

Situación de las poblaciones de *Salix humboldtiana* en el río Chubut, Argentina

Status of *Salix humboldtiana* populations in the Chubut River, Argentina

Ivonne A. Orellana **, Sergio G Vincon ^a,
Agustín Williams ^a, Luciana Acuña ^a

* Autor de correspondencia: ^a Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB),
Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud (FCNyCS), Departamento de Biología y Ambiente,
Esquel, Argentina, tel.: 54-2945-452271, ivonncitaorellana@gmail.com

SUMMARY

The southernmost populations of *Salix humboldtiana* are located in the Chubut River area of Argentina. However, its distribution area in the longitudinal and transverse gradient of the river system, the density of individuals, and the structure of the populations, among other aspects, are still unknown. A survey of *S. humboldtiana* and its hybrids with the invasive willow *Salix x fragilis* was carried out in the upper and middle courses of the Chubut River. For each individual greater than 5 cm DBH, location, sex, diameter, height, canopy status and hydro-geomorphological context were recorded. The DBH/height relationship, sex ratio, natural hybridization frequencies, and the relationship between DBH, height and canopy status with the different hydro-geomorphological elements and their activity (functional / afunctional) were analyzed. 41 populations with a total of 492 individuals of *S. humboldtiana* were recorded between Costa del Chubut and Paso de Indios. *S. humboldtiana* sapling recruitment was exclusively associated with functional hydro-geomorphological elements. 12 % of the populations presented a balanced sex ratio, and 2.5 % of individuals were female hybrids between *S. humboldtiana* and *S. x fragilis*. Hybridizations with *S. x fragilis* contribute to a process of gene dilution and degradation of *S. humboldtiana* populations.

Keywords: *Salix x fragilis*, sauce criollo, riverside, recruitment.

RESUMEN

Es un aspecto bastante conocido que las poblaciones más australes de *Salix humboldtiana* se sitúan en el río Chubut, aunque se desconocen los límites de distribución en el gradiente longitudinal y transversal del sistema fluvial, la densidad de individuos, la estructura de las poblaciones, entre otros. Se realizó un relevamiento de *S. humboldtiana* y los híbridos que forma con *Salix x fragilis*, un sauce exótico que invade riberas y humedales, en el valle alto y medio del río Chubut. Para cada individuo mayor a 5 cm de DAP se registró: ubicación, sexo, diámetro, altura, estado de la copa y contexto hidro-geomorfológico. Se analizó la relación DAP/altura, proporción de individuos femeninos y masculinos, frecuencias de hibridación natural, y la relación entre DAP, altura y estado de la copa con los distintos elementos hidro-geomorfológicos y su actividad (funcional/afuncional). Se registraron 41 poblaciones y un total de 492 individuos de *S. humboldtiana* entre Costa del Chubut y Paso de Indios. El establecimiento de la regeneración de *S. humboldtiana* se asoció exclusivamente a elementos hidro-geomorfológicos funcionales. Se detectó que el 12 % de las poblaciones presenta equilibrio en la proporción de sexos y que el 2,5 % de los árboles muestreados son individuos femeninos híbridos entre *S. humboldtiana* y *S. x fragilis*. Las hibridaciones con *S. x fragilis* contribuyen a un proceso de dilución génica y degradación de las poblaciones de *S. humboldtiana*.

Palabras clave: *Salix x fragilis*, sauce criollo, ribera, regeneración.

INTRODUCCIÓN

Salix humboldtiana Willd. (sauce criollo) es el único sauce nativo sudamericano, con una amplia distribución desde México hasta Argentina, a diferencia de las otras especies de *Salix* cuya distribución ocurre principalmente en el hemisferio Norte. Esta especie se habría originado en un clima cálido subtropical (Argus 2007) y se reconoce como una de las especies basales dentro del género, llegando a proponerse Sudamérica como el centro de origen y diver-

sificación de los sauces (Abdollahzadeh *et al.* 2011). No obstante, en un trabajo más reciente Wu *et al.* (2015) ubican a *S. humboldtiana* como una especie más derivada, con una antigüedad de alrededor de 26 Ma y cuyas relaciones filogenéticas con las otras especies de sauces, no están del todo esclarecidas. En Argentina se encuentra en varias Provincias como Formosa, Misiones, Catamarca, Chaco, Salta, entre otras. En Patagonia hay algunas poblaciones relictuales en las Provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (Gallo *et al.* 2020, Zuloaga *et al.* 2022). Las pobla-

ciones más australes son las del río Chubut, en la provincia del Chubut, Argentina. Por tratarse de poblaciones en el límite de su distribución tienen una enorme importancia para la conservación biológica.

En Patagonia *S. humboldtiana* experimentó una fuerte presión de uso desde los inicios del poblamiento europeo por ser la principal especie arbórea ribereña de los ríos que atraviesan la árida estepa patagónica. Las consecuencias de la presión de uso son de magnitudes considerables y actualmente en muchos sitios solo quedan individuos o poblaciones relictuales (Gallo *et al.* 2020). En Chubut la colonización europea se remonta al año 1865, cuando los primeros colonos galeses arribaron al valle inferior del río Chubut (Casanueva 2016). A principios del siglo XX en el sector medio de la cuenca del río Chubut, se utilizaba *S. humboldtiana* como forrajera, también se obtenían varillas para alambrados, y los troncos más gruesos se usaban para obtener leña, siendo la única especie utilizada para tal fin hasta el año 1960. Entre 1920-1940 los pobladores comenzaron a plantar estacas de álamo (*Populus*), más tarde cerca de 1940 se comenzó a plantar mimbre (probablemente *Salix x fragilis* L.), cuyas estacas se sujetaban con horquetas en el borde del cauce del río. Por otro lado, el ganado doméstico y las liebres consumían la regeneración de *S. humboldtiana* (Amelina San Martín, com. pers. 2020).

Entre las amenazas actuales que enfrentan las poblaciones de *S. humboldtiana* en el río Chubut se cuentan los usos leñeros que aún persisten y la pérdida de hábitat producto de la dispersión de otras especies de sauce exóticas. En la cuenca superior y media del río Chubut las comunidades de sauce de las riberas se componen principalmente de ejemplares femeninos del híbrido *S. x fragilis*, cuya anterior denominación era *Salix x rubens* Schrank. En toda la región patagónica, al igual que en otros lugares del mundo, además, a *S. x fragilis* se lo ha confundido con *Salix fragilis* auc. non L. (actualmente denominado *Salix euxina* I.V. Belyaeva) y figura de esta manera en varias publicaciones relativamente recientes (Budde *et al.* 2011, Belyaeva *et al.* 2018). Los pobladores de la zona suelen denominarlo erróneamente “saucе criollo” o “mimbre”, sin embargo, proponemos denominarlo con el nombre común “saucе híbrido frágil” para evitar confusiones con el saucе criollo (*S. humboldtiana*) o con otras especies de saucе a las que también se llama de manera generalizada “mimbre”. Las frecuencias de *S. x fragilis* en el río Chubut rondan un 69 %, las de *S. humboldtiana* 18 %, y en menor proporción también hay *Salix x fragilis* f. *vitellina* (L.) I.V. Belyaeva (anteriormente *Salix alba* var. *vitellina*) (7,5 %), *Salix caprea* L. (3 %), *Salix euxina* I.V. Belyaeva (1,5 %) así como el nuevo híbrido entre *S. humboldtiana* y *Salix x fragilis* (Orellana *et al.* 2016).

Salix x fragilis no solo se ha identificado como la especie de saucе más invasora de la provincia de Chubut, sino que también provoca la mayor parte de las invasiones en las provincias de Río Negro y Neuquén (Budde *et al.* 2011, Orellana *et al.* 2016). Los sauces exóticos se difun-

den ampliamente en ambientes de ribera y humedales de toda la región patagónica de Argentina y Chile, debido a su facilidad para multiplicarse por esquejes y enraizar fácilmente en ambientes inundados (Budde *et al.* 2011). En Río Negro se encontró que *S. x fragilis* tiene, además, una mayor tasa de crecimiento en diámetro que *S. humboldtiana* (Thomas y Leyer 2014). Entre los factores que determinan la susceptibilidad de los ecosistemas nativos a la invasión de especies exóticas se encuentran: los disturbios previos y la estructura de las comunidades nativas. En general las áreas que presentan mayores niveles de disturbio, suelen ser ambientes propicios para que se produzcan invasiones y, en las comunidades de ribera de Patagonia, las dinámicas de disturbios de los ríos favorecen particularmente las invasiones de *S. x fragilis* (Datri *et al.* 2016).

