

Distribución en Chile y colonización del río Cayumapu (Valdivia) por el macrófito acuático invasor *Limnobium laevigatum*

Distribution in Chile and colonization in Cayumapu river (Valdivia) of the invasive aquatic macrophyte *Limnobium laevigatum*

Cristina San Martín^{1,*}, Domingo Contreras^{†,2}, Osvaldo Vidal³, José Luis Solís¹ & Carlos Ramírez⁴

¹Instituto de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

²Departamento de Biología y Química, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile.

³Instituto de La Patagonia, Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile.

⁴Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

*E-mail: csanmart@uach.cl

RESUMEN

Limnobium laevigatum es una hierba acuática invasora que, aumentando su área de distribución en Chile, ha desplazado especies nativas de su lugar en la zonación litoral de los cuerpos límnicos. Se estudia la producción estacional de biomasa y la reproducción de esta especie en el Santuario de la Naturaleza “Carlos Anwandter” en Valdivia, Chile. Se establece el cambio experimentado en la zonación litoral del río debido a la invasividad de esta especie, que fue favorecida por la eutrofización de las aguas. La biomasa promedio anual alcanza a 6.140 kg/ha de peso seco. Los órganos con mayor contribución a la biomasa son las hojas emergidas y las raíces. La producción de biomasa fue mayor en verano y menor, en primavera, época en que también se midieron altos valores de necromasa, indicando la presencia de un factor deletéreo desconocido. La biomasa de raíces y de hojas emergidas presenta el mismo recorrido estacional con una disminución en primavera, mientras que las hojas natantes y la necromasa muestran un comportamiento inverso. Se confirmó presencia de flores y frutos, lo que apoya la hipótesis de reproducción sexual planteada para las poblaciones valdivianas de esta especie. Por último, se propone un diagrama fenológico que señala la presencia de frutos y semillas viables durante todo el año.

Palabras clave: biomasa, fenología, reproducción, requerimientos de sitio.

ABSTRACT

Limnobium laevigatum is an invasive aquatic herb that increases its range in Chile to displace native species from its place in the coastal zonation of the fresh water bodies. Seasonal biomass production and reproduction of this species are studied in the Sanctuary of Nature “Carlos Anwandter” in Valdivia, Chile. The change experienced by the coastal zonation of the river is established due to the aggressiveness of this invasive species, which was favored by the eutrophication of the waters. The average annual biomass reaches 6,140 kg/ha. The organs with the greatest contribution to biomass are the emergent leaves and the roots. Biomass production was higher in summer and lower in spring, when high values of necromass were also measured, indicating the presence of an unknown deleterious factor. The biomass of roots and emerging leaves has the same seasonal route with a decrease in spring, while the swimming leaves and the necromass show an inverse behavior. The presence of flowers and fruits was confirmed, which supports the hypothesis proposed of sexual reproduction for the Valdivian populations. Finally, a phenological diagram indicates the presence of viable fruits and seeds throughout the year.

Keywords: biomass, phenology, reproduction, site requirements.

INTRODUCCIÓN

Entre las plantas leñosas, principalmente árboles y arbustos, se encuentran las típicas invasoras de ambientes terrestres, mientras que las hierbas invaden de preferencia ambientes acuáticos (Cronk & Fuller 1996). Una de estas últimas es *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine (Hydrocharitaceae), denominada “Hierba guatona”, planta acuática flotante libre en superficie (hidrófita errantia estolonífera) (Ramírez *et al.* 1979, Cook & Urmi-König 1983, Lowden 1992, Cook 1998), de origen sudamericano, probablemente introducida a nuestro país a mediados del siglo pasado (Saíz *et al.* 1980, Matthei 1995, Boettcher 2007, Urrutia *et al.* 2017a). Se supone que ingresó a la Región de Valparaíso donde se han realizado las colecciones más antiguas y desde allí se ha extendido hacia el Centro y Sur de Chile (Saíz *et al.* 1980, Urrutia *et al.* 2017a). Matthei (1995) plantea que el ejemplar de herbario más antiguo citado para Chile es de 1954, en tanto Zuloaga *et al.* (2008) la dan como originaria del Cono Sur de Sudamérica.

Esta especie ocupa biotopos dulciacuícolas, lénticos (Ramírez & Álvarez 2017, Ramírez & San Martín 2006a, 2018), preferentemente con alta eutrofización (Knight *et al.* 1985). Cuando esta última aumenta, la planta se hace muy competitiva y desplaza la flora acuática nativa (Urrutia *et al.* 2017b).

De acuerdo a la información botánica actualmente existente, principalmente la obtenida de herbarios en Chile, esta especie sólo presentaría poblaciones en las Regiones de Valparaíso, Metropolitana y del Bío-Bío y su reproducción sería exclusivamente asexual ya que no desarrollan flores y, por lo tanto, sólo presentarían reproducción vegetativa (Matthei 1995).

Teniendo en cuenta la creciente eutrofización de los ambientes acuáticos chilenos (Urrutia *et al.* 2017a) esta especie invasora debería haber aumentado su área, pero si su reproducción fuera sólo vegetativa, no podría abandonar las cuencas donde crece, ya que una diáspora vegetativa de gran tamaño, como los embalsados de esta planta acuática, presenta dificultad para una dispersión en grandes distancias (San Martín *et al.* 1998) y sólo lo hace en forma unidireccional dentro de la cuenca ocupada. Como *Limnobium laevigatum* parece haber aumentado su área de distribución en Chile, se supone que esta especie presentaría reproducción sexual en el país y, por lo tanto, flores, que formarían semillas viables, es decir, diásporas de menor tamaño y con mayor posibilidad de desplazamiento, a saltos entre cuerpos de agua.

El presente trabajo pretende esclarecer la distribución actual de la especie en Chile, determinar las variaciones estacionales de biomasa de las poblaciones existentes en la Región de Los Ríos (Chile) y la posible existencia de

reproducción sexual, que concordarían con su carácter invasor. Por último, se tratará de establecer un calendario fenológico para la especie que permita planificar futuras experiencias.

MATERIALES Y MÉTODOS

MATERIAL

Se trabajó con la hierba acuática flotante libre *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine (Hierba guatona o Maleza de agua) una Monocotiledónea de la familia Hydrocharitaceae, introducida en el país (Rodríguez & Marticorena 2019), una hierba de pequeño tamaño (10 a 12 cm de alto) que flota sobre la superficie del agua sin estar arraigada al sustrato. (Fig. 1A y 1B).

