mantiene en la fase pionera, mientras que si se modulan la

sucesión prosigue hacia su fase ecológica. Asimismo, la sucesión entre fases puede no responder a un patrón lineal, se ha identificado en un río de la región mediterránea un marco temporal umbral de 30 años desde la fase geomorfológica a partir del cual se refuerzan los mecanismos determinantes de la fase. El rango temporal entre fases también podría variar en función de las condiciones, en el tramo urbano del Arroyo Cuañapirú en la ciudad de Rivera, los resultados preliminares indican que entre la fase geomorfológica y la fase biogeomorfológica transcurren solo 5 años Para las especies del género *Populus*, especies típicamente riparias en ecosistemas templados del hemisferio norte, se ha planteado que al modificar los procesos hidrogeomorfológicos (principalmente deposición) generan condiciones que facilitan su desarrollo mediante un proceso positivo de construcción de nicho, determinando un ciclo de vida biogeomorfológico . Posteriormente, se reconoció que tanto las especies de este género como las del género *Salix* (ambas pertenecientes a la familia de las salicáceas) presentan estrategias que optimizan la adaptación exitosa a las condiciones de los ambientes riparios donde el enterramiento, la inundación, la erosión y la falta de agua dificultan el establecimiento; en particular, las especies de estos géneros se reconocen como las principales especies capaces de (i) establecerse en las barras aluviales expuestas y (ii) afectar potencialmente la geomorfología. Estas características les brindan un importante potencial como invasor. En el hemisferio sur, la introducción de especies de estos géneros determinó su naturalización en los sistemas riparios de Sud África, Australia y Nueva Zelanda. En la actualidad se las reconoce como invasoras en Australia y la Patagonia Argentina.

La ecología de invasiones plantea como interrogante por qué los organismos que no han tenido la

oportunidad de adaptarse al ambiente local logran establecerse e incluso desplazar a las especies nativas. En el caso de la invasión de las especies de los géneros *Salix* y *Populus* su potencial invasor se asocia al menos en parte, a la adaptación de su ciclo de vida biogeomorfológico. Sin embargo, los determinantes del potencial de otras leñosas invasoras en el hemisferio sur resultan aún incierto este es el caso de *Gleditsia triacanthos* que perteneciente a la familia de las fabáceas, presenta gran capacidad de desplazar a las especies nativas de los bosques riparios.

Se ha estimado que durante el siglo XX la pérdida a nivel mundial de sistemas riparios osciló entre el 64% y el 71% de su superficie. La importancia de su conservación se explicita a través de la Convención Ramsar, uno de los principales acuerdos internacionales enfocado en su conservación del cual Uruguay es país suscriptor. El estudio de las sucesiones biológicas provee elementos para orientar su conservación ya que frente a las perturbaciones asociadas al cambio global (alteraciones antrópicas, eventos climáticos extremos), la sucesión constituye el proceso de recuperación de las comunidades. El río Uruguay constituye el corredor biológico más importante del país; el antecedente más destacado sobre sucesión de especies leñosas en sus costas lo constituye la regeneración natural en antiguas praderas de fajas boscosas sobre las riberas del lago de Salto Grande. En estas zonas, la sucesión se encuentra representada fundamentalmente por especies pertenecientes a la familia de las fabáceas cuyo principal mecanismo de dispersión lo constituye la hidrocoría. A pesar de su importancia, los estudios sobre sucesión fluvial en esta zona son aún incipientes.

El Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del río Uruguay comprende un humedal fluvial ubicado en el tramo final del río Uruguay. La invasión de *G. triacanthos* en esta área constituye una de sus principales amenazas ya que implica el reemplazo de especies nativas. La propagación de este proceso invasivo se corresponde con un patrón estratificado por coalescencia que implica una dinámica no lineal y acelerada que explica la vulnerabilidad del área frente a esta invasión. Esta propagación se vincula con una estrategia de invasión limitada por el establecimiento mediada por la ocurrencia de “ventanas de oportunidad” espacio-temporales que permiten el desarrollo del proceso invasivo. La ocurrencia de estas “ventanas espacio-temporales” estarían asociadas al régimen hidrogeomorfológico, la ausencia de períodos de inundación aceleraría el avance del proceso invasivo, mientras que el contenido de arena del suelo lo modularía. Asociados al régimen hidrogeomorfológico del área se visualizan áreas de erosión activas y zonas donde la velocidad de flujo disminuye conformando zonas de deposición activa con islas fluviales y formación de arenales. Desde el enfoque de la sucesión biogeomorfológica estas zonas de deposición activa constituyen la fase 1 ya que supone la creación de nuevas áreas disponibles para su colonización. Entre estas destaca la formación de un spit en el que es posible identificar las etapas de esta sucesión.

Son incipientes los trabajos que comparan las estrategias de las especies invasoras y las nativas en el contexto de la sucesión biogeomorfológica. Generar conocimiento en este sentido es crítico para comprender los mecanismos que determinan el desarrollo de un proceso invasivo en sistemas riparios así como para evaluar si las especies invasoras presentan el potencial de modificar la fase biogeomorfológica determinado cambios en la estructura de estos ecosistemas. Con la consecución de este proyecto se busca responder las siguientes preguntas: ¿qué especies logran establecerse y sobrevivir durante la fase pionera de la sucesión biogeomorfológica? ¿qué especies presentan mayor potencial biogeomorfológico durante la fase biogeomorfológica? y ¿cómo afecta el régimen de inundaciones a la comunidad de especies nativas y a la población de *G. triacanthos*?

Metodología/Diseño del estudio

Objetivo específico 1. Comparar el potencial de establecimiento entre las leñosas nativas y *G. triacanthos* durante la fase pionera de la sucesión biogeomorfológica

1.1 Caracterización del patrón de distribución y abundancia de las plántulas de las especies nativas.

Mediante geoprocesamiento de imágenes drone y chequeo de campo se caracterizó el microrrelieve y los principales ambientes de la estructura sur correspondientes a la fase geomorfológica y pionera. Mediante trabajo de campo las especies presentes en la estructura correspondientes a estas fases fueron identificadas y georeferenciadas. Posteriormente se realizó fotointerpretación sobre la imagen de drone tipificando a las especies presentes utilizando variables, como forma, color y textura. A partir de esta tipificación se reconocieron a nivel de especie todas las plantas con estructura vertical visibles mediante la imagen de drone. Esta asignación fue chequeada y ajustada en campo generándose posteriormente un shape de puntos con todas las especies vegetales que presentaran desarrollo vertical presentes en la estructura correspondiente a las mencionadas fases.