Si bien la pérdida de hábitat de una especie cuya distribución es restringida y se limita solo a las márgenes de los ríos y humedales, constituye en sí una amenaza, la hibridación de *S. x fragilis* con *S. humboldtiana* representa una amenaza aún mayor debido a las implicancias evolutivas. En la hibridación se estima que *S. humboldtiana* es el donador de polen (Bozzi *et al.* 2012) y se cruza con individuos femeninos de *S. x fragilis*. Genéticamente este tipo de hibridaciones constituye una introgresión, con pérdida de identidad genética de las poblaciones de la especie nativa (Bozzi *et al.* 2012, Gallo *et al.* 2020). Estos eventos de hibridación son bastante frecuentes en el género *Salix* (Wu *et al.* 2015). En Norteamérica, por ejemplo, *S. x fragilis* es capaz de hibridar con *Salix alba* var. *vitellina* y el 99 % de los individuos resultantes son femeninos (Shafroth *et al.* 1994).

Salix humboldtiana, al igual que las otras especies de saucе, es una especie dioica; con individuos portadores de flores femeninas e individuos portadores de flores masculinas. La polinización ocurre por viento e insectos (abejas, mariposas, abejorros y escarabajos, entre otros) (Füssel *et al.* 2007). En las poblaciones de *Salix*, en general, hay un sesgo o desviación en la proporción de sexos, siendo más abundantes los individuos femeninos. En algunos estudios se demostró una mayor mortalidad en individuos masculinos debido al ataque de invertebrados (insectos) y vertebrados herbívoros (roedores) (Elmqvist *et al.* 1988, Ahman 1997, Yang *et al.* 2020). Pero la proporción de sexos también es afectada por diferencias en las tasas de nacimiento, crecimiento o mortalidad y por diferencias en los costos reproductivos, que suelen ser mayores en los individuos femeninos (Obeso 2002). Para *Salix* se considera que una proporción de sexos equilibrada es 50:50 y que un sesgo 60:40, femeninos a masculinos es aceptable para mantener un equilibrio en los entrecruzamientos, mientras que si la proporción de femeninos supera el 60 % entonces se ve afectada la producción de semillas (Crawford y Balfour 1983).

Finalmente cabe mencionar que las poblaciones de *S. humboldtiana* al igual que las poblaciones de otras especies de saucе, forman parte de los componentes bióticos de sistemas fluviales. En estos sistemas se pueden reconocer

al menos cuatro dimensiones o gradientes. La dimensión longitudinal corresponde al gradiente aguas arriba-aguas abajo. El gradiente transversal está relacionado con los intercambios de materia y energía entre el curso de agua y las zonas aluviales ribereñas, se distinguen allí elementos hidro-geomorfológicos como: cursos principales, meandros, islas fluviales, planicie de inundación, entre otros. La dimensión vertical hace referencia a la estratificación de los ecosistemas de superficie y de las aguas subterráneas del acuífero aluvial. La dimensión temporal incluye los cambios que se producen en el tiempo a diversas escalas (Noé 2013, Hernández Viera 2018).

Los objetivos que nos fijamos fueron: establecer el límite oeste de la distribución de *S. humboldtiana* en el río Chubut y analizar su distribución en el gradiente longitudinal del río. Identificar las poblaciones remanentes, su densidad de individuos, sus características dasométricas y la proporción de sexos en las poblaciones. También evaluamos la ocurrencia o no de regeneración natural y la frecuencia de hibridación natural entre *S. humboldtiana* y *S. x fragilis*. Analizamos la relación entre el diámetro, la altura y el estado de la copa de *S. humboldtiana* con los elementos hidro-geomorfológicos funcionales y afuncionales del gradiente transversal del río bajo la hipótesis “Individuos jóvenes de *S. humboldtiana* se establecen únicamente en elementos hidro-geomorfológicos funcionales, individuos añosos situados en terrazas afuncionales son indicadores de que antaño el lecho del río estuvo allí”.

MÉTODOS

Sistema en estudio. El río Chubut comprende una cuenca de aproximadamente 53.234 km². Su diseño varía según el tramo considerado, alternando extensos sectores de fajas de meandros con otros donde el valle se angosta y el cauce se encajona. El tramo medio se caracteriza por una mayor amplitud en los caudales estacionales que en el tramo superior, desarrollando un cauce de 80 m aproximadamente. El río presenta dos tipos de clima delimitados por la isohieta de 500 mm. Hacia el oeste de la isohieta el clima es frío húmedo, con precipitaciones anuales desde 500 mm hasta alrededor de 1.000 mm, con nevadas invernales y heladas prácticamente durante todo el año, la vegetación en este sector consiste de mallines de altura y estepa. Hacia el Este de la isohieta de 500 mm el clima es frío árido, con vientos fuertes y secos y un gradiente oeste-este de temperaturas medias anuales que va desde los 8 °C a los 12 °C y precipitaciones anuales entre 200-100 mm, la vegetación es de estepa. El régimen del río es de tipo mixto pluvio-nival, en el que las crecidas están sujetas a los aportes de precipitaciones pluviales en otoño e invierno y al aporte por derretimiento de la nieve en primavera, los caudales máximos ocurren en octubre y los mínimos en marzo (Moyano y Moyano 2013).

Realizamos un muestreo preferencial en sentido oeste-este, en el valle de la cuenca alta y media del río Chubut, a lo largo de aproximadamente 400 km, desde una de sus na-

cientes en el sector Arroyo Minas, Provincia de Río Negro, hasta el sector La Angostura en proximidades de la localidad de Paso de Indios, en la Provincia del Chubut (figura 1). El diseño del muestreo se ajustó a la accesibilidad que brinda la red vial, que corre paralela al cauce del río prácticamente en todo su recorrido. En este tramo se estima que se ha cubierto alrededor del 50 % de las poblaciones de *S. humboldtiana* de la margen sur del río. La margen norte, debido a las dificultades de acceso que presenta, solo fue relevada en el sector comprendido entre Costa del Chubut y Piedra Parada.

Se relevaron 52 sitios en los que se constató presencia/ ausencia de *S. humboldtiana*. Se obtuvo la posición geográfica. A los efectos de los análisis se consideró que cada sitio constituía una población cuando estuvo separado de otro por más de 0,5 km de distancia. En cada población con presencia de *S. humboldtiana* se censaron todos los individuos > 5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). A cada individuo se le midieron: DAP, altura (H), estado de la copa (proporción de copa viva, en %) y sexo. Además, se registraron signos de daños por sequía (ramas secas, ápices muertos), ramoneo, fuego y uso leñero (cortes de ramas importantes en árboles vivos y presencia de tocones).

A cada individuo > 5 cm DAP se le registró el elemento hidro-geomorfológico en el que estaba situado en el gradiente transversal (perpendicular al cauce principal del río) (Hernández Viera 2018). Los elementos hidro-geomorfológicos encontrados fueron: cauce actual del río, planicie de inundación, isla fluvial, meandro, y terraza. Asimismo, se distinguió entre elementos hidro-geomorfológicos funcionales: es decir, que evolucionan en respuesta a las condiciones hidrogeológicas actuales, con escasa estabilidad de suelo, puesto que existe erosión y/o sepultamiento por sedimentación y donde la napa freática suele estar cerca de la superficie (siendo esto favorable para el crecimiento de ciertas plantas) y b) elementos hidro-geomorfológicos afuncionales, que se generaron bajo condiciones morfo-dinámicas más antiguas y donde actualmente ya no se registran vestigios de inundaciones, la vegetación establecida es la propia de la estepa, con desarrollo de arbustos añosos y formación de suelo.