La planta consta de una roseta de hojas pecioladas, cuya lámina es cordiforme, que presenta dimorfismo foliar, después de la germinación sólo hay hojas natantes, que tienen un pecíolo más corto y gran parte de la sección transversal de la lámina foliar está ocupada por un parénquima aerífero y esponjoso. Posteriormente, la planta comienza a formar estolones cilíndricos de unos 8 a 10 cm de largo que llevan una yema en el ápice provista de pelos en la base que, distribuyéndose en distintas direcciones dan lugar en sus extremos a una nueva roseta de hojas natantes que queda unida a la planta madre, de esta manera se va formando una población de muchas plantas unidas por estolones. Estos embalsados pueden ser de distinto tamaño, alcanzando hasta más de 1 m de diámetro. Las hojas de los individuos que brotan en el centro de estos embalsados son erguidas y la lámina, que presenta menos parénquima, está sostenida por un largo pecíolo. Las primeras hojas son natantes y flotan sobre la superficie del agua, las segundas sólo tienen función fotosintética, ya que la lámina puede adoptar distintas posiciones para captar la luz. Bajo cada roseta foliar crece una gran cantidad de raíces muy ramificadas, que forman un denso entramado que funciona como contrapeso para la parte aérea. Una lámina muy bien lograda de la especie entrega Muñoz (1966).

Las flores unisexuales son solitarias o en inflorescencias paucifloras, inconspicuas (poco aparentes), las masculinas presentan un perigonio con 6 tépalos en dos verticilos que rodean 6 estambres, también dispuestos en dos verticilos trímeros. Las flores femeninas tienen un perigonio reducido a solo 3 tépalos, pero el gineceo presenta 6 carpelos, cada uno con un largo estigma bífido (Muñoz 1966). El fruto es una cápsula ovoide, alargado de unos 2 cm de largo, algo carnoso, que lleva en su interior numerosas semillas brillantes de color café claro (Fig. 1C y 1D).



FIGURA 1. *Limnobium laevigatum* (Hierba guatona): A = Embalsado en pantano de *Schoenoplectus californicus* (Totora) en el centro *Fulica armillata* (Tagua). B = Hojas natantes y sistema radical muy denso y ramificado. C = Flor masculina, en el recuadro corte transversal de hoja natante. D = Flor femenina con estigmas bífidos, en el recuadro un fruto abierto mostrando las semillas. / *Limnobium laevigatum* (Hierba guatona): A = Little inset in *Schoenoplectus californicus* (Totora) swamp with *Fulica armillata* (Tagua) in center. B = Natant leaves and a very dense and branched root system. C = Male flower, in the box section of the swimming leaf. D = Female flower with bifid stigmas, in the box an open fruit showing the seeds.

MÉTODOS

Consultando la literatura pertinente, revisando herbarios y recorriendo los cuerpos acuáticos lénticos y lóuticos de Chile central y sur para confirmar su actual presencia, se estableció la distribución de la especie en el país. Posteriores estudios se realizaron solamente en las poblaciones valdivianas del curso inferior del río Cayumapu, incluidas en el Sitio Ramsar "Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" (Salazar 1989).

Los análisis físico-químicos del agua del hábitat de la planta se encargaron al Instituto de Química de la Facultad de Ciencias de la Universidad Austral de Chile en Valdivia, que trabaja con métodos estandarizados (AOAC 2000). El recuento de coliformes de las muestras de agua fue encargado en el Instituto de Microbiología de la misma Facultad.

La biomasa se determinó cosechando las plantas atrapadas por un muestreador de latón de 625 cm², consistente en un

perfil metálico de sección cuadrada de 25 x 25 cm², de 1 m de largo, abierto por ambos extremos, que se insertaba en el centro de los embalsados (Hauenstein 1981). Con esto se logra aislar la muestra y se impide su dispersión por la deriva en el agua. En cada estación de muestreo se tomaron 3 paralelas. Las muestras fueron trasladadas en bolsas plásticas al laboratorio donde se procedió primero a sortear los diferentes ítems de ella: hojas natantes, hojas aéreas, estolones, raíces y necromasa total (Boettcher 2007), las que fueron secadas en un horno de aireación forzada a 60 °C, durante 3 días, posteriormente se enfriaron y se pesaron. En una muestra adicional se revisó la presencia de órganos de reproducción sexual: flores y frutos. El diagrama fenológico fue confeccionado con las observaciones realizadas en cada estación, comparándolo con la literatura y ejemplares de herbario y siguiendo las instrucciones de Ramírez & Añazco (1982).

RESULTADOS

DISTRIBUCIÓN

Con el presente estudio, la presencia de *Limnobium laevigatum* en Chile ha sido constatada desde la Región de Coquimbo hasta la Región de Los Ríos, donde su área de extensión es superior a 1000 km (Fig. 2). Específicamente, ha sido encontrada en el río Elqui (Región de Coquimbo), estero Mantagua, río Aconcagua, Camping La Victoria, Estero Marga-Marga y estero Limache (en la Región de Valparaíso), estero Puangue, Curacaví (Región Metropolitana), Río Claro en Talca (Región del Maule), Lagunas de San Pedro en Concepción (Región del Bío-Bío), Mulpún, Pichoy, Cayumapu, río Angachilla y Lago Ranco en la Región de Los Ríos (Tabla 1).

DISPOSICIÓN EN LA ZONACIÓN

La zonación ribereña original del río Cayumapu, desde el agua libre hacia la tierra, estaba formada por una franja sumergida de Luchecillo (*Egeria densa* Planch.), más a tierra continuaba un cinturón natante con Clavito de agua (*Ludwigia peploides* (Kunth) P. H. Raven) y Duraznillo de agua (*Polygonum hydropiperoides* L.), para terminar en una zona emergida de pantano con Cortadera grande (*Cyperus eragrostis* Lam.), Junquillo rojo (*Juncus microcephalus* Kunth) y de Junquillo (*Juncus procerus* E. Mey.), entre otras especies. Más lejos de la orilla y ya en el ambiente terrestre, existían matorrales ribereños de Zarzamora (*Rubus constrictus* P.J. Müll. & Lefevre) y Quil-Quil (*Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett.) y por último, bosques pantanosos de Temo (*Blepharocalyx cruckshanksii* (Hook. & Arn.) Nied.) y Pitra (*Myrceugenia exsucca* (DC.) O. Berg). La zonación descrita se mantuvo hasta el año 1995, época en que ingresó al ecosistema la Hierba guatona (*Limnobium laevigatum*), que ocupó el lugar de la franja sumergida, cubriendo al Luchecillo, especie que desapareció por sombreado desplazándose hacia aguas más profundas. Desde esa posición, la Hierba guatona comenzó a desplazar también al Clavito de agua (*Ludwigia peploides*). Un esquema del cambio provocado por la planta en la zonación del gradiente litoral en el río Cayumapu se presenta en la Fig. 3.