1.2 Comparación del patrón de distribución y abundancia de *G. triacanthos* y el componente nativo.

Para comparar el patrón de distribución y abundancia entre la especie invasora *Gleditsia triacanthos* y el componente leñoso nativo se realizó trabajo de campo en las estructuras sur y centro (fases pionera y biogeomorfológica). Se recorrieron transectos dispuestos cada 10 metros en forma perpendicular al eje norte-sur, se registró la ocurrencia de nativas y de la invasora *G. triacanthos*. El patrón de distribución y abundancia se identificó utilizando el método de puntos calientes. Este análisis identifica agrupamientos con valores altos (puntos calientes) y bajos (puntos fríos) del atributo analizado. En este trabajo, los puntos calientes indican la presencia de áreas con alta abundancia; alternativamente, los puntos fríos identifican áreas con baja abundancia. En concordancia con el muestreo realizado, los registros de campo constituyen puntos con la ocurrencia de las especies sin embargo el análisis de puntos calientes requiere datos de densidad. Los valores de densidad se obtuvieron mediante un conjunto de geoprocesos realizados en los programas QGIS y ArcMap.

1.3 Comparación de sobrevivencia entre plántulas nativas y plántulas de *G. triacanthos* en fases pioneras y biogeomorfológicas

Debido a la anomalía climática (sequía extrema) el experimento de sobrevivencia se comenzó a finales de otoño de 2023 (mejores condiciones hídricas en el litoral del país que supone un retorno a condiciones ambientales representativas del área de estudio). Se dispusieron estacas en forma aleatoria sobre la fase geomorfológica y pionera del área de estudio marcando la presencia de 52 plántulas de *G. triacanthos* y 51 plántulas del componente nativo. Se monitoreó su sobrevivencia mediante registros bimensuales (Agosto y Octubre cuando se discontinuó el monitoreo debido a que todos los individuos de *G. triacanthos* murieron. El monitoreo se realizó nuevamente en el año 2024, las estacas se dispusieron aleatoriamente pero solo en la fase pionera del área de estudio ya que representa la zona con mayor potencial de reclutamiento de las especies leñosas. Se dispusieron un total de 21 estacas para las leñosas nativas y 19 estacas para *G. triacanthos*. Esta vez el monitoreo permitió comparar la sobrevivencia estacional otoño y primavera, la sobrevivencia para verano no pudo ser evaluada debido a la ausencia de la mayor parte de las estacas dispuestas para el monitoreo.

Objetivo específico 2. Comparar el efecto de la presencia de leñosas nativas y *G. triacanthos* en la deposición de sedimentos durante la fase biogeomorfológica de la sucesión biogeomorfológica

2.1 Caracterización del patrón de deposición de sedimentos en estructura Norte

Las observaciones de campo indicaban un importante rol del patrón de erosión deposición en las condiciones texturales del área generando una importante diversidad de situaciones en torno a la generación de microambientes. Por tal motivos se decidió realizar el muestreo de suelos en la estructura norte, donde es de esperar procesos de edafización más consolidados que pudieran afectarse por la acción biogeomorfológica. Se dispusieron 4 transectas ubicadas en forma perpendicular al sentido de la corriente principal. En cada una de las transectas se marcaron tres puntos sobre el eje oeste-este uno en próximo a la costa del río Uruguay, uno en el centro de la estructura y el restante en la costa continental. En cada uno de los puntos se realizaron perforaciones con taladro alcanzando el metro de profundidad. Utilizando el triángulo textural se caracterizó la textura del perfil así obtenido cada 20cm. En aquellos casos en los que se registró un cambio textural abrupto en un rango que no se correspondía con los 20cm, se registró la profundidad del cambio textural.

2.2 Estimación de edades de *Gleditsia triacanthos*

Las muestras de anillos de crecimiento fueron recolectadas de ejemplares de *Gleditsia triacanthos*, el 10 de enero de 2024. La selección de los individuos se llevó a cabo siguiendo criterios específicos, que incluyeron: 1) individuos de la especie *Gleditsia triacanthos* 2) la elección de ejemplares grandes y adultos representativos de cada estructura (sur, media y norte), y 3) la exclusión de individuos afectados por enfermedades. Para cada individuo seleccionado se obtuvieron dos muestras de anillos de crecimiento mediante taladro a la altura del pecho (DAP). El procesado de las muestras se realizó siguiendo métodos dendrocronológicos estándar.

Para cada árbol muestreado, se registraron los siguientes parámetros: 1) Distancia desde la base, 2) Diámetro a la altura del pecho (DAP, centímetros), 3) Altura total del árbol (metros), 4) diámetro de la copa: copa 1 y copa 2 (metros). Estos parámetros proporcionan una visión detallada de las características morfológicas y estructurales de los individuos seleccionados.

El control de calidad y la corrección de las series datadas se realizaron con el programa COFECHA (Holmes 1983). Las cronologías maestras se desarrollaron en el programa ARSTAN, aplicando una curva exponencial negativa para remover la variabilidad a largo plazo (Cook y Holmes 1996). Finalmente, empleamos los valores estadísticos de Expressed Population Signal (EPS) para evaluar la calidad de la cronología de anillos. La anomalía del índice de ancho de anillo (RWI) se calculó como la diferencia entre RWI y la media, dividida por la desviación estándar. Para el análisis clima-crecimiento se eliminaron las secciones de la cronología donde $EPS < 0,85$ (Speer, 2010) y donde $n < 5$, de modo que las anomalías de crecimiento representaran patrones de al menos 3 árboles (2 series por árbol).

Datos climáticos, hidrológicos y geomorfológicos

Se obtuvieron datos mensuales de caudal de la estación hidrométrica de Paysandú, sobre el río Uruguay, a través del portal GeoServicios de la Dirección Nacional de Agua (DINAGUA) para 1996-2023. La temperatura media mensual del aire provino del conjunto de datos CRU TS 4.08 (0,5°) disponible en KNMI Climate Explorer para la región (1970-2023; -32 a -33,5 S; -58,5 a -57,5 O). La altitud se obtuvo de un Modelo Digital de Elevación (MDE) de código abierto con resolución de 30 cm, proporcionado por el Instituto Nacional de Estadística (IDE, 2024).

Para identificar edades con crecimiento rápido calculamos el incremento anual corriente (CAI) y el incremento anual periódico (PAI) en función del diámetro ($DAP = \text{ancho promedio de anillo} \times 2$) y del incremento en área basal (BAIi), considerando promedios de edades con datos de más de 4 árboles.