En todos los sitios donde se detectaron híbridos entre *S. humboldtiana* y *S. x fragilis*, también se registraron: DAP, altura (H), proporción de copa viva (%) y sexo. En los sitios donde había regeneración de *S. humboldtiana* se realizó un conteo de los individuos < 5 cm DAP. En grandes manchones, donde la densidad de individuos era elevada, se asignó un valor de más de 1.000 individuos por sitio. También se registró el elemento hidro-geomorfológico y estado funcional al que estuvo asociada la regeneración.

Análisis de datos. A partir de los puntos GPS se generaron capas de puntos que fueron exportadas al Software QGIS. A partir de este software fue posible descargar la información geográfica vectorial completa, su geometría y tabla de atributos asociada de capas base de ríos, lagos, rutas

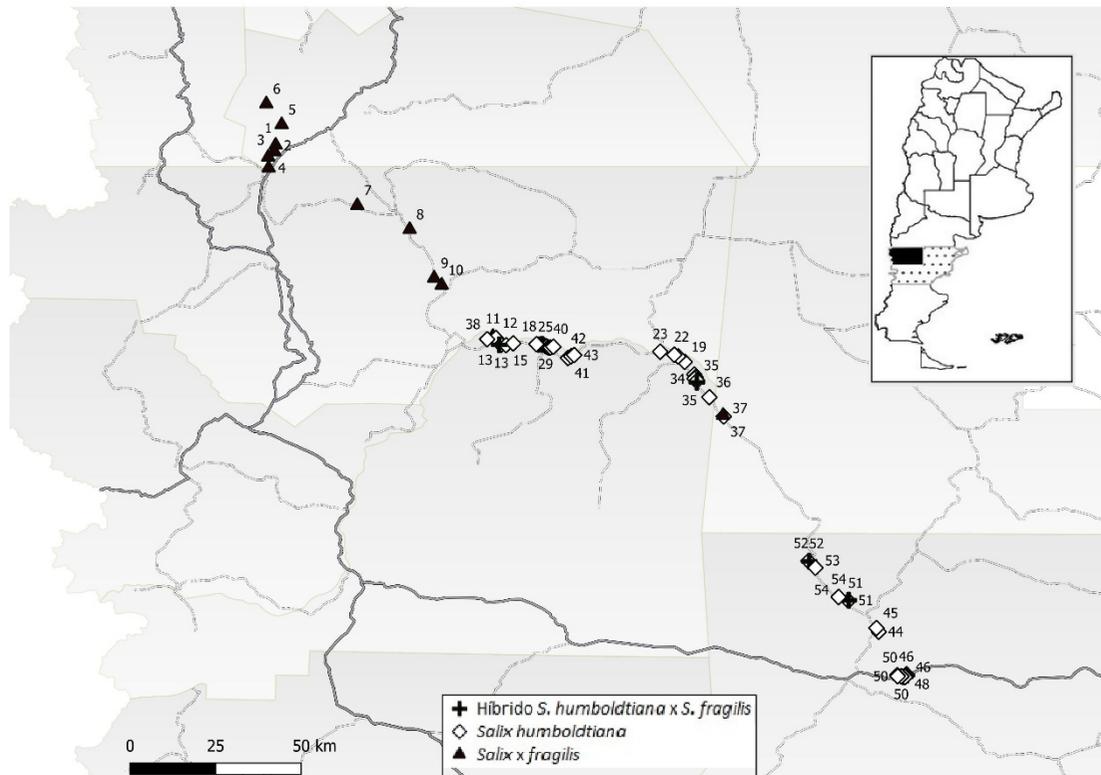


Figura 1. Distribución de las poblaciones de *S. humboldtiana* (rombo blanco), *S. x fragilis* (triángulo negro) e híbridos entre *S. humboldtiana* y *S. x fragilis* (cruz negra) en el tramo superior y medio del Río Chubut (n = 52 sitios). *S. x fragilis* no se muestra en este mapa desde Costa del Chubut hasta Paso de Indios, pero está siempre presente.

Population distribution of *S. humboldtiana* (white diamond), *S. x fragilis* (black triangle) and hybrids between *S. humboldtiana* and *S. x fragilis* (black cross) in the upper and middle courses of the Chubut River (n = 52 sites). *S. x fragilis* is not shown on this map from Costa del Chubut to Paso de Indios, but it is present.

y límites políticos de la zona de estudio de las provincias de Chubut y Río Negro, a través del servicio Web Feature Service del Geoportel del Instituto Geográfico Nacional. La información de los individuos y poblaciones fue completada con los datos del muestreo produciendo las tablas de atributos que permiten la generación de cartografía específica. Se generó un mapa de distribución de *S. humboldtiana*.

Se obtuvieron: el DAP y la altura promedio, las frecuencias de individuos por población y por clase diamétrica, la cantidad de fustes media por individuo, así como la proporción de sexos por población. Se analizó la proporción de sexos por población en relación con la proporción de sexos esperada en poblaciones en equilibrio: 45:55–60:40 (Crawford y Balfour 1983). Se analizó la correlación entre la altura y el DAP mediante un análisis de sendero (Path Way) con el programa Infostat. Asimismo, se evaluó la relación el DAP y el Sexo, mediante un ANOVA en el cual DAP fue la variable de respuesta y SEXO el factor con 3 niveles: femenino, masculino e indeterminado, se usó la prueba de Tuckey a posteriori.

Para analizar la relación entre diferentes atributos de *S. humboldtiana* y los elementos hidro-geomorfológicos del gradiente transversal se realizaron tablas de contingencia. Se puso a prueba la $H_0 = S. humboldtiana$ se establece homogéneamente en el gradiente transversal del río, independientemente del DAP, la H y el estado de la copa. Las variables de respuesta fueron: DAP, H y proporción de copa viva, respectivamente. La variable de clasificación fue elemento hidro-geomorfológico con sus niveles: cauce del río, isla fluvial, planicie de inundación, meandro y terraza. Se estratificó por actividad con dos niveles: funcional, afuncional. Se utilizó el programa Infostat.

RESULTADOS

Distribución y caracterización de las poblaciones de S. humboldtiana. Se constató ausencia de *S. humboldtiana* en el tramo superior del valle del río Chubut. En cambio, en este sector al igual que en todo el resto del área estudiada hasta la localidad de Paso de Indios, se registró frecuentemente ejemplares femeninos del híbrido *S. x fragilis* y

en mucha menor proporción *S. x fragilis f. vitellina*. En el segmento medio del valle del río Chubut, entre la localidad de Costa del Chubut y Paso de Indios (figura 1) se registraron 41 poblaciones de *S. humboldtiana* que albergaban 492 individuos mayores a 5 cm de DAP. Las coordenadas geográficas figuran en el anexo 1.

Las poblaciones de *S. humboldtiana* del límite Oeste de la distribución, próximas a Costa de Chubut presentan una baja densidad de individuos, en cambio a partir de Piedra Parada (figura 1) aumenta la densidad de individuos por población. La mayor parte de las poblaciones tienen entre 1 y 10 individuos (figura 2). Las poblaciones más densas se encuentran en el tramo Cerro Cóndor-Paso Berwyn (figura 1).

En relación con los daños a nivel de individuos se registraron escasos signos de ramoneo en adultos y escasas cicatrices de fuego. En cambio, muchos árboles presen-

taron daños en sus copas: el extremo apical de los fustes principales muerto y/o ramas importantes muertas. Alrededor del 6 % de los individuos presentan cicatrices de cortes con motosierra en el fuste principal y/o ramas laterales. También fue frecuente encontrar tocones o fustes viejos tirados producto de aprovechamientos antiguos.

En relación con el tamaño de los árboles, el DAP promedio general fue de 38,1 cm \pm 1,2 (EE), la mayor parte de los individuos presentaron diámetros entre 5 y 60 cm (figura 3) y solo algunos individuos llegaron a medir entre 100-121 cm de DAP. La altura promedio fue de 5,6 m \pm 0,07 (EE), aunque individuos excepcionales alcanzan alturas entre 10 y 14,8 m. No se encontró relación entre altura y diámetro, individuos jóvenes alcanzan alturas similares o superiores a otros de mayor diámetro ($r = 0,27$; $P < 0,0001$; $n = 488$).