CARACTERÍSTICAS DEL HÁBITAT

En el río Cayumapu, *Limnobium laevigatum* crece ocupando remansos ribereños alejados de la corriente sobre aguas detenidas y con alta eutrofización por contaminación con aguas servidas, como lo indican los análisis microbiológicos y físico-químicos del agua, que confirman esta situación. Se determinaron 540 coliformes totales por 100 ml, de los cuales, 130 corresponden a coliformes fecales. El oxígeno disuelto reducido y alta demanda biológica (DBO) y química

de oxígeno (DQO) demuestran la presencia de cantidades apreciables de materia orgánica (Tabla 2).



FIGURA 2. Mapa político de Chile en el extremo Sur de Sudamérica. Las líneas transversales señalan los límites Norte (Región de Coquimbo) y Sur (Región de Los Ríos) de la distribución de *Limnobium laevigatum* en Chile (Adaptado de NordNordWest, wikimedia, Creative Commons by-sa-3.0 de). / Political map of Chile in the extreme south of South America. The transverse lines indicate the North (Coquimbo Region) and South (Los Ríos Region) limits of the distribution of *Limnobium laevigatum* in Chile (Adapted from NordNordWest, wikimedia, Creative Commons by-sa-3.0 de).

TABLA 1. Distribución de *Limnobiium laevigatum* en Chile, se indican coordenadas geográficas, observador y bibliografía. / Distribution of *Limnobiium laevigatum* in Chile, geographical coordinates, observer and bibliography are indicated.

Lugar	Región	Coordenadas geográficas	Colector o Bibliografía
Humedal Río Elqui	Coquimbo	29°53'36" S - 71°16'18" W	Velásquez et al. 2019a
Humedal Mantagua	Valparaíso	32°53'12" S - 71°30'27" W	C. San Martín
Río Aconcagua	Valparaíso	32°47'41" S - 71°11'49" W	C. Ramírez
Estero el Melón	Valparaíso	32°41'19" S - 71°12'52" W	C. Ramírez
Estero Limache	Valparaíso	32°58'57" S - 71°16'40" W	C. Ramírez
Camping La Victoria	Valparaíso	32°03'07" S - 71°26'01" W	C. Ramírez
Estero Marga-Marga	Valparaíso	33°03'07" S - 71°29'57" W	C. San Martín
Estero de Viña	Valparaíso	32°01'13" S - 71°33'40" W	C. San Martín
Estero Puangue	Metropolitana	32°24'20" S - 71°08'46" W	C. San Martín
Río Claro	Maule	35°26'58" S - 71°37'42" W	D. Contreras
Lagunas de San Pedro	Bío-Bío	36°51'09" S - 73°06'36" W	C. Ramírez
Río Bío-Bío	Bío-Bío	36°40'28" S - 73°08'12" W	C. Ramírez
Río Cruces	Los Ríos	39°42'52" S - 73°11'39" W	Velásquez et al. 2019b
Río Pichoy	Los Ríos	39°41'06" S - 73°06'04" W	Ramírez & San Mart. 2006
Río Cayumapu	Los Ríos	39°43'15" S - 73°06'27" W	Boettcher 2007
Río Angachilla	Los Ríos	39°52'48" S - 73°57'01" W	C. San Martín
Mulpún	Los Ríos	39°45'45" S - 72°54'01" W	Neumann 1973
Lago Ranco	Los Ríos	40°19'15" S - 72°28'33" W	J.L. Solís

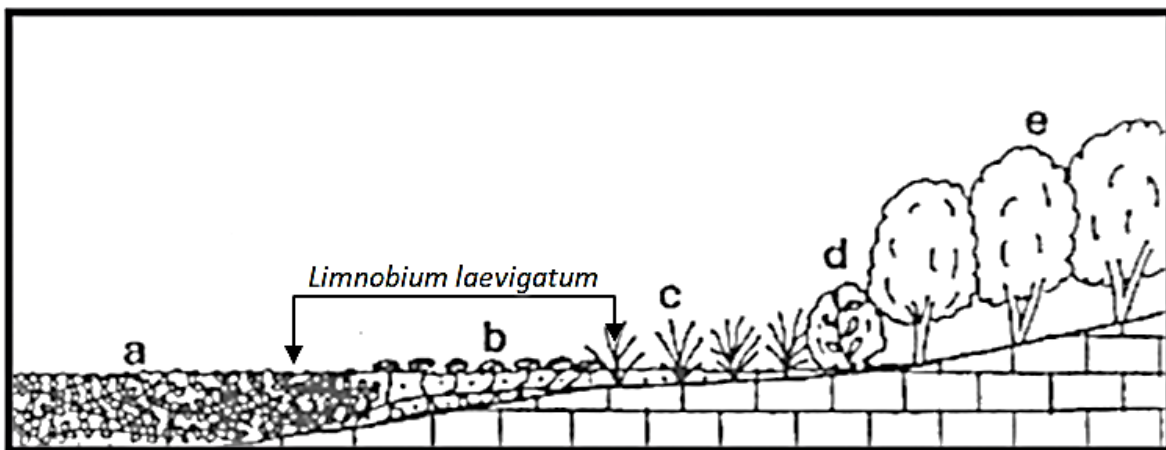


FIGURA 3. Esquema de la zonación primitiva en el río Cayumapu: a = Franja sumergida de *Egeria densa* (Luchecillo), b = Franja natante de *Ludwigia peploides* (Clavito de agua), c = Franja emergida de *Juncus microcephalus* y *Juncus procerus*, d = Franja arbustiva de *Rubus constrictus* (Zarzamora) y *Blechnum cordatum* (QuilQuil), e = Bosque de Temo (*Blepharocalyx cruckshanksii*) y Pitra (*Myrceugenia exsucca*). El corchete entre a y b señala la posición actual de la Franja de flotante libre de *Limnobiium laevigatum* en la zonación. / Scheme of the primitive zonation in the Cayumapu River: a = Submerged belt of *Egeria densa* (Luchecillo), b = Swimming belt of *Ludwigia peploides* (Clavito de agua), c = Emerged belt of *Juncus microcephalus* and *Juncus procerus*, d = Shrub belt of *Rubus constrictus* (Blackberry) and *Blechnum cordatum* (QuilQuil), and e = Temo (*Blepharocalyx cruckshanksii*) and Pitra (*Myrceugenia exsucca*) forest belt. The bracket between a and b indicates the current position of the *Limnobiium laevigatum* free floating macrophyte in the zonation.