Para evaluar la correlación lineal entre la variación en el crecimiento anual (RWI) y las variables hidroclimáticas (temperatura, precipitación y nivel del río) a escalas mensual y estacional, utilizamos coeficientes de correlación de Pearson. El período de superposición entre el crecimiento anual y los datos

hidroclimáticos disponibles fue de 30 años (1994-2023). Para explorar posibles relaciones cuadráticas entre RWI y el nivel estacional medio del río, usamos la función anova en R y el Criterio de Información de Akaike (AIC) para comparar modelos lineales y cuadráticos. El análisis clima-crecimiento se restringió a un período común según el tamaño de muestra de la cronología y la disponibilidad de datos de nivel del río. Para determinar el crecimiento anual medio a escala de población y de árbol, calculamos el promedio y la desviación estándar del ancho de anillo para todos los anillos medidos y datados. La edad de los árboles se determinó como el número máximo de anillos datados entre las dos series por árbol. Evaluamos la correlación lineal entre edad y DAP, altura y área de copa, así como entre el crecimiento anual medio y estas mismas variables. Comparamos modelos lineales y no lineales (logarítmicos) para describir la relación entre edad y DAP medido en campo, construyendo así una curva de crecimiento que permite estimar el DAP en función de la edad. Finalmente, para evaluar la variación de la edad de los árboles a lo largo de la barra fluvial, utilizamos modelos lineales comparando edad con latitud, longitud y altitud.

Objetivo específico 3. Caracterización del patrón estacional de NDVI para: (1) parches con y sin invasión en períodos sin inundaciones (2) parches con y sin invasión en períodos con inundaciones.

Zonificación de la estructura norte en áreas de mayor y menor variabilidad con respecto al NDVI.

Se utilizaron imágenes Sentinel - 2 con una resolución espacial de 10m y temporal de promedio de 5 días correspondientes al período 2017-2024. Del conjunto de imágenes disponibles para el área de estudio se trabajó con aquellas que presentaron un porcentaje de nubosidad menor a 10%, obteniéndose un total de 211 imágenes.

Cada una de estas imágenes fue recortada para coincidir con el área de estudio. Sobre las imágenes satelitales correspondientes al área de estudio se generó una grilla cuyas celdas coinciden con los pixels de las imágenes satelitales, es decir una grilla con celdas de 10x10 metros. Con esta grilla se extrajo el valor de NDVI correspondiente a cada pixel y se asoció el valor correspondiente a cada celda de la grilla generando un archivo shapefile cuyos atributos son el id de la celda y los valores de NDVI correspondientes a cada imagen procesada.

Posteriormente, se calculó el promedio anual de NDVI para cada celda y su coeficiente de variación (CV), que se define como la desviación estándar dividida por el valor promedio. Las celdas con valores altos de CV indican una mayor variabilidad anual del NDVI, mientras que las celdas con valores bajos representan una menor variabilidad en dicho índice. Posteriormente se calculó el zscore para cada celda utilizando. El z score es un índice de autocorrelación que permite capturar la estructura espacial de los datos por lo que se constituye en una variable apropiada para la zonificación. En tal sentido, celdas con valores altos de zscore indican celdas con valores altos de CV que se encuentran rodeados por celdas con valores altos de CV. Alternativamente, celdas con valores bajos de zscore indican celdas con valores bajos de CV que se encuentran rodeados por celdas con valores bajos de CV.

En base a esta variable se construyeron un total de seis mapas (2017-2023) en los que se zonificó el área de estudio en función de los valores del coeficiente de variación (CV). Esta zonificación se llevó a cabo mediante la definición de seis categorías, agrupadas utilizando el criterio de cortes naturales de Jenks. Este criterio permite reducir la varianza dentro de cada grupo y maximizarla entre los grupos facilitando la identificación de áreas con comportamientos similares. En este trabajo, cada una de las seis clases está compuesta por celdas con valores similares de Zscore. Las clases con valores más altos de Zscore representan las zonas con mayor variabilidad en relación con el NDVI, mientras que las zonas con valores más bajos corresponden a aquellas con menor variación.

Las seis zonificaciones fueron intersectadas para identificar el área que, durante los seis años, estuvo representada por la clase con los menores valores de Zscore. De esta forma, se pudo identificar el área con

menor variabilidad en relación con el NDVI a lo largo del tiempo, lo que sugiere una mayor estabilidad en el comportamiento del NDVI en esa zona. La estabilidad aquí se refiere a las zonas que mostraron una baja variabilidad de NDVI en todos los años analizados.

Complementariamente, se calculó el NDVI promedio para cada celda correspondiente a la estación de verano (Diciembre-Febrero). De esta forma, se limita la influencia de la fenomenología de las especies leñosas (perenne vs. caducifolia) que opera como fuente de variación intrínseca a las especies. Dado que el número de imágenes disponibles para cada verano es limitado (2017: 3 imágenes, 2018: 6 imágenes, 2019: 9 imágenes, 2020: 10 imágenes, 2021: 10 imágenes, 2022: 10 imágenes, 2023: 7 imágenes, 2024: 3 imágenes), se optó por calcular el promedio de NDVI para la estación estival en todo el período de análisis como alternativa al cálculo del NDVI promedio estival anual. Con esta metodología no es posible capturar la variación estival interanual, pero es consistente con los objetivos de este trabajo ya que capta la variabilidad espacial del NDVI durante los meses de verano analizados.

Las áreas con valores anuales bajos de CV indican zonas de baja variabilidad a lo largo del año (incluyendo el verano). Esto podría sugerir áreas con una vegetación más estable, con poca respuesta a cambios estacionales o fenológicos. Por su parte, las áreas con valores altos de CV en verano muestran alta variabilidad durante la estación estival, pero sin la influencia de la fenología de las especies. En esta área la vegetación presentaría mayor sensibilidad a la variación de factores ambientales afectando su respuesta funcional expresada por el NDVI. En tal sentido la metodología desarrollada en este trabajo permite identificar las zonas con mayor estabilidad en relación la respuesta de la vegetación y aquellas más sensibles a las fluctuaciones estivales. Desde el punto de vista de la sucesión biogeomorfológica las zonas estables conforman la fase ecológica de la sucesión mientras que las que presentan variaciones estivales se encuentran en estadios tempranos asociados a la fase biogeomorfológica.

Generación de modelo digital de terreno

Además se analizó la topografía del área de estudio, para ello se utilizó el MDT (Modelo Digital de Terreno) proporcionado por la IDEuy (Infraestructura de Datos Espaciales de Uruguay), El MDT utilizado cubre la totalidad del área de estudio y tiene una resolución de 2,5 metros.

A partir del MDT se generaron las curvas de nivel cada 0,50 metros, la visualización de las curvas permitió identificar la topografía determinando tres zonas, alta, media y baja distribuidas de forma longitudinal de norte a sur encontrándose la zona baja más próxima al continente.

Zonificación de la estructura norte según variación del nivel de agua en el suelo.