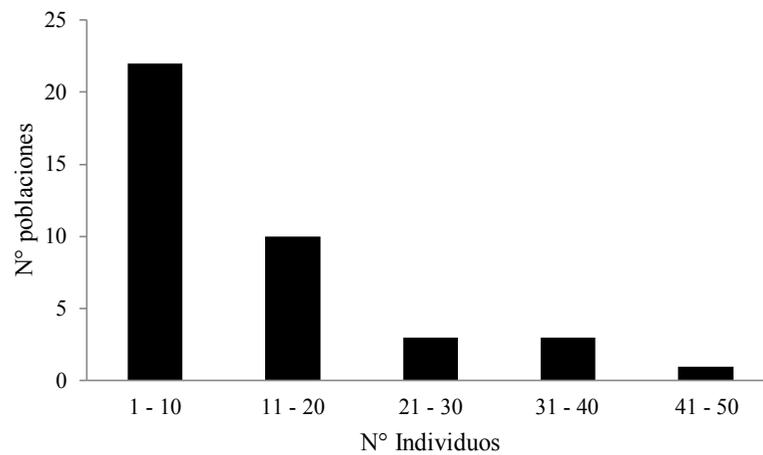


Figura 2. Frecuencias de poblaciones en relación con la densidad de individuos por población ($n = 41$).
Population frequencies in relation to the density of individuals per population ($n = 41$).

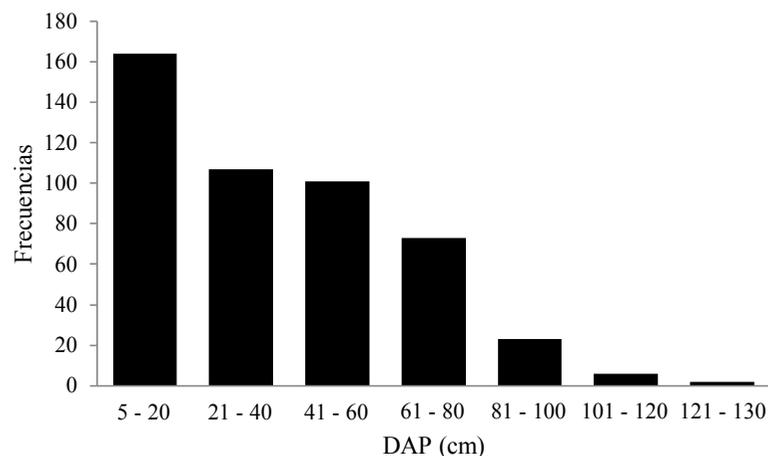


Figura 3. Frecuencia de individuos en función del DAP ($n = 490$).
Frequency of individuals as a function of DBH ($n = 490$).

La mayor parte de los árboles son monofustales, con un único fuste principal masivo (figura 4). Sin embargo, múltiples ejemplares presentan formas variadas como ser el fuste principal postrado total o parcialmente y ramas laterales erguidas convertidas en nuevos fustes principales. En relación con las copas, la mayoría de los árboles más gruesos (añosos) han perdido parte de su copa y presentan numerosas ramas muertas, la proporción de copa viva promedio fue de alrededor del 55,8 % ± 1,3 (EE).

Relación entre el DAP, H y el estado de la copa de S. humboldtiana con los elementos del gradiente hidro-geomorfológico. Hubo un efecto del estrato actividad: funcional/afuncional (Estadístico Prueba de Cochran-Mantel-Haenszel = 62,81; $P < 0,0001$) por lo que resulta más apropiado

analizar la relación entre el DAP y los elementos hidro-geomorfológicos por estrato. Se encontró una relación entre el DAP y los elementos hidro-geomorfológicos funcionales (Chi cuadrado de Pearson = 140,89, $P < 0,0001$), en cambio no la hay con los elementos hidro-geomorfológicos afuncionales (Chi cuadrado de Pearson = 13,75; $P = 0,8431$). Los individuos se distribuyen principalmente en planicies de inundación y terrazas. En islas fluviales y márgenes del cauce del río predominan individuos delgados < 15 cm de DAP. En planicies de inundación la mayoría de los individuos son delgados o de diámetros intermedios. En Meandros solo hay individuos de alto DAP. En terrazas hay una alta frecuencia de individuos delgados y también se registra el 50 % de los individuos mayores a 60 cm de DAP, los más gruesos y añosos (cuadro 1; figura 5A).

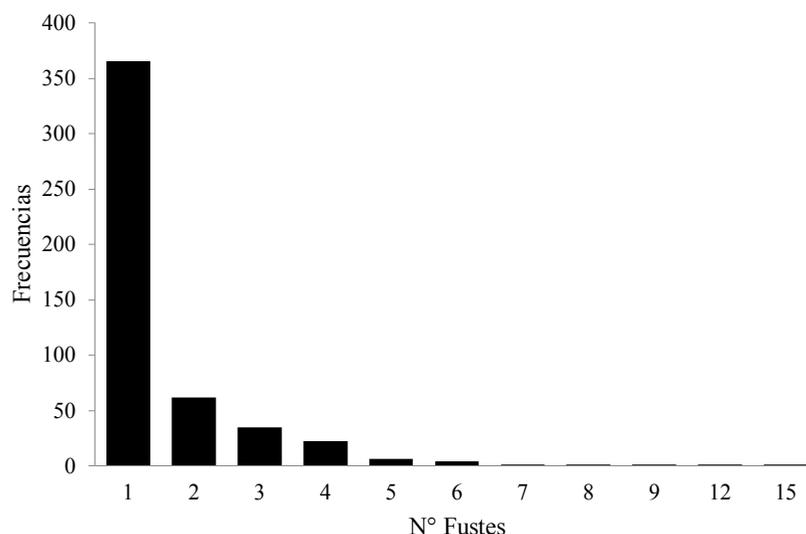


Figura 4. Frecuencias de individuos según el número de fustes por individuo (n = 489).
 Frequencies of individuals according to the number of stems per individual (n = 489).

Cuadro 1. Tabla de contingencia para la relación entre el diámetro a la altura del pecho (DAP) de *S. humboldtiana* y los elementos hidro-geomorfológicos funcionales en el gradiente transversal del tramo medio del río Chubut.

Contingency table for the relationship between the diameter at breast height (DBH) of *S. humboldtiana* and the functional hydro-geomorphological elements in the transverse gradient of the middle section of the Chubut River.

Elemento hidro-geomorfológico	DAP (cm)						Total
	< 15	16-30	31-45	46-60	61-75	> 75	
Isla fluvial	4	0	0	0	0	0	4
Cauce río	12	8	1	2	0	0	23
Planicie de inundación	26	43	17	8	4	4	102
Meandro	0	0	0	5	1	6	12
Terraza	79	13	18	9	13	2	134
Total	121	64	36	24	18	12	275

