

Tesis Doctoral

Evaluación de características estructurales y procesos fisiológicos determinantes de las posibilidades de uso de dos especies arbustivas del género *Prosopis* L. en el ecotono Monte-Patagonia

Agüero, Paola Romina

2009

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Agüero, Paola Romina. (2009). Evaluación de características estructurales y procesos fisiológicos determinantes de las posibilidades de uso de dos especies arbustivas del género *Prosopis* L. en el ecotono Monte-Patagonia. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Agüero, Paola Romina. "Evaluación de características estructurales y procesos fisiológicos determinantes de las posibilidades de uso de dos especies arbustivas del género *Prosopis* L. en el ecotono Monte-Patagonia". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2009.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD NACIONAL DE BUENOSAIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

“Evaluación de características estructurales y procesos fisiológicos determinantes de las posibilidades de uso de dos especies arbustivas del género *Prosopis* L. en el ecotono Monte-Patagonia”

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Lic. Paola Romina AGÜERO

Director de Tesis: Ing. Agr. Ramón Palacios

Director Asistente: Dra. Alejandra E. Vilela

Lugar de trabajo: Museo Egidio Ferugio (Trelew, Chubut)

Buenos Aires, 2009.

“Evaluación de características estructurales y procesos fisiológicos determinantes de las posibilidades de uso de dos especies arbustivas del género *Prosopis* L. en el ecotono Monte-Patagonia”

RESUMEN

El objetivo general de esta tesis fue evaluar algunos de los caracteres estructurales y procesos fisiológicos determinantes de las posibilidades de uso de *Prosopis alpataco* y *Prosopis denudans* (Fabaceae). Se evaluó la etapa juvenil (pre-reproductiva) en parcelas cultivadas y la etapa adulta en poblaciones naturales. Esta tesis describe por primera vez los cambios ontogénicos producidos en *P. alpataco* durante los primeros cinco años de la etapa juvenil, en la partición de biomasa y la acumulación de hidratos de carbono de reserva. Se evaluó la plasticidad fenotípica frente a distintos niveles de disponibilidad hídrica. Se determinó y comparó la dinámica de la producción y mortalidad de estructuras reproductivas, la influencia del rendimiento sobre el nivel de reservas carbonadas de la planta y la composición química de los frutos. Se describieron las relaciones entre el contenido de hidratos de carbono de reserva, los estadios fenológicos y los destinos prioritarios de la planta. Se realizó un experimento manipulativo de la relación fuente-destino, en el que se evaluaron las relaciones de compromiso (trade-offs) entre la acumulación de reservas carbonadas, la asignación de recursos hacia crecimiento, reproducción y defensas estructurales y químicas. Las conclusiones aplican los conocimientos generados sobre los procesos fisiológicos y las características estructurales de *Prosopis alpataco* y *Prosopis denudans*, a las posibilidades de aprovechamiento de estas especies.

PALABRAS CLAVES: *P. alpataco*, *P. denudans*, carbohidratos, crecimiento, rendimiento reproductivo (frutos), poblaciones naturales, revegetación y plasticidad fenotípica.

“Evaluation of structural characteristics and physiological processes that determine the possibilities of use of two shrub species of the genus *Prosopis* L. in the ecotone Monte-Patagonian”

ABSTRACT

The objective of this Dissertation was to characterize structural characteristics and processes related to the potential use of *Prosopis alpataco* y *Prosopis denudans* (Fabaceae). The pre-reproductive (juvenile) stage was evaluated in plots, while the reproductive cycle was studied in native stands. Ontogenetic changes of juveniles, such as changes in biomass allocation and carbohydrate storage are described in *Prosopis* for the first time. Phenotypic plasticity for water availability was also assessed. For the reproductive stage, the dynamics of the production and mortality of all reproductive structures as well as the influence of reproduction on fruit composition and carbohydrate storage are described. After a sink-source experiment it was determined that reproduction is mostly supported by carbon reserves rather than current assimilation, so the next step was to evaluate with a new manipulative experiment the effect of carbon storage on flower and fruit production and trade-offs between growth, reproduction and structural and chemical defenses. The information obtained in this work is used to discuss the potential uses of both *Prosopis* species.