La zonificación del nivel de agua del suelo se realizó utilizando el índice de agua de diferencia normalizada modificada (MNDWI). Este índice se calcula operando con las bandas verde (Green) e infrarroja de onda corta (Swir). Se determinó el índice utilizando las bandas mencionadas de las 211 imágenes Sentinel-2 seleccionadas. Los valores altos del índice nos indica que esa celda es propensa a fluctuaciones de cobertura entre superficie terrestre y agua mientras que los valores bajos indican zonas más estables. La pertinencia de utilizar este índice en el área de estudio fue analizada y validada mediante trabajo de campo (Anexo 3).

Diferencias en la comunidad leñosa y distribución de *G. triacanthos* entre zonas estables e inestables en la estructura norte

Para analizar la relación entre la zonificación asociada a variaciones en el NDVI y el nivel de inundación y la presencia de especies leñosas se dispuso una transecta en la zona de altura intermedia paralela a la corriente del río. De esta forma se dispuso la transecta en la zona en la que alternan zonas estables e

inestables. Sobre la transecta se dispusieron 23 parcelas rectangulares de 20x5m cuyo largo se dispuso paralelo a la corriente del río registrándose las especies presentes en cada parcela. La caracterización de la comunidad de especies leñosas en relación con las zonas de estabilidad e inestabilidad se realizó mediante análisis de cluster con distancia de Bray Curtis sobre matriz de abundancia.

Relación entre la comunidad leñosa y las propiedades físico químicas del suelo

Sobre el transecto dispuesto en la zona de altura intermedia en los puntos previamente definidos para el muestreo de vegetación se ubicaron nuevamente parcelas de 20x5m con la misma ubicación que en el muestreo anterior. En cada una de estas parcelas se tomaron con taladros un total de 9 submuestras (cuatro vértices, punto medio y cuatro muestras en la mitad de cada diagonal). Se realizó un muestreo compuesto por lo que las submuestras se mezclaron y guardaron en bolsas. De esta forma se obtuvieron un total de 26 muestras que se analizaron en el laboratorio laai donde se analizó, textura, Fósforo total, Nitrógeno Total y Carbono Orgánico.

Para estudiar la asociación entre estas variables y los agrupamientos de leñosas se realizó un análisis de agrupamiento con distancia de Bray Curtis.

Resultados, análisis y discusión

Objetivo específico 1. Comparar el potencial de establecimiento entre las leñosas nativas y *G. triacanthos* durante la fase pionera de la sucesión biogeomorfológica

1.1 Caracterización del patrón de distribución y abundancia de las especies nativas.

En la estructura sur fue posible zonificar el área correspondiente a la fase geomorfológica (ambientes de arenal) y a la fase pionera. En esta última se identifican tres ambientes: (1) Herbáceo: Se extiende sobre el arenal desde la costa fluvial hasta la línea de resaca. Predominan parches de *Cynodon dactylon*, *Xanthium cavanilliesi*, además se registraron dos individuos leñosos de la especie *Salix humboldtiana*. Cabe destacar la alta dinámica asociada a este ambiente, (2) Herbáceo-Arbustivo. Se extiende desde la costa continental hasta la línea de resaca formando un continuo en el que predomina la especie arbustiva *Lantana camara* y con menor ocurrencia *Xanthium cavanilliesi*. En el estrato herbáceo predomina *Cynodon dactylon*. Se visualizan procesos de formación de suelos asociados a la presencia incipiente de un horizonte superficial. (3) Herbáceo-arbustivo-arbóreo. La especie característica de este ambiente es la leñosa *Mimosa uraguensis* se identifica también un estrato más bajo compuesto por las arbustivas *Lantana camara*, y *Xanthium cavanilliesi*; en el estrato herbáceo predomina *Cynodon dactylon*. (Figura 1, Tabla 1).

1.2 Comparación del patrón de distribución y abundancia de *G. triacanthos* y el componente nativo.

Fase geomorfológica y pionera.

El componente nativo representa el 85% del total de especies leñosas registradas en el área por lo que este componente predomina frente a la invasora *G. triacanthos*. El predominio del componente nativo se expresa también en el estrato de regeneración definido para los individuos con una altura menor a los 50 cm; en este estrato, el componente nativo representó el 92% del total de los individuos registrados. Es importante destacar que el 80% del total de los individuos de *G. triacanthos* pertenecieron a la clase de talla juveniles indicando que este proceso invasivo se encuentra en sus etapas iniciales. En tal sentido, el actual patrón de dominancia podría variar con el transcurso del tiempo conforme avance el proceso invasivo. Las condiciones climáticas asociada al evento de sequía severa al momento del muestreo podrían

también condicionar este patrón.

Mediante el análisis de puntos calientes fue posible identificar áreas de alta abundancia tanto para el componente nativo como para la invasora *G. triacanthos*. Tanto el componente nativo como la invasora presentan sus focos de alta abundancia en la costa continental de la estructura sur (fase pionera). Estos resultados son consistentes con lo definido por el modelo de sucesión biogeomorfológica según el que los procesos hidrogeomorfológicos son los estructurantes de la fase pionera. En este sistema el área costera continental representa el ambiente con menor energía vinculado a la dinámica fluvial, estas condiciones facilitarían el establecimiento y desarrollo de las especies vegetales. El componente nativo, presenta tres parches de alta abundancia. El más extenso se ubica en las proximidades del bosque nativo, se identifican zonas de alta abundancia y zonas de abundancia media lo que indica que este parche se encuentra en proceso de expansión (Figura 3.). La cercanía al bosque nativo de este parche podría estar asociada a mecanismos biológicos de tipo facilitación o aporte de propágulos, en tal sentido además de los procesos físicos en esta zona comenzarían a operar mecanismos biológicos como estructurantes de la comunidad.

Se identifican además parches en los que se superponen las áreas de alta abundancia del componente nativo y de *G. triacanthos* indicando que en estas áreas las condiciones ambientales favorecen tanto el desarrollo del componente nativo como el de la especie invasora (Figura 2.). Las características ambientales físicas y biológicas que determinan este patrón debieran ser analizadas en mayor profundidad fundamentalmente como insumo para comprender los factores que facilitan el desarrollo del proceso invasivo. Por otra parte, se identificaron otros dos parches del componente nativo ubicados en el ambiente definido como herbáceo sobre arenal. En tal sentido estos parches indicarían una transición incipiente en estas áreas desde el estrato herbáceo hacia el estrato leñoso (Figura 2.).

Por su parte en la estructura central el área de alta abundancia de *G. triacanthos* se identifica en su zona central extendiéndose sobre el borde costero oeste a diferencia de lo registrado en la estructura sur (Figura 3.). Este patrón resulta contraintuitivo desde la perspectiva del modelo de sucesión biogeomorfológica debido a que el borde costero oeste representa una zona de mayor energía. En tal sentido los mecanismos determinantes de este patrón deben ser analizados en mayor profundidad.