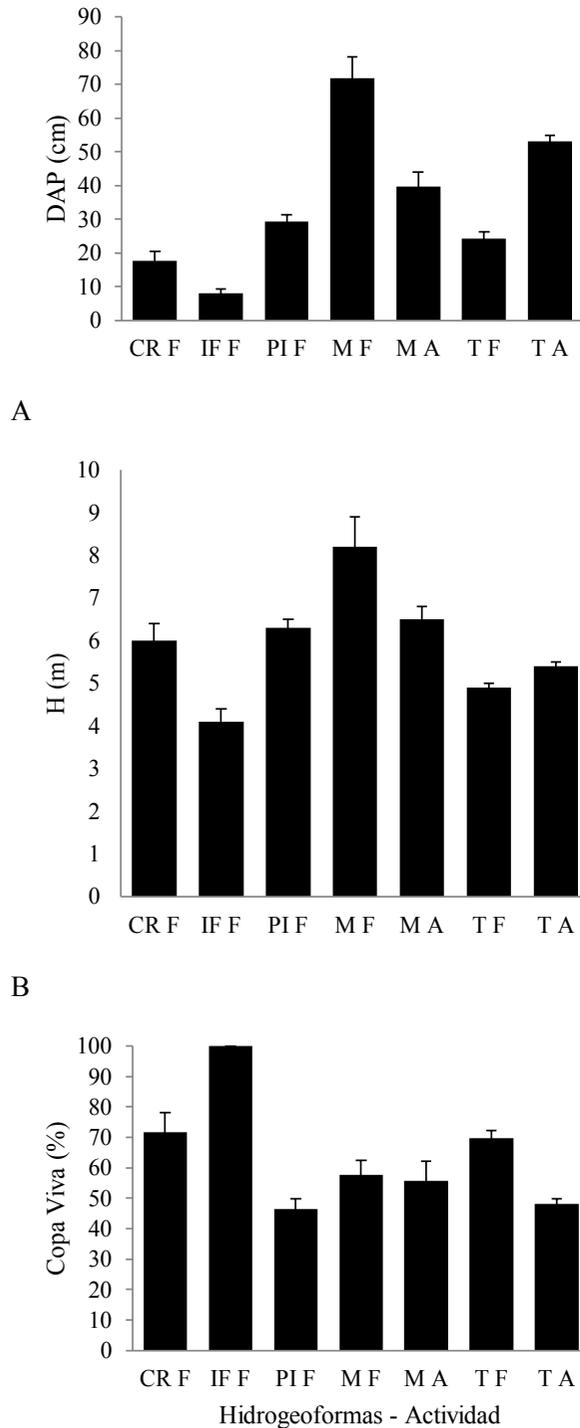


Figura 5. Variación promedio \pm EE: A) del DAP, B) la altura (H) y C) copa viva de *S. humboldtiana* en el gradiente transversal del río Chubut. CR = cauce de río, IF = isla fluvial, PI = planicie de inundación, M = meandro, T = terraza; F = funcional, A = afuncional, n = 492.

Average variation \pm SE: A) of DBH, B) height (H) and C) living treetop of *S. humboldtiana* in the transverse gradient of the Chubut River. CR = riverbed, IF = river island, PI = flood plain, M = meander, T = terrace; F = functional, A = afuncional, n = 492.

También hubo efecto de actividad para la relación entre la altura y los elementos hidro-geomorfológicos (Estadístico Prueba de Cochran-Mantel-Haenszel = 56,43; $P < 0,0001$). Se encontró una relación entre la altura y los elementos hidro-geomorfológicos funcionales (Chi cuadrado de Pearson = 66,56; $P < 0,0001$), en cambio no la hubo con los elementos hidro-geomorfológicos afuncionales (Chi cuadrado de Pearson = 6,01; $P = 0,988$). En cauce de río e islas fluviales se registraron principalmente individuos de entre 2 y 6 m y ningún individuo mayor a 6 m. En planicies de inundación predominaron los individuos entre 4 y 8 m. En meandro se registraron alturas intermedias y en las terrazas funcionales las alturas más frecuentes fueron de entre 2,1 y 6 m (cuadro 2; figura 5 B).

En relación con la variación del estado de la copa, también hubo un efecto de actividad (Estadístico Prueba de Cochran-Mantel-Haenszel = 71,11; $P < 0,0001$). Se encontró una relación entre el estado de la copa y los elementos hidro-geomorfológicos funcionales (Chi cuadrado de Pearson = 73,02; $P < 0,0001$), en cambio no la hay con los elementos hidro-geomorfológicos afuncionales (Chi cuadrado de Pearson = 1,87; $P = 0,9996$). En cauce de río e islas fluviales los árboles presentan altos porcentajes de copa viva. En planicies de inundación hay variabilidad en el estado de la copa. En meandros el estado de las copas es intermedio. En terrazas funcionales la mayor parte de los individuos presenta una copa entre 51-100 % (cuadro 3; figura 5C). En terrazas afuncionales en cambio, el 59 % de los individuos presentan entre 5-50 % de sus copas vivas.

Proporción de sexos por población. El 47,86 % de los individuos fueron masculinos, el 34,8 % femeninos y el 17,34 % no se pudo determinar. En cuanto a la proporción de sexos por población, el 68 % de las poblaciones presenta árboles femeninos y masculinos, el 18 % solo femeninos y el 12 % solo masculinos. Cuando se analizó la relación entre femeninos y masculinos por población se encontró que el 50 % de las poblaciones presenta exceso de pies masculinos (más del 55 % de pies masculinos). El 38 % exceso de pies femeninos (más del 60 % pies femeninos) y sólo en 12 % de las poblaciones hay equilibrio en la proporción de sexos (de 45:55 a 60:50, femeninos: masculinos). Hubo diferencias altamente significativas en el DAP entre los diferentes sexos ($F = 51,09$; $P < 0,0001$). Los individuos masculinos tuvieron DAP promedio mayores (46,67 cm) que los femeninos (38,10 cm) y estos a su vez mayores DAP que los indeterminados (15,82 cm) ($P = 0,05$).

Regeneración natural. Encontramos 10/41 sitios con regeneración de *S. humboldtiana*. La regeneración ocurre en grupos de individuos y estuvo restringida solo a elementos hidro-geomorfológicos funcionales: cauce actual del río (márgenes), escarpas, islas fluviales y albardones. Detectamos 3 sitios con menos de 50 individuos, 2 sitios con manchones entre 51 y 200 individuos y 5 sitios con más de 1.000 individuos. En los albardones donde la densidad

Cuadro 2. Tabla de contingencia para el estrato funcional, para la relación entre la altura de *S. humboldtiana* y los elementos hidrogeomorfológicos del gradiente transversal del tramo medio del río Chubut.

Contingency table for the functional stratum, and for the relationship between height of *S. humboldtiana* and the hydro-geomorphological elements of the transverse gradient of the middle section of the Chubut River.

Elemento hidro-geomorfológico	Altura (m)					Total
	2,1-4	4,1-6	6,1-8	8,1-10	>10	
Isla fluvial	2	2	0	0	0	4
Cauce río	3	10	6	4	0	23
Planicie de inundación	10	48	28	14	2	102
Meandro	0	3	5	3	1	12
Terraza	54	63	15	2	0	134
Total	69	126	54	23	3	275

Cuadro 3. Tabla de contingencia para el estrato funcional para la relación entre el estado de la copa de *S. humboldtiana* y los elementos hidrogeomorfológicos del gradiente transversal del tramo medio del río Chubut.

Contingency table for the functional stratum, and for the relationship between the *S. humboldtiana* treetop status and the hydro-geomorphological elements of the transverse gradient of the middle section of the Chubut River.

Elemento hidro-geomorfológico	Copa Viva (%)				Total
	0-25	26-50	51-75	76-100	
Isla fluvial	0	0	0	4	4
Cauce río	1	7	2	13	23
Planicie de inundación	39	24	9	30	102
Meandro	0	5	6	1	12
Terraza	8	29	35	61	133
Total	48	65	52	109	274

de individuos fue mayor, la regeneración presentaba DAP entre 2-10 cm y alturas entre 2 y 4 m. En los márgenes del cauce actual del río se registró baja densidad de renovales y los mismos presentaron signos de ramoneo por ganado bovino y equino.

Híbridos naturales entre S. humboldtiana y S. x fragilis. En 7/41 poblaciones se detectaron 13 individuos híbridos entre *S. humboldtiana* y *S. x fragilis* (figura 1). Esto representa el 2,5 % del total de individuos muestreados ya sea *S. humboldtiana* o sus híbridos (504 individuos adultos). El DAP promedio \pm EE de los híbridos fue de $15,48 \pm 2,29$ cm y la altura de $5,86 \pm 0,44$ m de altura y $57,72 \pm 11,54$ % de copa viva. Todos los híbridos a los que se les pudo determinar el sexo fueron femeninos. Se los registró tanto en las márgenes del cauce actual del río, planicies de inundación y terrazas funcionales. Las hojas de los híbridos son morfológicamente diferentes a las de los parentales. El color de las ramas jóvenes y de las hojas es más similar al de *S. x fragilis*, de color castaño- amarillento. El largo y

ancho de las hojas y su forma son intermedias entre las que presentan los parentales.