TABLA 2. Variables físico-químicas del agua que coloniza *Limnobium laevigatum* en Cayumapu, Valdivia. / Physico-chemical variables of the water that colonizes *Limnobium laevigatum* in Cayumapu, Valdivia.

Variable	Valor
Materia orgánica	0,98 g/L
Ph	5,67
Conductividad	2,26 μ S
Oxígeno disuelto	2,40 mg/L
DBO	7,50 mg/L
DQO	16,75 mg/L
N-nitrito	< 0,01 mg/L
N-nitrato	1,42 mg/L
N-amonio	< 0,03 mg/L
P-fosfato	0,03 mg/L
P-total	0,10 mg/L

BIOMASA

La producción estacional de biomasa se presenta en la Tabla 3. Los mayores valores se determinaron en verano y otoño, los de invierno y primavera son menores, curiosamente este último valor es el menor de todos. Como promedio anual la biomasa alcanza a 614 g/m² de peso seco, lo que significa una biomasa de 6140 kg/ha de peso seco. Lo anterior confirma la extraordinaria productividad de esta planta y también la dificultad para su erradicación, ya que el peso seco del material cosechado sólo corresponde a un 7% del peso total. La Tabla 4 muestra la variación estacional de la biomasa por órganos de la planta. En verano y otoño el comportamiento de los diferentes órganos es muy similar, dominando hojas emergidas y raíces. En invierno a estos mayores valores se agregan los estolones que alcanzan en esta época del año su más alta producción. En primavera el comportamiento es muy diferente, porque pasan a dominar las hojas flotantes con la necromasa. La formación de hojas flotantes señala la etapa de formación y expansión de nuevas rosetas, lo que implica un aumento del tamaño de las poblaciones. Posteriormente, cuando los embalsados han crecido, comienzan a formarse las hojas aéreas, más eficientes para la fotosíntesis ya que disponen de mayor superficie foliar, la que puede ser expuesta en distintas direcciones.

El transcurso anual comparativo de la biomasa con la necromasa de estos órganos se presenta en la Fig. 4. También se destaca la variación totalmente opuesta de las hojas natantes con las aéreas. La raíz sigue una tendencia similar a hojas aéreas, a las cuales debe equilibrar, para mantener la planta erguida. La Fig. 4 muestra la biomasa promedio anual de

estos distintos órganos. Al comparar la producción promedio anual de biomasa por cada órgano, la mayor producción la presentan las hojas aéreas con las raíces, que como ya se dijo deben tener valores más o menos similares, para mantener el equilibrio de la planta. La menor producción de biomasa la presentan las hojas flotantes, que sólo dominan en primavera, cuando se forman nuevas rosetas. La biomasa muerta alcanza valores superiores al de las hojas flotantes, pero conviene considerar que esta necromasa en su mayor parte está formada por hojas muertas de ambos tipos descritos.

Como sucede en la mayoría de las plantas acuáticas la relación biomasa/necromasa es reducida, dada las condiciones favorables del hábitat. No obstante, ella alcanza los mayores valores en verano y otoño y los menores en primavera o mejor dicho, a fines de invierno, cuando ha concluido la época desfavorable (Tabla 5). En los valores porcentuales de biomasa y necromasa se aprecia la mayor contribución de la necromasa en la época de primavera, indicando la presencia de algún factor ambiental, que está provocando la muerte de la biomasa formada en la misma época.

REPRODUCCIÓN

La reproducción vegetativa de la planta se observa durante todo el año, ya que el movimiento del agua dispersa grupos de rosetas unidas por estolones, desprendidas de los embalsados más grandes. Estos grupos de rosetas son desprendidos y liberados por la acción de aves, principalmente cisnes de cuello negro, taguas y mamíferos (coipos) que se alimentan sobre los embalsados de la planta. El tamaño de éstos varía entre algunos centímetros hasta más de 1 m de diámetro.

TABLA 3. Biomasa estacional (absoluta y porcentaje) de *Limnobiium laevigatum* en Cayumapu, Valdivia. / Seasonal biomass (absolute and percentage) of *Limnobiium laevigatum* in Cayumapu, Valdivia.

Estación	Peso seco (g/m ²)	Porcentaje
Otoño	640,72	26,10
Invierno	575,57	23,44
Primavera	555,72	22,63
Verano	683,65	27,83

TABLA 4. Variación estacional de biomasa por órgano y de la necromasa total (g/m²) de *Limnobiium laevigatum* en Cayumapu, Valdivia (media ± desviación estándar). / Seasonal variation of biomass by organ and total necromass (g/m²) of *Limnobiium laevigatum* in Cayumapu, Valdivia (mean ± standard deviation).

Órgano	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Hojas flotantes	54,02 ± 22,35	23,73 ± 15,87	169,30 ± 11,66	43,09 ± 11,66
Hojas emergidas	232,37 ± 65,35	165,00 ± 29,38	36,42 ± 12,03	241,92 ± 14,97
Estolones	72,96 ± 25,36	166,08 ± 19,28	82,24 ± 13,58	69,10 ± 1,37
Raíces	240,18 ± 45,27	145,46 ± 9,56	81,28 ± 25,01	281,54 ± 21,74
Necromasa	40,89 ± 7,21	75,30 ± 7,70	186,40 ± 92,69	48,00 ± 3,07
Total	640,72	575,57	555,72	683,65