1.3 Comparación de sobrevivencia entre plántulas nativas y plántulas de *G. triacanthos*.

Campaña 2023

En el momento de establecimiento de las estacas, las nativas registradas en el área de estudio fueron: *Sesbania virgata* (41%), *Vachellia caven* (21,5%) e *Inga uraguensis* (2%). Cabe señalar que el 19.6% de las plántulas marcadas para su seguimiento no fue identificado taxonómicamente ya que carecía de caracteres morfológicos definidos, predominando la estructura del tallo (19.6%).

Como era de esperar para un sistema ripario la mortalidad de plántulas fue alta tanto para especies nativas como para la invasora; sólo el 4% de las plántulas nativas registradas sobrevivió (2 plántulas) en el muestreo de octubre; estas plántulas corresponden a las especies *Vachellia caven* y *Sesbania virgata*. Cabe destacar que estas especies no se identificaron como dominantes en la clasificación de ambientes anteriormente realizada. Por su parte no se registraron sobrevivientes para *G. triacanthos*.

Durante el monitoreo, se evaluó el estado de salud de las plántulas de acuerdo con los criterios fisiológicos definidos en la tabla 1, que establece los niveles de salud como óptima (1), moderada (2) y crítica (3). El monitoreo mensual del establecimiento de plántulas nativas e invasora presentó disparidades en relación

con el estado de salud y sobrevivencia a lo largo del tiempo. Durante el primer monitoreo la mayoría de las plántulas de *Sesbania virgata* y *Vachellia caven* se correspondieron con niveles de salud óptimos o moderados. En el caso de la especie *Inga uraguensis* los individuos registrados en el primer muestreo presentaron un estado de salud crítico, y no lograron sobrevivir. Por otra parte, la mayoría de las especies nativas sin identificar se encontraban en estado crítico y no lograron sobrevivir. Para el componente nativo el estado de salud pudo influir en su sobrevivencia ya que las únicas dos especies sobrevivientes fueron las que presentaron un estado de salud óptimo al inicio del relevamiento. En contraste *G. triacanthos* presentó un estado óptimo al inicio del muestreo (promedio de salud de 1.2), sin embargo, no se detectaron sobrevivientes al final del mismo.

Campaña 2024

El monitoreo comenzó a finales de otoño registrándose un total de 240 plántulas de *G. triacanthos*, lo que significa un promedio de 16 plántulas por estaca. Este patrón de reclutamiento es muy distinto al identificado para las especies nativas en donde se registra un individuo por especie (total 21 individuos). El alto número de plántulas asociado a las estacas podría explicarse en esta campaña por una mejora en las condiciones ambientales (fin del evento de sequía) Cabe destacar también la variación en la talla entre el componente invasor y el leñoso nativo, mientras el promedio de altura para las plántulas de *G. triacanthos* fue de 8.5 cm; el promedio de altura para las nativas fue de 19 cm indicando que al momento del muestreo las nativas presentaban mayor desarrollo.

Cabe señalar la diferencia en la sobrevivencia entre la invasora y las nativas, solo el 38% de las plántulas de *G. triacanthos* sobrevivieron al final del invierno (91 individuos registrados al final del invierno), mientras que para el conjunto de las nativas este porcentaje ascendió al 81% (17 individuos registrados al final del invierno). El porcentaje de sobrevivencia se redujo levemente en primavera 34% donde al momento del monitoreo se registraron 31 plántulas de *G. triacanthos*. Cabe señalar que esta estación se asocia con el crecimiento de las plántulas ya que su altura promedio fue de 12 cm lo que implica un crecimiento de 1.5 para esta variable. La sobrevivencia de las especies nativas también se mantuvo estable 82%; 14 individuos al momento del monitoreo con una altura promedio de 66 cm lo que significa un incremento en altura de 3.5.

En resumen, estos resultados indican que durante la fase pionera de sucesión biogeomorfológica las plántulas de *G. triacanthos* presentan mayor mortalidad que el componente nativo. Cabe destacar que el 66% de las plántulas nativas lograron sobrevivir al finalizar el monitoreo mientras que en el caso de *G. triacanthos* solo sobrevivió el 13%. Además, en este estadio *G. triacanthos* parece presentar una menor tasa de crecimiento que las nativas. No obstante, al final del monitoreo el número de individuos de *G. triacanthos* fue el doble que el del total de las especies nativas. En tal sentido el potencial de reclutamiento de *G. triacanthos* en esta fase de la sucesión estaría asociado a su alto número de propágulos algunos de los cuales logran sobrevivir.

Contrastación de hipótesis de trabajo

En base a la interpretación de los resultados obtenidos se rechaza la hipótesis planteada en el proyecto H1. El potencial de establecimiento de *G. triacanthos* es mayor que el de las especies nativas. Predicción: *G. triacanthos* constituirá una de las especies pioneras dominantes y su sobrevivencia será mayor que la de las nativas.

Objetivo específico 2. Comparar el efecto de la presencia de leñosas nativas y *G. triacanthos* en la deposición de sedimentos durante la fase biogeomorfológica de la sucesión biogeomorfológica

Caracterización del patrón de deposición de sedimentos en estructura Norte

Como era de esperar para suelos fluviales de estas características, fuertemente asociados al régimen de deposición del río, los perfiles registrados presentan varios estratos en los que alternan la dominancia de arcilla y arena (Figura 5). No obstante, es posible identificar un patrón espacial con relación al estrato superficial. Los puntos ubicados sobre la costa fluvial presentan un horizonte superficial arenoso, mientras que los puntos ubicados en el centro de la estructura y sobre la costa continental se caracterizan por presentar texturas arcillosas o arcillo-arenosas (Figura 6).

El patrón identificado es consistente con el régimen de deposición del río y ha sido identificado también en el área continental de los Esteros de Farrapos. Estos resultados estarían indicando que la textura del suelo en esta área estaría determinada fundamentalmente por el régimen de deposición del río aún en la fase tardía de la sucesión biogeomorfológica.

Contrastación de hipótesis de trabajo

En base a la interpretación de los resultados obtenidos se rechaza la hipótesis planteada en el proyecto H2. Las estrategias biomecánicas de *G. triacanthos* no están adaptadas al régimen de perturbaciones del área. Predicción: Los procesos biogeomorfológicos de *G. triacanthos* y las nativas pioneras difieren entre sí y se expresan en el perfil del suelo. En esta área los procesos hidrogeomorfológicos parecen modular las características del horizonte superficial del suelo incluso donde es de esperar un proceso de edafización más consolidado.

En este punto cabe señalar que se ha analizado este aspecto en profundidad ya que se entendió que si bien la presencia de la invasora no estaría afectando características físicas del suelo podría afectar otras características edáficas relacionadas a las propiedades químicas y microbiológicas. En tal sentido se avanzó en caracterizar las propiedades físico-químicas del suelo en relación con las asociaciones vegetales correspondientes (ver Objetivo específico 3).