KEYWORDS: *P. alpataco*, *P. denudans*, carbohydrates, growth, reproductive output (fruit), natural populations, phenotypic plasticity and revegetation

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al **Dr. Damián Ravetta** por haberme dado la oportunidad de trabajar en el proyecto de *“Alternativas para el desarrollo de nuevos cultivos industriales para la Patagonia”*, y por el tiempo invertido en la lectura de mis borradores y sugerencias realizadas.

A la **Dra. Alejandra Vilela** por haber confiado en mí, por haber estado desde un principio formándome y trabajado a la par mía como Directora de Tesis, y por sobre todas las cosas por su paciencia en las correcciones de mis manuscritos. Gracias Alejandra por todo lo brindado y por haber respetado mis tiempos, sabes que este trabajo es un logro de ambas.

Al **Ing. Ramón Palacios** por haberme aceptado como su doctorando aunque la distancia nos separaba.

A la **familia González** por haberme permitido trabajar en la estancia de su propiedad, y especialmente a mi amiga **Cynthia** por estar siempre incondicionalmente, por todo el material fotográfico brindado, y por sobre todo por ser la persona más transparente que conozco.

Un gran reconocimiento a mis compañeros becarios (especialmente a Luciana González Paleo) y de trabajo actual, que desde su visión aportaron ideas y sugerencias, y que tuvieron toda la paciencia del mundo en escucharme hablar a diario sobre mi tesis...

Al **Dr. Rubén Cuneo**, Director del **Museo Egidio Feruglio** por haberme permitido utilizar las instalaciones del edificio a lo largo de la tesis.

A todos mis amigos por estar y por sostenerme en los momentos difíciles y de debilidad.

A la **Administración de Vialidad Provincial** por la comprensión y el tiempo que me brindaron para dedicarme a la finalización tan anhelada de este trabajo.

Mi más sincero agradecimiento a mis compañeros **Norberto Percara, Walter Santana y Marcelo Matarazi** por el tiempo dedicado en mis detalles de edición.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica que otorgó el apoyo económico (**PID 009**) a través de becas y subsidios para el grupo de investigación del cual forme parte.

Y por último, el agradecimiento más importante, a mi esposo **Ariel** por siempre estar, por su paciencia, por haberme contenido en los momentos no tan buenos de mi vida, por confiar en mí, y por sobre todas las cosas por el apoyo que me brinda a diario en todos mis emprendimientos. A mis amores, mis hijos **Juan y Gastón**, por ser mi mayor inspiración y por el tiempo y atención que puede haberles quitado.

A todo el resto de mi **familia** que de una u otra manera me dieron su aliento y fuerza.

DEDICATORIA

A mi padres, por haberme dado la posibilidad de formarme y poder ser hoy la persona que soy, y en especial a mi mamá por que se que desde algún rinconcito no muy lejano me dio la fuerza y aliento que necesité para concretar este trabajo, y por que se que estaría muy orgullosa de saber que pese a todo no baje los brazos, gracias mami.....

ÍNDICE GENERAL

I. RESUMEN

II. ABSTRACT

III. AGRADECIMIENTOS

IV. DEDICATORIAS

INTRODUCCIÓN GENERAL	1
IG.1. La producción en zonas áridas y sus limitaciones	2
IG.2. Búsqueda de alternativas productivas para la Patagonia extra-andina	3
IG.3. El género <i>Prosopis</i>	3
IG.4. Especies estudiadas	6
IG.5. Usos de <i>Prosopis</i>	8
IG.6. Objetivos e hipótesis generales de la tesis	11
IG.7. Estructura de la tesis	15
ÁREA DE ESTUDIO, SITIOS EXPERIMENTALES Y MÉTODOS EMPLEADOS	18
A-SE.1. Sitos experimentales	19
A-SE.2. Métodos empleados (Técnicas analíticas y químicas)	24
A-SE. 2.1. Método Antrona	24
A-SE. 2.2. Técnica de Kjeldahl	25
A-SE. 2.3. Fenoles	25
A-SE. 2.4. Área Foliar	25
CAPITULO 1: Plasticidad y cambios ontogénicos en la etapa juvenil de <i>Posopis alpataco</i>.	26
1.1. Introducción	27

1.1.1. Objetivos	29
1.1.2. Hipótesis y predicciones	29
1.2. Materiales y métodos	31
1.2.1. Especies estudiadas y diseño experimental	31
1.2.2. Variables morfológicas y de partición	33
1.2.3. Análisis estadístico	33
1.3. Resultados	35
1.4. Discusión	40

Anexo 1: "Ontogenetic Drift and Environmentally-Induced Phenotypic Changes in a Perennial Shrub" manuscrito enviado a Ecological Research para su publicación.