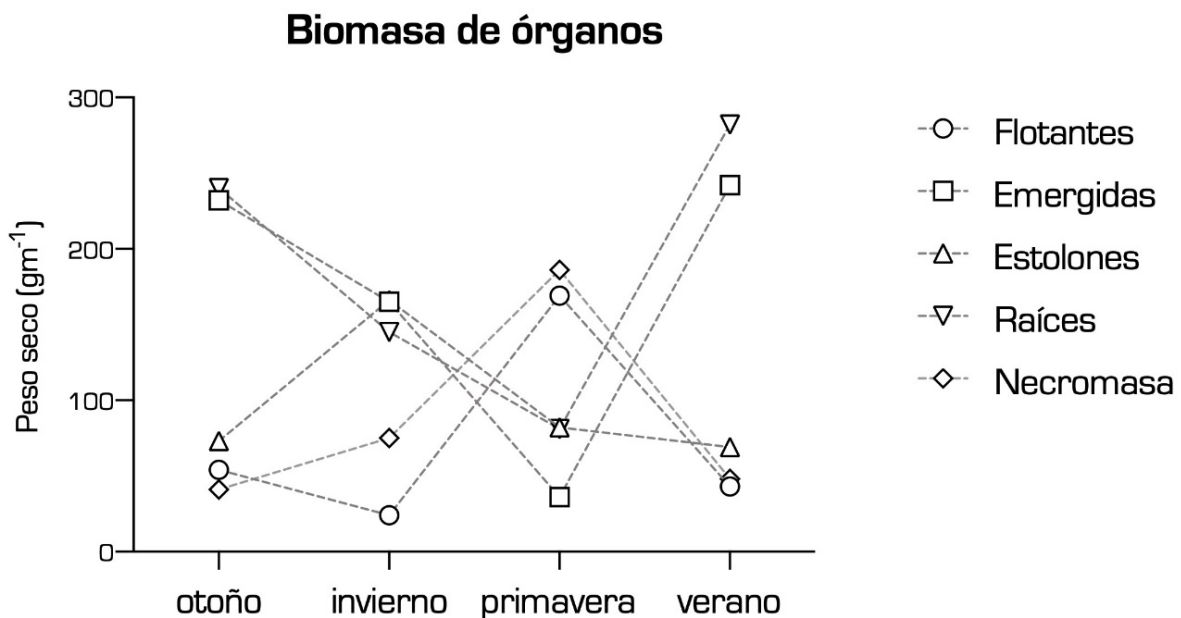


FIGURA 4. Distribución estacional de la biomasa de Hojas flotantes, Hojas emergidas, Estolones, Raíces y necromasa en el río Cayumapu, Valdivia, Región de Los Ríos, Chile. / Seasonal biomass distribution of Floating leaves, Emerged leaves, Stolons, Roots and necromass of *Limnobiium laevigatum* in the Cayumapu river, Valdivia, Los Ríos Región, Chile.

TABLA 5. Relación estacional biomasa/necromasa (en gramos) de *Limnobium laevigatum*. / Seasonal biomass/necromass ratio in (in grams) of *Limnobium laevigatum*.

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Biomasa	599,83	500,27	369,32	635,65
Necromasa	40,89	75,30	186,40	48,00
Total	640,72	575,57	555,72	683,65
Biomasa/Necromasa	14,76	6,64	1,98	13,24

TABLA 6. Distribución estacional de la cantidad de flores y frutos de *Limnobium laevigatum* en la Región de Los Ríos, Chile. / Seasonal distribution of the quantity of flowers and fruits of *Limnobium laevigatum* in Los Ríos Region, Chile.

Organos/Estación:	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Flores	-	-	-	36,0
Frutos	19,3	14,3	4,0	126,6
Total	19,3	14,3	4,0	162,6

En las poblaciones valdivianas de *Limnobium laevigatum* se observó tanto la formación de flores como de frutos. Estos últimos con semillas viables, aunque con bajos porcentajes de germinación, no superaron el 3 % en experimentos de laboratorio (datos no publicados).

La producción estacional de flores y frutos se muestra en la Tabla 6. La floración se produce en verano, pero los frutos maduran y se mantienen durante todo el año en la planta. Esto queda claro en el descenso del número de frutos que es paulatino desde el verano a la primavera. En todo caso las semillas permanecen dentro del fruto, lo que seguramente implica que es dicho órgano el que actúa como unidad dispersante (diáspora).

FENOLOGÍA

La Fig. 5 presenta el diagrama fenológico de esta especie herbácea perenne para la región de Valdivia. El crecimiento vegetativo se inicia a comienzos de primavera, en el mes de septiembre, pero crece prácticamente todo el año. Las flores se forman en verano en los meses de enero, febrero y marzo. Frutos maduros ya se presentan en febrero, la maduración se extiende a todo el otoño y es dable pensar que los últimos frutos maduran en invierno, ya que la planta presenta frutos maduros durante todo el año, lo que sugiere una prolongada permanencia de los frutos en ella. En todo caso como período de fructificación sólo se consideró la etapa de formación de frutos, considerando que ellos están todo el año presente en la planta.

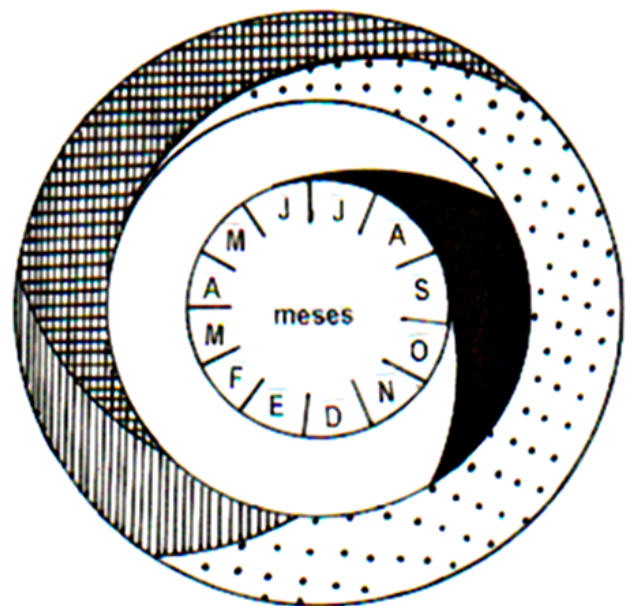


FIGURA 5. Diagrama fenológico de *Limnobium laevigatum* en el lugar de trabajo (Río Cayumapu, Valdivia): Círculo central = señala los meses del año. Círculo intermedio = receso invernal (blanco) y la etapa de crecimiento (negro). Círculo externo = estado vegetativo sin flores (punteado), floración (achurado vertical) y fructificación (cuadrículado) (Tomado de Boettcher 2007). / Phenological diagram of *Limnobium laevigatum* in the workplace (Río Cayumapu, Valdivia): Central circle = indicates the months of the year. Intermediate circle = winter break (white) and the growth stage (black). Outer circle = vegetative state without flowers (dotted), flowering (vertical hatching) and fruiting (squared) (After Boettcher 2007).