Estimación de la fecha del inicio de la invasión en estructura Norte y Centro.

Los resultados obtenidos hasta la fecha permiten concluir que la invasión de *G. triacanthos* en las estructuras centro y norte comenzó hace 25 o 30 años según lo evidencian los resultados del análisis dendrométrico.

Además, debido a los potenciales efectos del cambio climático sobre la propagación de esta especie se decidió analizar los efectos de la temperatura y el nivel del río sobre el crecimiento de esta especie. Los resultados obtenidos sugieren un efecto positivo de las primaveras cálidas y los caudales estivales sobre el crecimiento, pero reducciones en el crecimiento anual ante temperaturas excepcionalmente cálidas a comienzos del otoño y niveles extremos del río.

Una descripción detallada de estos resultados puede consultarse en la versión avanzada del manuscrito (Documento adjunto).

Objetivo específico 3. Caracterización del patrón estacional de NDVI para: (1) parches con y sin invasión en períodos sin inundaciones (2) parches con y sin invasión en períodos con inundaciones.

Zonificación de la estructura norte en áreas de mayor y menor variabilidad con respecto al NDVI.

En el análisis de la estructura espacial de la variación del NDVI se identifican los valores más altos de CV en el área costera. Por su parte, la estructura espacial correspondiente a los valores más bajos de CV abarca una superficie importante en el área de estudio; en 4 de los 7 años representó más del 60% de su superficie (Fig.8, Tabla 2). No obstante, la estabilidad en relación con el NDVI también puede reducirse de forma importante; en el año 2018 y 2020 la zona con menores valores de CV (zona estable) se redujo al 45,6% y el 55,8% respectivamente

Por su parte, el área resultante de la intersección de las 7 zonas con valores bajos de CV comprende el 38% del área de estudio representando la zona con mayor estabilidad (Tabla 2) conformada por dos subzonas separadas entre sí. La primera subzona constituye una franja continua que se extiende desde el extremo norte del área de estudio extendiéndose hacia el sur oeste sobre la costa del río Uruguay. La segunda zona, más pequeña que la anterior, constituye fundamentalmente una franja de 300m que se extiende sobre la costa este de esta estructura (Fig. 9).

Cuando se analiza la ubicación de las zonas en relación con las curvas de nivel se observa que la subzona de estabilidad norte abarca zonas altas medias y bajas mientras que la subzona de estabilidad sur se encuentra en las áreas bajas. Por su parte, las dos subzonas de inestabilidad se encuentran en la zona de alturas intermedias (Figura 10 bc). Cuando se analiza la zonificación en relación con el nivel de inundación se observa que la zona de inestabilidad norte coincide con áreas con niveles de inundabilidad intermedios (Figura 10 ab). Sin embargo, la zona de inestabilidad sur se desarrolla sobre áreas con un menor nivel de inundabilidad (Figura 10 ab)

En relación con el modelo de sucesión biogeomorfológica estos resultados sugieren que el área de inestabilidad norte no se encontraría aún en la fase ecológica de la sucesión ya que se encuentra afectada por las variaciones en el nivel de agua que podrían expresarse en variaciones del NDVI. Por su parte, la asignación de una fase de la sucesión biogeomorfológica a la zona de inestabilidad sur no resulta tan lineal ya que en esta zona se identifican variaciones en el NDVI con una asociación menos conspicua a variaciones en el nivel de agua del suelo.

Diferencias en la comunidad leñosa y distribución de *G. triacanthos* entre zonas estables e inestables en la estructura norte

Se identificaron un total de 18 especies, de las cuales Inga constituyó la especie más representativa. En un segundo grupo se destaca Arrayan, Laurel, *G. triacanthos*, Viraró y Pitanga (Tabla 3).

El análisis de agrupamiento distingue 3 grupos con un claro correlato espacial (Figuras 11 y 12). En una primera instancia se identifica el grupo formado por las parcelas 9, 10 y 11 ubicadas en la zona inestable norte. Este grupo está conformado por un total de 6 especies entre las que destacan Pitanga y Palo Amarillo. Se identifica también en esta zona otro grupo correspondiente a las parcelas 12, 13, 14 y 15 en el que se identifican un total de 6 especies entre las que destacan Viraró y *Gleditsia triacanthos*. Cabe señalar también la presencia del grupo formado por las parcelas 24 y 25 en el que se registraron solo 3 especies siendo *G. triacanthos* la más representativa. Estos dos grupos representan a la mitad (10) del total de individuos de *G. triacanthos* registrados en este muestreo.

Gleditsia triacanthos se registró en un total de 11 parcelas 9 de las cuales se ubican en las áreas de inestabilidad. El área de inestabilidad sur resulta más susceptible a la invasión que el área de inestabilidad norte, registrando un total de 12 y 4 individuos de *G. triacanthos* respectivamente. No obstante, ambos grupos se ubican sobre puntos con mayor ocurrencia de inundaciones.

Contrastación de hipótesis de trabajo

En base a los resultados obtenidos se sostienen en parte la hipótesis planteada. H3. Durante los eventos de inundación hay una adaptación entre la altura del bosque y el régimen de inundación. Predicción: Las especies nativas no presentan una respuesta funcional a la ocurrencia de estos eventos, pero *G. triacanthos* sí. Los resultados de este trabajo sugieren que *G. triacanthos* presenta una respuesta funcional ante las fluctuaciones en el nivel hídrico ya que el grupo conformado por las parcelas 24 y 25 donde *G. triacanthos* constituye la especie dominante se ubica sobre áreas con fluctuaciones. Sin embargo, algunas especies nativas también podrían presentar una respuesta funcional a estos ambientes como lo indica la detección del grupo en las parcelas 11, 12, 13, 14, 15 donde si bien presente, la invasora no constituye la especie más representativa.

Relación entre la comunidad leñosa y las propiedades físico químicas del suelo

Los agrupamientos identificados para las variables edáficas no coinciden con los detectados para la comunidad de leñosas. El patrón más claro parece asociarse al componente espacial para las parcelas ubicadas al sur de la transecta; agrupamientos con parcelas 20, 21, 22 y 1; agrupamiento con parcelas 26, 25, 24, 2 y 4. Si bien la presencia de *Gleditsia triacanthos* es conspicua en las parcelas 24 y 25, no hay registros de esta especie en las restantes parcelas del grupo. En tal sentido estos resultados no permiten detectar efecto de *G. triacanthos* en las propiedades físico-químicas del suelo. Por su parte, las parcelas correspondientes a los otros dos agrupamientos de leñosas se encuentran en grupos diferentes cuando se realiza el agrupamiento por variables edáficas indicando que estos grupos no estarían afectando las propiedades edáficas en los horizontes superficiales.