DISCUSIÓN

El límite oeste de la distribución de *S. humboldtiana* se encontró en proximidades de Costa del Chubut, probablemente condicionado por las heladas. En Paso del Sapo, donde las poblaciones de *S. humboldtiana* son abundantes, las frecuencias de heladas anuales para el periodo 2012-2019 variaron entre 7 y 96, mientras que, para el mismo periodo en El Maitén, que es la localidad más cercana aguas arriba donde *S. humboldtiana* ya no está presente, ocurrieron entre 59 y 123 heladas anuales (INTA 2020). En general, la distribución de las plantas suele estar determinada por la respuesta fisiológica a las condiciones ambientales determinadas por el clima. Con anterioridad se reportó que *S. humboldtiana* es una especie de origen tropical y sensible a las heladas (Argus 2007, Pinilla *et al.* 2015, Gallo *et al.* 2020).

En relación con la densidad poblacional, esta suele ser mayor en el centro del área de distribución que en los márgenes (Soberon 2007). En los extremos de la distribución ocurren efectos de borde, influencia del clima, ruptura de barreras de dispersión, competidores y factores antropogénicos. En este sentido, en el río Chubut las poblaciones de *S. humboldtiana* próximas a Costa del Chubut se caracterizaron por su baja densidad y por estar situadas en terrazas afuncionales y a considerables distancias de otras poblaciones vecinas. Entre Paso del Sapo y Paso Berwyn, en cambio, las poblaciones presentaron un mayor número de individuos, correspondiéndose con características del centro de la distribución de las poblaciones. Este mismo tramo, además, ha tenido menor presión de uso cultural debido a las bajas densidades de poblamiento. En este sentido los factores climáticos y antropogénicos explican la actual distribución de *S. humboldtiana* en el gradiente longitudinal del valle medio del río Chubut.

En relación con la distribución de *S. humboldtiana* en el gradiente transversal del río, los patrones en la distribución de los diámetros indicaron que la regeneración no ocurre en cualquier área de la ribera, sino solamente asociada a áreas inundables. La regeneración ocurre por semillas que acarreadas por la corriente se depositaron y germinaron en sectores de escasa corriente, principalmente en albardones. Los renovales crecen rápidamente en altura alcanzando a los 5 cm de DAP la misma altura que árboles notablemente más añosos de 70-80 cm DAP, desarrollan copas exiguas, poco frondosas, con ramas laterales y el ápice del eje principal sanos. La regeneración enfrenta la amenaza de la herbivoría, debido a que los animales domésticos acceden fácilmente a ella a través del cauce del río. En las planicies de inundación y terrazas funcionales se registraron las más altas frecuencias de individuos de DAP intermedios, las alturas en cambio fueron mayores en planicies de inundación que en terrazas funcionales. Estas diferencias en altura, las atribuimos a un acceso diferencial al agua entre planicies de inundación y terrazas funcionales. Las terrazas funcionales y afuncionales se encuentran a una mayor altura con respecto al cauce actual del río y a una distancia lateral también mayor. Los mayores valores de DAP y altura se registraron en meandros funcionales, donde las inundaciones son periódicas, el flujo de agua es lento y da lugar a que se depositen materiales finos como limos, resultando ambientes estables con condiciones propicias para el establecimiento y crecimiento. Finalmente, en las terrazas afuncionales se registraron los mayores valores de DAP, alturas intermedias y un notable deterioro de la copa, con solo un 5 -50 % de la copa viva. Estos individuos añosos se encuentran distribuidos en una matriz de estepa, a distancias que escasamente superen los 0,5 km del cauce del río. El deterioro de la copa puede explicarse como producto del déficit de agua durante la estación seca, en la cual el caudal superficial del río se reduce notoriamente y, proba-

blemente, se reduzca también el agua subterránea. Cabe recordar que en la estepa la radiación solar es muy alta en verano y el aporte anual por lluvias escaso, cercano a 200 mm. El déficit hídrico producto de la sequía estival generaría: 1) la muerte del extremo apical, haciendo que los árboles más viejos vayan perdiendo altura y 2) muerte de grandes ramas, provocando reducción en la copa.

Un patrón de establecimiento de los renovales similar fue descrito en el bajo Paraná, donde *S. humboldtiana* se establece en sectores inundables con suelos compuestos por limos y arenas y sujetos a continuos aportes de depósitos fluviales que suelen enterrar una buena parte del tallo de los renovales. Diferentes mecanismos como son: la capacidad para emitir raíces adventicias y neumatóforos a partir del tallo, la capacidad de reordenar el sistema radicular y el follaje en respuesta a sedimentaciones a gran escala y la capacidad de trasladar oxígeno desde las ramas a las raíces cuando los suelos permanecen inundados. Las raíces más profundas en cambio le permiten sobrevivir durante los periodos de sequía, propios de ambientes ribereños con fuertes regímenes de disturbio hidrológico (Liotta 2001, Casco y Neiff 2006). La existencia de estos mecanismos también permite comprender la variada y sorprendente arquitectura de múltiples ejemplares adultos de *S. humboldtiana* del río Chubut. Esta arquitectura da cuenta del activo intercambio y movimiento de materiales ocasionado por pulsos hidrológicos estocásticos que generan remoción de árboles adultos ya establecidos, que luego del evento sobreviven y adquieren morfologías particulares. Algunos de ellos a posteriori quedan en posición postrada o semipostrada y sobreviven al disturbio a través del desarrollo de ramas laterales que se convierten en la/las parte erguida y dominante del nuevo árbol, cuyo tronco principal permanece postrado.

En relación con las proporciones de sexo de las poblaciones de *S. humboldtiana* del río Chubut, estas se encuentran alejadas de las proporciones en equilibrio esperadas que mencionan Crawford y Balfour (1983). Altas proporciones de individuos masculinos han sido asociadas a ambientes sujetos a condiciones extremas (e.g. sequía) y reportadas como frecuentes en especies leñosas dioicas, aunque algunas especies de *Salix*, tienen desviaciones de la proporción de sexos que favorecen a los individuos hembra (Elmqvist *et al.* 1988, Åhman 1997). Otra de las inquietudes que nos planteamos para las poblaciones del límite oeste (Costa del Chubut) fue si las distancias entre individuos femeninos y masculinos separados por más de 0,5 km permitirían que ocurran entrecruzamientos que generen semilla fértil. Como ya se mencionó en la introducción, la polinización de *S. humboldtiana* es por viento e insectos. En el río Chubut *S. humboldtiana* florece entre octubre y noviembre y constituye una fuente de polen y néctar, contribuyendo a la oferta floral de primavera. En *Salix*, los insectos son atraídos por olores emanados de las hojas, y de nectarios ubicados en la base de las flores. Las flores recompensan las visitas con polen y néctar

en los árboles masculinos y con néctar en los femeninos. Los olores son similares entre géneros y entre especies de *Salix*, lo cual favorece las visitas a pies femeninos y masculinos y facilita la hibridación entre especies (Tollsten y Knudsen 1992, Füssel *et al.* 2007). Las distancias entre pies a las cuales la polinización permite la formación de semillas fueron estudiada en *Salix repens* L. En árboles femeninos y masculinos separados por entre 0 y 5 m ocurre polinización por mariposas y abejorros, mientras que si las distancias entre pies son de entre 7 y 10 m la formación de semillas declina por un menor número de visitas de los polinizadores (de Jong *et al.* 2005). En relación con lo expuesto, es poco probable que esté ocurriendo entrecruzamiento en el caso de árboles que se encuentran aislados y a distancias superiores a 0,5 km.

Retomando la idea previa, no solo encontramos más individuos masculinos de *S. humboldtiana*, sino que, además, estos tienen un DAP 1,2 veces mayor a los pies femeninos. Estas diferencias pueden deberse a variaciones en la asignación de recursos debidas al sexo. Los recursos son finitos y en general las plantas los asignan a tres procesos básicos: reproducción, defensa y crecimiento (Obeso 2002). En especies dioicas se ha observado, en general, un mayor esfuerzo reproductivo y de defensa en individuos femeninos que destinan una gran parte de los nutrientes a la producción de flores e infrutescencias en desmedro de la producción de hojas, lo que luego repercute en menores crecimientos, como es el caso de *Salix planifolia* Pursh (Crawford y Balfour 1983, Elmqvist *et al.* 1991). En cuanto a la asignación de recursos a defensa se ha visto que los individuos masculinos de *Salix* suelen ser más atacados por herbivoría, por lo que se asume que los árboles femeninos asignan una mayor cantidad de recursos a la defensa a expensas del crecimiento, aunque también hay excepciones como el caso de *Melanospora* que afecta principalmente individuos femeninos (Åhman 1997). Se ha encontrado que los individuos femeninos de *Salix suchowensis* W.C. Cheng ex G. H. Zhu tienen una mayor tasa de supervivencia que individuos masculinos (Yang *et al.* 2020). Además, encontraron que los individuos femeninos de dos especies de *Salix* crecen más que los masculinos en altura, diámetro y producción de biomasa. También encontraron un menor ataque de insectos herbívoros a los masculinos debido a que asignan recursos a la producción de sustancias de defensa (fenoles), por lo que concluyen que en *Salix* no siempre se cumple que los individuos masculinos crezcan más y estén menos defendidos que los femeninos.