DISCUSIÓN

La distribución geográfica de *Limnobium laevigatum* en Chile ha aumentado en forma explosiva, lo que no estaría de acuerdo con la carencia de diásporas sexuales en las poblaciones chilenas, de acuerdo a la literatura (Matthei 1995). Los resultados demuestran que esta especie invasora está en plena etapa de expansión, proceso que se vería favorecido por el cambio climático, que al parecer está subiendo la temperatura del sur de Chile (Lauenroth et al. 2004). Así, esta planta acuática podría transformarse en una maleza invasora perjudicial, al invadir reservorios de agua naturales (lagos, lagunas) y artificiales (tranques, embalses), impedir el uso del agua y aumentar la evaporación del cuerpo acuático debido a la transpiración de las hojas (Ramírez et al. 2002, Urrutia et al. 2017b). Esto último es muy importante debido a las prolongadas sequías de la zona central de Chile. Por ello en un futuro próximo, será necesario monitorear la expansión de esta planta, para poder controlarla en caso de necesidad, mediante extracción mecánica que es específica. Un alto nivel de NH_4 (amonio) en el agua también disminuiría su desarrollo, pero alteraría el ambiente (Campos-Cuellar & Aponte 2020).

En la provincia de Valdivia (Región de Los Ríos, Chile) se detectó *Limnobium laevigatum* en 1975 creciendo en una laguna artificial en el sector de Mulpún, cerca de Antihue (Murúa et al. 1982), seguramente por intervención antrópica. Desde 1995 comenzó a invadir el Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" del río Cruces, entrando por los ríos Pichoy y Cayumapu, que posiblemente sirvieron de vía de dispersión desde el sector de origen en períodos invernales de mayor precipitación e inundaciones. No se descarta el hecho de que los Ríos Calle-Calle y Valdivia, debido a corrientes de contramarea hayan servido con el mismo fin. Posteriormente, a partir de la década del 1990, proliferó de forma abundante, desplazando las poblaciones de *Ludwigia peploides* (Clavito de agua), especie nativa arraigada y de hojas natantes que en el gradiente litoral límnic limitaba con la zona de plantas acuáticas sumergidas, donde dominaba *Egeria densa* (Luchecillo), la que también fue afectada (San Martín et al. 2000, Triviño 2015). Sin embargo, actualmente *Ludwigia peploides* está colonizando nuevos territorios en el centro del río, donde el nivel del agua ha disminuido. Como *Limnobium laevigatum* está en sus primeras etapas de colonización en el Santuario, aún es superada en biomasa por *Egeria densa*, que aunque presenta menor biomasa, ocupa actualmente una mayor extensión del mismo.

La presencia de *Limnobium laevigatum* cambió la zonación natural en el río Cayumapu, agregando un cinturón flotante libre que antes no existía, el que se extendió a la franja

ocupada primitivamente por otras especies (San Martín et al. 1999). Este cambio alteró el curso de la sucesión natural, lo que puede traducirse en un relleno más rápido de los bañados colonizados y con la correspondiente disminución de la profundidad, pueden perder sus hábitats las especies sumergidas de los géneros *Potamogeton* y *Stuckenia* (alrededor de 11 especies llamadas comúnmente Huiros) (Camus 1985) y *Myriophyllum aquaticum*, disminuyendo la diversidad florística (Ramírez & San Martín 2006a, 2006b). Esta situación, hasta cierto punto natural, se ha visto agravada en los últimos años por el relleno artificial de muchos humedales valdivianos con fines urbanísticos (Álvarez 2016). Sin embargo, los embalsados de esta planta son excelentes plataformas de alimentación de algunas especies de la fauna nativa como Tagua común (*Fulica armillata*), Tagüita (*Fulica leucoptera*), Cisnes de cuello negro (*Cygnus melancoryphus*), Garza cuca (*Ardea cocoi*), Garza grande (*Ardea alba*), y coipos (*Myocastor coypus*), las que se verían favorecidas (Fig. 1A). Las tres primeras se alimentan de *Limnobium laevigatum* (Velásquez et al. 2018, 2019a, 2019b); en el primer trabajo citado (Velásquez et al. 2018) los autores la consideran importante en la alimentación de aves, ya que la incluyen en un catálogo microhistológico, para determinar plantas a partir de epidermis encontradas en sus fecas. Couve & Vidal (2004) y Couve et al. (2016) confirman esto con observaciones directas. Cook (1998) menciona que sus frutos carnosos son consumidos por aves y animales. Según Neumann (1973) y Murúa et al. (1982) *Myocastor coypus* incluiría en su dieta a *Limnobium laevigatum*.

Las condiciones del hábitat de *Limnobium laevigatum*, distinguen a la especie como una buena indicadora de eutrofización, especialmente con materia orgánica (Saíz et al. 1980, Palma et al. 1987, San Martín et al. 2003). Por lo anterior, la presencia de este macrófito debería servir para limitar el uso del reservorio acuático como proveedor de agua potable o como lugar de recreación. El ascenso natural por avance de la zonación hacia el espejo de agua, del fondo del río (San Martín et al. 1999) y la contracorriente de marea permiten la llegada de contaminantes al lugar desde caseríos e industrias cercanas.

El aumento de la necromasa de *Limnobium laevigatum* en primavera está señalando el efecto deletéreo de algún factor ambiental que se manifiesta en esa época. Este comportamiento también ha sido demostrado para la necromasa de *Egeria densa* (Boettcher 2007), por lo que se hacen necesarios mayores estudios que permitan identificarlo, a lo mejor es una consecuencia del cambio climático (Carrillo et al. 2006, Ramírez et al. 2006a). Este fenómeno ha sido constatado en otras especies de hidrófitos del santuario (Ramírez et al. 2006b) señalando la existencia de una perturbación ambiental desconocida, que podría

corresponder a un exceso de radiación solar (San Martín *et al.* 2010).