Conclusiones y recomendaciones

Este trabajo describe por primera vez para el río Uruguay la relación entre la propagación de *G. triacanthos* y las fases de la sucesión biogeomorfológica. Los resultados indican que el proceso invasivo de *Gleditsia triacanthos* en el área de estudio comenzó hace aproximadamente 25 años. Su propagación no se ajusta a las etapas de la sucesión biogeomorfológica, ya que invadió de manera simultánea tanto la estructura de sucesión tardía (norte) como la intermedia (centro). En ambas se detectaron individuos de 25 años, lo que sugiere que la colonización inicial ocurrió al mismo tiempo en zonas con distintas condiciones abióticas y densidades de vegetación.

En las fases geomorfológica y pionera (estructura sur), en cambio, la invasión es aún incipiente. Solo se registró un adulto de 6 años, lo que indica que en los estadios iniciales el establecimiento se encuentra limitado. Condiciones de stress típicas de estas áreas como enterramiento, arrastre, alta insolación e incluso déficit hídrico debido a la importante percolación del agua en esta zona conformada por depósitos de arena en donde los procesos de edafización son incipientes reducirían la sobrevivencia de esta especie. Alternativamente las especies nativas se encuentran más adaptadas a estas condiciones lo que explica una mayor tasa de sobrevivencia cuando se compara con la invasora. Sin embargo, la alta abundancia de plántulas de *G. triacanthos* observada, advierte sobre el avance de la invasión en esta área.

En las estructuras norte y centro, los individuos más antiguos se concentran en el margen oeste, lo que sugiere un patrón espacial de propagación hacia el este. Aunque no se encontró una correlación significativa entre la edad de los individuos y la altitud, la distribución espacial indica que la invasión podría estar vinculada a gradientes locales de microtopografía y régimen de inundación. De hecho, en la

estructura norte la ocurrencia de *G. triacanthos* parece asociarse a áreas con fluctuaciones hídricas medias y altas, lo que sugiere que las variaciones en el régimen de inundación pueden favorecer su establecimiento. La relación positiva detectada entre niveles intermedios de inundación y el crecimiento de *G. triacanthos* apoya esta observación.

Por su parte, en la estructura sur, el patrón de propagación se observa en el margen este, asociado a núcleos incipientes de formación de bosques. En este contexto, el efecto nodriza de la vegetación preexistente parece ser un requisito tanto para las especies nativas como para la invasora, dado a que ambas muestran un patrón de establecimiento vinculado a la cobertura arbórea inicial.

Los resultados de este trabajo no permiten identificar de manera clara una fase biogeomorfológica que actúe como estructurante del componente edáfico. Si bien las observaciones de campo muestran que la vegetación puede desempeñar un rol biogeomorfológico —ya sea reteniendo sedimentos o funcionando como puntos duros que redireccionan el flujo y generan erosión localizada—, estos procesos se manifiestan de forma contingente, dependientes de la interacción entre la estructura de la vegetación y la intensidad y dirección de la corriente. Por ello, su expresión es difícil de generalizar en el contexto de la sucesión biogeomorfológica.

En contraste, fue posible distinguir un patrón textural del suelo que se explica por la dinámica hidrológica general del río, consistente con lo registrado en otras áreas de este sistema de humedales. En este marco, se puede afirmar que, aunque existen procesos biogeomorfológicos a nivel local, el patrón textural del bosque ripario en las fases de sucesión ecológica (estructura norte) y biogeomorfológica (estructura centro) está principalmente modulado por la dinámica fluvial.

El análisis de otras variables edáficas revela la existencia de posibles patrones hacia el sur de la estructura en la fase ecológica (norte). Sin embargo, dichos patrones no muestran una asociación evidente con la distribución de la vegetación, lo que sugiere que la configuración geomorfológica y la dinámica hidrológica desempeñan un papel más determinante en las propiedades edáficas que los procesos biogeomorfológicos mediados por la vegetación.

Cabe señalar la importancia de identificar los posibles efectos ecosistémicos asociados al proceso invasivo de *G. triacanthos*. En este sentido, se propone explorar la relación entre la comunidad microbiana y las especies leñosas dentro del marco del modelo de sucesión biogeomorfológica, dado que estos componentes presentan una asociación más clara con la vegetación pudiendo afectar distintos procesos edáficos.

Finalmente, en la estructura correspondiente a la fase ecológica se detectaron variaciones en la respuesta funcional de la comunidad leñosa asociadas a diferencias en el régimen de inundación. Este resultado resalta la importancia del análisis a escala local, ya que permite identificar comunidades con distinta sensibilidad a las fluctuaciones hídricas. Dicha diferenciación es especialmente relevante en el actual contexto de alteraciones hidrológicas y cambio climático, al posibilitar la distinción entre grupos potencialmente más resilientes y otros más vulnerables. En este marco, resulta pertinente avanzar en la caracterización de la fase ecológica dentro del modelo de sucesión biogeomorfológica, con énfasis en las comunidades riparias menos sensibles a las variaciones del régimen hídrico, dado que estas podrían sostener la estabilidad del sistema frente a perturbaciones.

Cabe señalar que *Gleditsia triacanthos* fue identificada, entre otras especies, dentro de los grupos que muestran mayor respuesta funcional a las variaciones en el régimen de inundación. El análisis comparativo entre las especies de este grupo permitirá profundizar en las características determinantes de este comportamiento funcional en la comunidad de leñosas nativas y la invasora. Si bien parte de esta respuesta podría reflejar redundancias metodológicas asociadas al uso de NDVI —dado que este índice también responde directamente al nivel hídrico—, la detección de especies leñosas con variaciones funcionales

incluso en áreas con baja fluctuación hídrica apoya la validez de esta aproximación y además aporta información novedosa sobre diferencias intra-comunitarias en la respuesta funcional.

La metodología desarrollada en este trabajo constituye un aporte al permitir una zonificación preliminar del comportamiento funcional de las comunidades leñosas, utilizando imágenes satelitales gratuitas y una operativa sencilla. Asimismo, los resultados respaldan el uso del índice MDWI para la caracterización del microrrelieve en relación con la dinámica del régimen hídrico a escala local, lo que abre la posibilidad de aplicar esta herramienta al análisis de otros sistemas riparios donde sea necesario evaluar procesos de alta resolución espacial. No obstante, resulta necesario explorar su desempeño en escalas más amplias, con el fin de valorar su aplicabilidad y consistencia en diferentes contextos.