Finalmente encontramos que el 2,5 % de los árboles muestreados son híbridos entre *S. humboldtiana* y *S. x fragilis*, confirmando la ocurrencia de hibridaciones ya mencionada por (Bozzi *et al.* 2012, Orellana *et al.* 2016) que contribuye a un proceso de dilución génica que constituye sin lugar a dudas la mayor amenaza actual para la conservación de las poblaciones de *S. humboldtiana* del río Chubut. Un desafío no menor será desarrollar pautas de manejo de *S. x fragilis* y de los nuevos híbridos.

CONCLUSIONES

Este proyecto constituyó un segundo abordaje formalizado para el conocimiento del sistema de sauces en el río Chubut de nuestro grupo de trabajo. Esta información fue cedida a la autoridad de aplicación de los recursos forestales, Subsecretaría de Bosques de la Provincia del Chubut, para ser incluida en la actualización del Ordenamiento Territorial de los Bosques Nativos (OTBN) 2022. También identificamos varios aspectos a los que daremos continuidad como ser: estudios de dendrocronología, esfuerzo reproductivo y consumo de agua que permitan correlacionar crecimiento y clima, también iniciamos estudios de polinización y análisis genéticos del complejo *S. humboldtiana* – *S. x fragilis*.

Por otra parte, los conocimientos generados en este proyecto constituyen los primeros elementos para dar prioridad en acciones de conservación a las poblaciones de *S. humboldtiana* del río Chubut e iniciar actividades de restauración y educación ambiental con las instituciones y los pobladores del río Chubut. Por ejemplo, en varias poblaciones del sector Costa del Chubut los árboles están a distancias de alrededor de 0,5 km del cauce del río, rodeadas por un ambiente extremadamente árido. Sería recomendable que los planes de restauración contemplen la incorporación de germoplasma proveniente de los individuos solos y más alejados del cauce. Técnicas de propagación por estacas y posterior plantación con la debida consideración de proporción de individuos femeninos y masculinos en elementos hidro-geomorfológicos funcionales y con protección para la herbivoría podrían resultar oportunas. En segundo lugar, las poblaciones con mayor desequilibrio serían las candidatas para iniciar acciones de restauración, insertando individuos del pie faltante o bien incrementando la cantidad de individuos por población, la plantación debería realizarse solo en elementos hidro-geomorfológicos funcionales.

Dado que las poblaciones de *S. humboldtiana* del río Chubut se encuentran escasamente protegidas consideramos que es de suma importancia impulsar la generación de áreas protegidas municipales o provinciales que protejan el sauce criollo, promuevan su conocimiento y valoración, además de mejorar el estatus de conservación de la especie. Esto, además, contribuiría a agregar valor a la oferta turística de la meseta chubutense.

AGRADECIMIENTOS

A la SCyT UNPSJB por la financiación del PI N° 1342 “Relevamiento y descripción de poblaciones relictuales de sauce criollo en el Río Chubut”. Al Dr. Oscar Martínez, Dr. Juan José Neiff, Dr. Miguel pascual, Dr. Leo Gallo y Prof. María Marta Novella por sus generosos aportes. A los pobladores del río Chubut que tan amablemente nos acogieron: familia Gonzales, Abelino Crettón, Felisa Toro, Damián Crettón, familia Huala, Valentín Crettón, Adolfo

Nahuelquir, Gardenia Reguera, familia Montero. A la administración de la Estancia El Maitén. Escuela N° 137 de Costa del Chubut, Seccional de Policía de Cerro Cándor. Municipalidad de Paso del Sapo y de Paso de Indios.

REFERENCIAS

- Abdollahzadeh A, S Kazempour, AA Maassoumi. 2011. Molecular phylogeny of the genus *Salix* (Salicaceae) with an emphasize to its species in Iran. *Iranian Journal of Botany* 17: 244-253. DOI: [10.22092/IJB.2011.102186](https://doi.org/10.22092/IJB.2011.102186)
- Åhman I. 1997. Growth, herbivory and disease in relation to gender in *Salix viminalis* L. *Oecología* 111:61-68. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420050208>
- Argus GW. 2007. *Salix* (Salicaceae) distribution maps and a synopsis of their classification in North America, North of Mexico. *Harvard Papers in Botany* 12: 335-368. DOI: [https://doi.org/10.3100/1043-4534\(2007\)12\[335:SSDMAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3100/1043-4534(2007)12[335:SSDMAA]2.0.CO;2)
- Belyaeva I, OV Epantchintseva, RHA Govaerts, K McGinn, J Hunnax, YA Kzovkina. 2018. The application of scientific names to plants in cultivation: *Salix vitellina* L. and related taxa (Salicaceae). *Skvortsovia* 4(2): 42-70.
- Bozzi J, I Leyer, C Mengel, P Marchelli, B Ziegenhagen, LK Thomas, LA Gallo. 2012. Assessment of hybridization and introgression between the native *Salix humboldtiana* and invasive *Salix* species at the Rio Negro, Patagonia. *Verh Ges Ökol* 42: 47. Consultado 25 noviembre 2022. Disponible en: https://www.gfoe.org/sites/default/files/abstract-band_lueneburg_2012.pdf
- Budde KD, L 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. DOI: [10.1007/s10530-010-9785-9](https://doi.org/10.1007/s10530-010-9785-9)
- Casanueva ML. 2016. Una mirada arqueológica sobre la arquitectura doméstica en tierra en la Patagonia Argentina durante los siglos XVIII, XIX y XX. *Anales de Arqueología y Etnología* 70-71: 181-202.
- Casco SL y JJ Neiff. 2006. ¿Cómo se distribuyen las raíces en los bosques inundables de *Salix humboldtiana* y *Tessaria integrifolia* del bajo Paraná? *Interciencia* 31(8): 605-610.
- Crawford RMM y J Balfour. 1983. Female Predominant Sex Ratios and Physiological Differentiation in Arctic Willows. *Journal of Ecology* 71(1): 149-160. DOI: <https://doi.org/10.2307/2259968>
- Datri L, AM Faggi, L Gallo. 2016. Entre el orden y el caos: invasiones con dinámicas no lineales de sauces y álamos en el norte de la Patagonia. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes* 6(1): 12-22
- Elmqvist T, L Ericson, K Danell, A Salomonson. 1988. Latitudinal sex ratio variation in willows, *Salix spp.*, and gradients in vole herbivory. *Oikos* 51(3): 259-266. DOI: <https://doi.org/10.2307/3565306>
- de Jong TJ, JC Batenburg y P Klinkhamer. 2005. Distance-dependent pollen limitation of seed set in some insect-pollinated dioecious plants. *Acta Oecologica* 28: 331-335. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.07.001>
- Füssel UF, S Dötterl, A Jürgens, G Aas. 2007. Inter- and Intraspecific Variation in Floral Scent in the Genus *Salix* and its Implication for Pollination. *Journal of Chemical Ecology* 33: 749-765. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10886-007-9257-6>
- Gallo LA, I Amico, J Bozzi, M Cedres Gazo, T Cerrillo, L Datri, M. Hansen, I Leyer, H López, P Marchelli, A Martínez, JP Mikuc, I Orellana, F Pomponio, J Puntieri, M Salgado, S Torales, S Vincon, B Ziegenhagen. 2020. *Salix humboldtiana*: a very ancient willow and the only native to Argentina. In Pastorino M, P Marchelli. Low Intensity Breeding of Native Forest Trees in Argentina: Genetic bases for their domestication and conservation. Bariloche, Argentina. Springer. p. 223-253.
- Hernández Viera NC. 2018. El río y su territorio. Espacio de libertad: un concepto de gestión. Terra. Nueva Etapa. Disponible en: <https://www.redalyc.org/journal/721/72157132006/html/>
- INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, AR). 2020. Sistema de Información Patagonia Sur. Disponible en: <http://sipas.inta.gob.ar/?q=agrometeorologia-estadist-lluvia&idEstacion=43>
- Liotta J. 2001. Rasgos biológicos de *Salix humboldtiana* willd. y régimen de pulsos de inundación. *Interciencia* 26(9): 397-403.
- Moyano CH, MC Moyano. 2013. Estudio hidrológico del río Chubut. Cuenca superior y media. *G/EA* 25: 149-164.
- Noé GB. 2013. Interactions among hydrogeomorphology, vegetation, and nutrient biogeochemistry in floodplain ecosystems. In Shroder J. Treatise on Geomorphology. San Diego, California. Academic Press p. 307-321. DOI: <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-374739-6.00338-9>
- Obeso JR. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155(3): 321-348. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>
- Orellana IA, I Amico, M Fasanella, MB Pildain, A Premoli, TB Bonansea. 2016. Evaluación y propuesta de manejo de la invasión de sauces en el noroeste de la Provincia del Chubut. In Llavallol CI ed. Investigación Forestal 2011-2015: Los Proyectos de Investigación Aplicada. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. p. 75-77.
- Pinilla JC, P Chung, M Navarrete. 2015. El Sauce Chileno (*Salix humboldtiana* Willd) en la Región del Biobío y su Uso Potencial en Bosques Plantados. Informe Técnico N° 202. Chile. Instituto Forestal. 40 p.
- Shafroth, P, M Scott, J Friedman, R Laven. 1994. Establishment, Sex Structure and Breeding System of an Exotic Riparian Willow, *Salix x rubens*. *The American Midland Naturalist* 132(1): 159-172. DOI: <https://doi.org/10.2307/2426210>
- Soberon J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters* 10(12): 1115-1123. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Tollsten L, JT Knudsen. 1992. Floral scent in dioecious *Salix* (Salicaceae)—a cue determining the pollination system. *Plant Systematic and Evolution* 182: 229-237. DOI: [10.1007/BF00939189](https://doi.org/10.1007/BF00939189)
- Thomas L, I Leyer. 2014. Age structure, growth performance and composition of native and invasive Salicaceae in Patagonia. *Plant Ecology* 215(9): 1047-1056. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0362-7>
- Wu J, T Nyman, DC Wang, GW Argus, YP Yang, JH Chen. 2015. Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution. *BMC Evolutionary Biology* 15: 31. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0311-7>