El tipo de reproducción asexual permite a la planta aumentar el tamaño de sus poblaciones y de su área de distribución, quedando la última, limitada únicamente por la presencia de corriente. Por supuesto para tener éxito la diáspora vegetativa debe llegar a un lugar que permita su establecimiento. Al respecto la salinidad de la parte inferior del estuario del río Cruces puede ser una limitante para su colonización y desarrollo, tal como sucede con *Egeria densa* (Hauenstein & Ramírez 1986).

Las flores de la *Limnobiium laevigatum* descritas en la literatura son unisexuales a veces en rosetas separadas, pero es difícil identificar si lo hacen en individuos distintos, ya que no es posible delimitar individuos en los embalsados de esta planta, con estructura de policormo, por lo tanto se deben considerar monoicas (Alvarado 2007). Lo anterior, confirma que la planta puede pasar de un cuerpo acuático a otro, mediante el transporte de sus diásporas reproductivas que, al ser pequeñas, pueden ser dispersadas por aves en forma epizoica (Ramírez *et al.* 2003), pero según lo indicado por Cook (1998) incluso podrían dispersarse en forma endozoica. Por lo tanto, la planta utiliza la reproducción vegetativa por estolones para aumentar el tamaño de sus poblaciones, las diásporas vegetativas formadas por una o varias plantas nuevas, para conquistar nuevos territorios en la misma cuenca y las diásporas de reproducción sexual (frutos y semillas) para extenderse a otras cuencas (San Martín *et al.* 1998). Seguramente los resultados de los experimentos de germinación fueron magros debido a que, en las placas, no se cumplió con el requerimiento de estar sumergidas en el sustrato subacuático, como lo plantea Cook (1998).

CONCLUSIONES

En el presente estudio se da cuenta del área de distribución de *Limnobiium laevigatum* en Chile, fijando sus límites. Esta planta produce alteración de la zonación litoral en cuerpos acuáticos lénticos favoreciendo y acelerando el desarrollo de la sucesión en el gradiente litoral, lo que contribuye al embancamiento de las riberas. *Limnobiium laevigatum* crece de preferencia en biotopos eutrofizados, principalmente con aguas servidas de origen doméstico. La producción estacional de biomasa demuestra una muerte parcial de ella en la época primaveral, de origen desconocido. Las curvas de variación estacional en la producción de hojas natantes y aéreas sigue recorridos inversos, confirmando la diferente función de cada una de ellas. Se establece la presencia de reproducción sexual de esta planta en Chile. Dado que el origen de esta especie

se encuentra en la zona tropical de Sudamérica, se podría responsabilizar al cambio climático del aumento de su área hacia la zona templada de Chile.

REFERENCIAS

- Alvarado, J. 2007. Potencial nutritivo de *Juncus procerus* E. Mey. (Junquillo chileno) en la dieta humana. Tesis, Escuela de Química y Farmacia, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 86 pp.
- Álvarez, D. 2016. Santuario de la naturaleza urbanizado. La fragmentación de la propiedad periurbana como amenaza al área protegida del Río Cruces y Chorocamayo. Tesis, Facultad de Arquitectura, diseño y urbanismo, Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago. 123 pp.
- AOAC. 2000. Official method of Analysis of AOAC International. 17° Ed. Geithersburg, USA. 69 pp.
- Boettcher, C. 2007. Variación comparativa de biomasa estacional en dos macrófitos de la región de Valdivia, Chile. Ciencia & Trabajo 9: 191-199.
- Camus, M. 1985. Taxonomía numérica estadística aplicada a especies de plantas acuáticas del género *Potamogeton* en Chile. Escuela de Estadística, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 144 pp.
- Campos-Cuellar, R., Aponte, H. 2020. Crecimiento de *Limnobiium laevigatum* (Hydrocharitaceae) bajo cuatro proporciones diferentes de NO₃-NH₄ en condiciones de laboratorio. Polibotánica 50: 1-11.
- Carrillo, Y., Guarín, A., Guillot, G. 2006. Biomasa distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical High-Mountain reservoir (Neusa, Colombia). Aquatic Botany 85(1): 7-15.
- Cook, C.D.K. 1998. Hydrocharitaceae. In: Kubitzki, K. (ed.): The families and genera of vascular plants: 234-248 pp. Springer, New York.
- Cook, C.D.K., Urmi-König, K. 1983. A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). Aquatic Botany 19(2): 73-96.
- Couve, C., Vidal, C. 2004. Aves del Parque Nacional Torres del Paine, Patagonia-Chile. Editorial Fantástico Sur Birding, Punta Arenas, Chile. 270 pp.
- Couve, C., Vidal, C., Ruiz, J. 2016. Aves de Chile sus Islas Oceánicas y Península Antártica. FS Editorial, Punta Arenas, Chile. 550 pp.
- Cronk, Q., Fuller, J. 1996. Plantas invasoras - La amenaza de los ecosistemas naturales. Editorial Nordan-Comunidad, Montevideo. 205 pp.
- Hauenstein, E. 1981. Distribución y ecología de *Egeria densa* Planch. En la cuenca del río Valdivia. Escuela de Graduados, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 91 pp.