CAPITULO 2: Producción y mortalidad de estructuras reproductivas en *Prosopis alpataco* y *Prosopis denudans*.

2.1. Introducción	44
2.1.1. La biología reproductiva de <i>Prosopis</i>	44
2.1.2. Objetivos	46
2.2. Materiales y métodos	47
2.2.1. Especies y sitios de estudio	47
2.2.2. Producción de inflorescencias, cuaje de frutos y aborto	47
2.2.3. Análisis estadísticos	49
2.3. Resultados	50
2.3.1. Producción y mortalidad de flores	50
2.3.1.1. Pre-antesis	50
2.3.1.2. Antesis	51
2.3.2. Producción y mortalidad de frutos	53
2.3.3. Relación fruto:flor	53
2.3.4. Producción y mortalidad de semillas	54
2.4. Discusión	55

Anexo 2: "Differences in production and mortality of reproductive structures in two *Prosopis* shrub species from Patagonia, Argentina". *Journal of Arid Environments*, 63:696-705. 2005.

CAPITULO 3: Influencia del rendimiento sobre la partición y composición de frutos

en <i>Prosopis denudans</i>	58
3.1. Introducción	59
3.1.1. Objetivos	61
3.1.2. Hipótesis y predicciones	61
3.2. Materiales y métodos	63
3.2.1. Poblaciones y sitios de estudio	63
3.2.2. Evolución del peso y análisis de partición de los frutos	63
3.2.3. Análisis químicos del pericarpio de los frutos	64
3.2.4. Análisis estadísticos	64
3.3. Resultados	65
3.3.1. Peso de los frutos	65
3.3.2. Partición de los frutos	65
3.3.3. Composición química de los frutos	66
3.4. Discusión	68

Anexo 3: "The impact of reproductive output on *P. denudans* pod partition and chemical composition: implications for economic utilization". *Economic Botany* 60(3):291-295. 2006.

CAPITULO 4: Influencia de la fenología y la producción de frutos sobre el contenido de reservas carbonadas en *Prosopis alpataco*.

4.1. Introducción	71
4.1.1. Objetivos	72
4.2. Materiales y métodos	73
4.2.1. Poblaciones y sitios experimentales	73

4.2.2. Cosechas	73
4.2.3. Mediciones del crecimiento vegetativo aéreo	73
4.2.4. Análisis estadístico	74
4.3. Resultados	75
4.3.1. Crecimiento vegetativo	75
4.3.2. Contenido de TNC en ramas	75
4.3.2.1. Patrón general del contenido de TNC	75
4.3.2.2. Relación entre el rendimiento reproductivo y el contenido de TNC	75
4.4. Discusión	77

CAPITULO 5: Relaciones de compromiso entre reproducción, crecimiento, TNC y defensas en *Prosopis denudans*. 79

5.1. Introducción	80
5.1.1. Objetivos	82
5.1.2. Hipótesis y predicciones	82
5.2. Materiales y métodos	84
5.2.1. Poblaciones y sitios de estudio	84
5.2.2. Variables medidas	85
5.2.3. Análisis estadístico	86
5.3. Resultados	88
5.3.1. Respuestas a corto plazo	88
5.3.1.1. Reservas carbonadas	88
5.3.1.1.1. Contenido de TNC en ramas (análisis entre tratamientos)	88
5.3.1.1.2. Contenido de TNC en ramas (análisis entre fechas)	89
5.3.1.1.3. Contenido de TNC en raíces	89
5.3.1.2. Defensas estructurales y composición química de las hojas	91
5.3.1.3. Crecimiento	93
5.3.1.4 Reproducción	93