Yang G, Q Xu, W Li, J Ling, X Li, T Yin. 2020. Sex-related differences in growth, herbivory and defense of two *Salix* species. *Forests* 11(4): 450. DOI: <https://doi.org/10.3390/f11040450>

Zuloaga F, M Belgrano, C Zanotti. 2022. Flora del Cono Sur. Catálogo de las Plantas Vasculares. Consultado el 16 de octubre de 2022. Disponible en: <http://www.darwin.edu.ar/proyectos/floraargentina/fa.htm>

Recibido: 18.12.21
Aceptado: 02.10.22

Anexo 1. Ubicación, altitud y densidad de las poblaciones de *Salix humboldtiana* y de los híbridos entre *Salix x fragilis* y *S. humboldtiana* en el tramo Costa del Chubut-Paso de Indios en el río Chubut. Las coordenadas geográficas están expresadas en grados y decimales de grado, el datum es WGS84.

Location, altitude and density of the populations of *Salix humboldtiana* and the hybrids between *Salix x fragilis* and *S. humboldtiana* in the Costa del Chubut-Paso de Indios section of the Chubut River. The geographic coordinates are expressed in degrees and decimals of degree, the datum is WGS84.

Población	Especie	Latitud (grados)	Long. (grados)	Altitud (m s.n.m.)	Nº individuos
1	<i>S. humboldtiana</i>	-42,623580	-70,310924	471,9	2
2	<i>S. humboldtiana</i>	-42,648452	-70,291574	463,1	6
3	<i>S. x fragilis x S. humboldtiana</i>	-42,648452	-70,291574	463,1	1
4	<i>S. humboldtiana</i>	-42,649554	-70,273625	455,2	1
5	<i>S. humboldtiana</i>	-42,642848	-70,247472	451,4	3
6	<i>S. humboldtiana</i>	-42,645732	-70,162472	444,0	10
7	<i>S. humboldtiana</i>	-42,710031	-69,620072	400,6	12
8	<i>S. humboldtiana</i>	-42,690451	-69,644262	401,9	20
9	<i>S. humboldtiana</i>	-42,684058	-69,658483	404,3	10
10	<i>S. humboldtiana</i>	-42,673234	-69,709849	406,8	12
11	<i>S. humboldtiana</i>				4
12	<i>S. humboldtiana</i>	-42,647314	-70,156188	444,4	4
13	<i>S. humboldtiana</i>	-42,646847	-70,150974	446,5	2
14	<i>S. humboldtiana</i>	-42,646181	-70,146755	447,4	10
15	<i>S. humboldtiana</i>	-42,646955	-70,139789	450,1	31
16	<i>S. x fragilis x S. humboldtiana</i>	-42,646698	-70,141356	450,4	7
17	<i>S. humboldtiana</i>	-42,652594	-70,129152	448,7	9
18	<i>S. humboldtiana</i>	-42,654556	-70,125015	438,9	20
19	<i>S. humboldtiana</i>	-42,657947	-70,118557	439,3	13
20	<i>S. humboldtiana</i>	-42,756336	-69,585211	385,1	4
21	<i>S. humboldtiana</i>	-42,765725	-69,580282	391,6	3
22	<i>S. humboldtiana</i>	-42,771782	-69,584364	396,6	1
23	<i>S. humboldtiana</i>	-42,777567	-69,574744	388,2	4
24	<i>S. x fragilis x S. humboldtiana</i>	-42,778925	-69,575572	388,3	1
25	<i>S. humboldtiana</i>	-42,838601	-69,530084	384,2	11
26	<i>S. humboldtiana</i>	-42,905105	-69,479019	377,5	19
27	<i>S. humboldtiana</i>	-42,574168	-70,531702	446,1	1
28	<i>S. humboldtiana</i>	-42,658108	-70,111050	441,9	1
29	<i>S. humboldtiana</i>	-42,655182	-70,100679	438,6	4
30	<i>S. humboldtiana</i>	-42,695930	-70,047027	415,5	39
31	<i>S. humboldtiana</i>	-42,689886	-70,035435	435,2	12
32	<i>S. humboldtiana</i>	-42,685317	-70,024563	430,6	31
33	<i>S. humboldtiana</i>	-43,691361	-68,910647	288,6	7
34	<i>S. humboldtiana</i>	-43,677953	-68,918893	294,2	2
35	<i>S. humboldtiana</i>	-43,846104	-68,809784	286,4	5
36	<i>S. humboldtiana</i>	-43,851377	-68,81004	281,3	12

Continúa

Continuación Anexo 1

37	<i>S. x fragilis x S. humboldtiana</i>	-43,850619	-68,810203	277,7	1
38	<i>S. humboldtiana</i>	-43,855973	-68,814225	276,4	28
39	<i>S. humboldtiana</i>	-43,853583	-68,827319	279,0	18
40	<i>S. humboldtiana</i>	-43,849445	-68,842799	278,7	23
41	<i>S. humboldtiana</i>	-43,578582	-69,021791	310,7	20
42	<i>S. x fragilis x S. humboldtiana</i>	-43,576570	-69,020051	308,4	1
43	<i>S. humboldtiana</i>	-43,434171	-69,167645	268,2	49
44	<i>S. x fragilis x S. humboldtiana</i>	-43,435313	-69,164699	325,5	1
45	<i>S. humboldtiana x S. fragilis</i>	-43,458509	-69,142139	321,9	22
46	<i>S. humboldtiana x S. fragilis</i>	-43,564977	-69,057390	313,7	9