- Hauenstein, E., Ramírez, C. 1986. The influence of salinity on the distribution of *Egeria densa* in the Valdivia river basin, Chile. *Archives of Hydrobiologia* 107: 511-519.
- Knight, R.L., Winchester, B.H., Higman, J.C. 1985. Ecology, hydrology, and advanced wastewater treatment potential of an artificial wetland in north-central Florida. *Wetlands* 5: 167-180.
- Lauenroth, W.K., Epstein, H.E., Paruelo, J.M., Burke, I.C., Aguiar, M.R., Sala, O.E. 2004. Potential effects of climate change on the temperate zones of North and South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 439-453.
- Lowden, R. 1992. Floral variation and taxonomy of *Limnobium* L. C. Richard (Hydrocharitaceae). *Rhodora* 94(878): 111-134.
- Matthei, O. 1995. Manual de las malezas que crecen en Chile. Alfabeta Impresores, Santiago, Chile. 545 pp.
- Muñoz, C. 1966. Sinopsis de la flora chilena. Claves para la identificación de familias y géneros. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago, Chile. 236 pp.
- Murúa, R., Neumann, O., Dropelmann, I. 1982. Food habits of *Myocastor coypus* in Chile. In: Chapman, J., Pursley, D. (eds.) *The worldwide Furbearer Conference Proceedings*. 544-558 pp.
- Neumann, O. 1973. Hábitos alimentarios (otoño – invierno) del *Mysocastor coypus* (Molina), en la provincia de Valdivia. Tesis, Facultad de Medicina Veterinaria, Universidad Austral de Chile (Valdivia, Chile). 42 pp.
- Palma, B., San Martín, C., Rosales, M., Zúñiga, L., Ramírez, C. 1987. Distribución espacial de la flora y la vegetación acuática y palustre del estero Marga-Marga en Chile Central. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 14(2): 125-132.
- Ramírez, C., Álvarez, M. 2017. Hydrophilic Flora and Vegetation of the Coastal Wetlands of Chile. En: Fariña, J.M., Camaño, A. (eds.) *The ecology and Natural History of Chilean Saltmarshes*. 71-103 pp. Springer International Publishing GA.
- Ramírez, C., Añazco, N. 1982. Variaciones estacionales en el desarrollo de *Scirpus (Schoenoplectus) californicus*, *Typha angustifolia* y *Phragmites communis* en pantanos valdivianos, Chile. *Agro Sur* 10(2): 111-123.
- Ramírez, C., San Martín, C. 2018. Flora acuática. En: Ministerio del Medio Ambiente. *Biodiversidad de Chile. Patrimonio y Desafíos. Tercera Edición. Tomo 1*: 207-215 pp.
- Ramírez, C., San Martín, C. 2006a. Ecosistemas dulceacuícolas. En: Saball, P., Arroyo, M.K., Castilla, J.C., Estados, C., Ladrón de Guevara, J.M., Larraín, S., Moreno, C., Rivas, F., Rovira, J., Sánchez, A., Sierralta, L. (eds.) *Biodiversidad de Chile. Patrimonio y Desafíos*. 112-124 pp. Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA), Santiago, Chile.
- Ramírez, C., San Martín, C. 2006b. Diversidad de macrófitos chilenos. En: Vila, I., Veloso, A., Schlatter, R., Ramírez, C. (eds.) *Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile*. 21-69 pp. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Ramírez, C., Álvarez, M., San Martín, C. 2003. Diásporas y mecanismos de dispersión en praderas antropogénicas de la X Región de Los Lagos, Chile. *Revista Geográfica de Valparaíso* 34: 203-218.
- Ramírez, C., Romero, M., Rivero, M. 1979. Habit, habitat, origin and geographical distribution of Chilean vascular hydrophytes. *Aquatic Botany* 7: 241-253.
- Ramírez, C., San Martín, C., Rubilar, H. 2002. Una propuesta para la clasificación de humedales chilenos. *Revista Geográfica de Valparaíso* 33: 265-273.
- Ramírez, C., Carrasco, E., Mariani, S., Palacios, N. 2006. La desaparición del lucheillo (*Egeria densa*) del Santuario del Río Cruces (Valdivia, Chile). *Ciencia y Trabajo* 8: 79-86.
- Rodríguez, R., Marticorena, A. (eds.) 2019. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. Editorial Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 424 pp.
- Saíz, F., Domínguez, P., Palma, B. 1980. Ingresos alóctonos, composición química del agua y taxocenosis de hidrófitas en el estero Limache. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 13: 133-143.
- Salazar, J. 1989. El santuario de la Naturaleza del Río Cruces. *Chile Forestal* 160: 16-17.
- San Martín, C., Barrera, J., Ramírez, C. 1998. Dispersal mechanism and germination of *Aponogeton distachyon* L. f. in Valdivia. *Phyton* 63 (1/2): 31-38.
- San Martín, C., Contreras, D., Ramírez, C. 2000. El recurso vegetal del Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" (Valdivia, Chile). *Revista Geográfica de Valparaíso* 31: 225-235.
- San Martín, C., Ramírez, C., Álvarez, M. 2003. Macrófitos como bioindicadores: Una propuesta metodológica para caracterizar ambientes dulceacuícolas. *Revista Geográfica de Valparaíso* 34: 243-253.
- San Martín, C., Ramírez, C., Ojeda, P. 1999. Distribución de macrófitos y patrones de zonación en la cuenca del río Valdivia. *Revista Geográfica de Valparaíso* 30: 117-126.
- San Martín, C., Ramírez, C., Carrasco, E., Vidal, O., Toledo, G. 2010. Efecto de la radiación solar en la desaparición de *Egeria densa* (Hydrocharitaceae) desde el humedal del río Cruces (Valdivia, Chile). *Chilean Journal of Agricultural & Animal Sciences* 26(1): 15-24.
- Triviño, I.L. 2015. Posibles alteraciones en el ciclo de vida de *Ludwigia peploides* Kunth (Onagraceae), ante un eventual cambio climático en Valdivia, Región de Los Ríos, Chile.

- Seminario, Licenciado en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 61 pp.
- Urrutia, J., Sánchez, P., Pauchard, A., Hauenstein, E. 2017a. Plantas acuáticas invasoras presentes en Chile: Distribución, rasgos de vida y potencial invasor. *Gayana Botánica* 74(1): 147-157.
- Urrutia, J., Sánchez, P., Pauchard, A., Hauenstein, E. 2017b. Flora acuática y palustre introducida en Chile. Laboratorio de invasiones biológicas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 92 pp.
- Velásquez, C., San Martín, C., Jaramillo, E., Camus, P.A. 2018. Catálogo microhistológico de macrófitas acuáticas de dos humedales costeros de Chile: Una herramienta para estudios tróficos en aves acuáticas herbívoras. *Revista Chilena de Ornitología* 24(2): 79-84.
- Velásquez, C., Jaramillo, E., Camus, P.A., San Martín, C. 2019a. Consumption of aquatic macrophytes by the Red-gartered Coot *Fulica armillata* (Birds: Rallidae) in a coastal wetland of north central Chile. *Gayana* 83(1): 68-72.
- Velásquez, C., Jaramillo, E., Camus, P.A., San Martín, C., Labra, F. 2019b. Dietary habits of the black-necked swan *Cygnus melancoryphus* (Birds: Anatidae) and variability of the aquatic macrophyte cover in the Río Cruces wetland, southern Chile. *PLOS ONE* 14(12): 1-15.
- Zuloaga, F., Morrone, O., Belgrano, M.J. (eds.) 2008. Catálogo de las plantas vasculares del cono sur. Missouri Botanical Garden, Missouri. 3348 pp.

Received: 03.08.2020

Accepted: 04.03.2021