Referencias bibliográficas

- Adair, R., Sagliocco, J. & Bruzzese, E. 2006. Strategies for the biological control of invasive willows (*Salix* spp.) in Australia. *Australian Journal of Entomology*. 45:259–267
- Alvarez-Clare, S. & Kitajima, K. 2009. Susceptibility of tree seedlings to biotic and abiotic hazards in the understory of a moist tropical forest in Panama. *Biotropica*, 41(1), pp.47–56
- Bornette, G., Tabacchi, E., Hupp, C., Puijalón, S. & Rostan, J. C. 2008. A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biology*. 53: 1692–1705.
- Chang, C.C. & Turner, B.L., 2019. Ecological succession in a changing world. *Journal of Ecology*, 107(2), pp.503–509.
- Corenblit, D., Vautier, F., González, E. & Steiger, J. 2020. Formation and dynamics of vegetated fluvial landforms follow the biogeomorphological succession model in a channelized river. *Earth Surface Processes and Landforms*. 45: 2020–2035
- Corenblit, D., Johannes Steiger, J. & Tabacchi, E. 2010. Biogeomorphologic succession dynamics in a Mediterranean river system. *Ecography*. 33(6): 1136–1148
- Corenblit, D., Steiger, J., González, E., Gurnell, A.M., Charrier, G., Darrozes, J., Dousseau, J., Julien, F., Lamps, L., Larrue, S., Roussel, E., Vautier, F., Voltaire, O., 2014. The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra* L. *Earth Surface. Processes and Landforms*. 39:546–563.
- Corenblit, D., Tabacchi, E., Steiger, J. & Gurnell, A. 2007. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: a review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews*. 84(1–2): 56–86.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982), pp.1119–1144.
- Datri, L., Faggi, A., Gallo, L. & Carmona, F. 2016. Half a century of changes in the riverine landscape of Limay River: the origin of a riparian neoecosystem in Patagonia (Argentina). *Biological Invasions*, 18(6), 1713–1722.
- Davidson, N. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65(10): 934–941.
- DINAMA. Dirección Nacional de Medio Ambiente, 2014. Plan de manejo del Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. Ministerio de Vivienda Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente. Sistema Nacional de Áreas Protegidas. <http://www.mvotma.gub.uy/areas-protegidas/item/10006532esteros-de-farrapos-e-islas-del-rio-uruguay.html>.
- Gazzano, I., Achkar, M. & Díaz, I. 2019. Agricultural Transformations in the Southern Cone of Latin America: Agricultural Intensification and Decrease of the Aboveground Net Primary Production, Uruguay's Case. *Sustainability*. 11: 7011.
- Gazzano, I. 2014. Viabilidad de la ganadería familiar en áreas protegidas de humedales, en un contexto sinérgico de intensificación agraria de inundaciones: Parque Nacional Esteros de Farrapos-Uruguay. Tesis Doctoral. Departamento de Ciencias Sociales y Humanidades. Instituto de Sociología y Estudios Campesinos. Universidad de Córdoba.

España.

González, S. & Mónica, C. 2015. Recolonización natural por bosque ribereño en margen izquierda del embalse de Salto Grande. Identificación de especies pioneras.

Agrociencia Uruguay. 19(1):1-13.

Glova G. & Sagar, P. 1994. Comparison of fish and vertebrate standing stocks in relation to riparian willows (*Salix* spp) in 3 New-Zealand streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 28: 255–266.

Hartter, J., Lucas, C., Gaughan, A.E. and Aranda, L.L., 2008. Detecting tropical dry forest succession in a shifting cultivation mosaic of the Yucatán Peninsula, Mexico. *Applied Geography*, 28(2), pp.134-149.

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

Hortobágyi, B., Corenblit, D., Steiger, J. & Peiry, J. 2018. Niche construction within riparian corridors. Part I: Exploring biogeomorphic feedback windows of three pioneer riparian species (Allier River, France). *Geomorphology* 305: 94–111

Larsen, A., Nardin, W., van de Lageweg, W. & Bätz, N. Biogeomorphology, quo vadis? On processes, time, and space in biogeomorphology. 2020. *Earth Surface Processes and Landforms* 46:12–23.

Lytle, D. & Poff, N. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 94-100.

Marchetti, Z., Villalba, A., Ramonell, C., Brumnich, F. & Pereira, M. 2020. Biogeomorphic succession in a fluvial-lacustrine delta of the Middle Paraná River (Argentina):

Feedbacks between vegetation and morphodynamics. *Science of The Total Environment*. 739. 139799

Nebel, J. & Porcile, J, 2006. La contaminación del Bosque Nativo por especies arbóreas y arbustivas exóticas.

<http://www.guayubira.org.uy/2006/11/la-contaminacion-del-bosque-nativo-por-especies-arboreas-y-arbustivas-exoticas/>

Pace, G., Gutiérrez-Cánovas, C., Henriques, R., Boeing, F., Cássio, F. & Pascoal, C. 2021. Remote sensing depicts riparian vegetation responses to water stress in a humid Atlantic region. *Science of the Total Environment*, 772, p.145526.

Politti, E., Bertoldi, W., Gurnell, A. & Henshaw, A. 2017. Feedbacks between the riparian Salicaceae and hydrogeomorphic processes: A quantitative review. *Earth-Science Reviews*. 176 (2018): 147-165.

Rodríguez, F., Sosa, B. & Achkar, M. 2022. Cartografía como herramienta para la gestión del tramo canalizado del arroyo Cuñapirú. Simposio Paisaje y Cartografía. Facultad de Arquitectura Diseño y Urbanismo. UdelaR. Fray Bentos. Uruguay.

Solari, L., Van Oorschot, M., Belletti, B., Hendriks, D., Rinaldi, M. & Vargas‐Luna, A., 2016. Advances on modelling riparian vegetation—hydromorphology interactions.

River Research and Applications, 32(2), pp.164-178.

Sosa, B. Bases Ecológicas para el control integrado de la de la especie exótica invasora *Gleditsia triacanthos* (Fabaceae) en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. 2021. Tesis doctoral. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas. Universidad de la República.

Sosa, B., Fernández, G. & Achkar, M. 2019. Relación entre la propagación del proceso invasivo de *Gleditsia triacanthos* y la deposición de arena en bosques del Río Uruguay.

GeoUECE. 09(16): 110-122.

Sosa, B., Romero, D, Fernández, G. & Achkar, M. 2018. Spatial analysis to identify invasion colonization strategies and management priorities in riparian ecosystems. *Forest*

Ecology and Management. 411(1):195-202.

Speer, J. H. (2010). *Fundamentals of Tree-ring Research*. Tucson,: University of Arizona Press.

Thomas, LK., Tolle, 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): e50652.

Vesipa, R., Carlo Camporeale, C. & Ridolfi, L. 2017. Effect of river flow fluctuations on riparian vegetation dynamics: Processes and models. *Advances in Water Resources*. 110, pp. 29-50.

Viles, H. 2020. Biogeomorphology: Past, present and future. *Geomorphology*. 366. 106809.

Licenciamiento

Reconocimiento-NoComercial 4.0 Internacional. (CC BY-NC)