5.3.1.5. Relaciones entre variables (0%ef. Vs. 33%+66%+100% def)	94
5.3.2. Respuestas a corto plazo	96
5.3.2.1. Reservas carbonadas	96
5.3.2.1.1. Contenido de TNC en ramas al inicio de la temporada de crecimiento	96
5.3.2.1.2. Contenido de TNC en ramas a final de la temporada de crecimiento	96
5.3.2.1.3. Contenido de TNC en raíces	98
5.3.2.2. Crecimiento	98
5.3.2.3. Reproducción	100
5.3.2.4. Relaciones entre variables (plantas control vs. plantas defoliadas)	102
5.4. Discusión	104
5.4.1. Reservas carbonadas	104
5.4.2. Defensas estructurales y químicas	106
5.4.3. Crecimiento vegetativo	106
5.4.4. Producción de estructuras reproductivas	107
CONCLUSIONES FINALES	109
BIBLIOGRAFÍA GENERAL	115

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Introducción General

Figura IG.1. Distribución mundial del género <i>Prosopis</i> .	4
Figura IG.2. Individuo adulto de <i>P. denudans</i> .	7
Figura IG.3. Individuo adulto de <i>P. alptaco</i> .	7
Figura IG.4. Esquema general de la tesis.	13

Área de estudio y sitios experimentales

A-SE.1. Ubicación geográfica del área de estudio y sitios experimentales seleccionados.	21
--	----

Capítulo 1

Figura 1.1. Parcela experimental de Bod Amlwg (Treorci).	31
Figura 1.2. Individuos de <i>P. alptaco</i> a la edad de 54 meses bajo tratamiento.	32
Figura 1.3. Comparación a la misma edad del log biomasa total de individuos de <i>P. alptaco</i> sometidos a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W1 y W0) durante un periodo de 54 meses.	35
Figura 1.4. Comparación a la misma edad de la relación raíz/rama (Ln) calculada sobre individuos de <i>P. alptaco</i> sometidos a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W1 y W0) durante un periodo de 54 meses.	37
Figura 1.5. Comparación alométricas de la biomasa de raíz con la biomasa aérea en individuos de <i>P. alptaco</i> sometidos a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W1 y W0) durante un periodo de 54 meses.	38
Figura 1.6. Comparación a la misma edad del contenido de TNC medido en ramas (6 a) y raíces (6 b) de individuos de <i>P. alptaco</i> sometidos a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W1 y W0) durante un periodo de 54 meses.	39

Tabla 1.1. Medias sin corregir y corregidas por la biomasa de variables morfológicas y químicas de plantas juveniles de <i>P. alpataco</i> sometidas a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W1 y W0) en el V.I.R.CH.	36
--	----

Capítulo 2

Figura 2.1. Inflorescencias de <i>P. denudans</i> (a) y <i>P. alpataco</i> (b).	44
Figura 2.2. Frutos y semillas de <i>P. denudans</i> atacados por brúquidos.	48
Figura 2.3. Cantidad promedio de inflorescencias por ramas en <i>P. alpataco</i> y <i>P. denudans</i> en la temporada de crecimiento 2002-2003.	50
Figura 2.4. Disminución de la cantidad promedio de frutos por infructescencias en <i>P. alpataco</i> y <i>P. denudans</i> en la temporada de crecimiento 2002-2003.	53
Figura 2.5. Relación FR:FL para <i>P. alpataco</i> y <i>P. denudans</i> .	54
Tabla 2.1. Valores promedios de las variables reproductivas analizadas para <i>P. alpataco</i> y <i>P. denudans</i> durante la temporada de crecimiento 2002-2003.	52

Capítulo 3

Figura 3.1. Representación esquemática (corte transversal) de la estructura típica de un fruto del género <i>Prosopis</i> .	59
Figura 3.2. Evolución de la biomasa de los frutos en 4 estadios de crecimiento en individuos de <i>P. denudans</i> de alta (AP) y baja productividad (BP).	65
Figura 3.3. Patrón de partición de bioma de frutos (pericarpio.semillas) provenientes de individuos de alto (AP) y bajo (BP) rendimiento.	66
Tabla 3.1. Partición y composición química de frutos provenientes de individuos de AP y BP productividad de <i>P. denudans</i> .	67

Capítulo 4

Figura 4.1. Evolución del contenido de TNC en ramas de individuos de <i>P. alptaco</i> con distintos rendimientos reproductivos (AP, BP y SP).	76
---	----

Tabla 4.1. Incremento anual de la biomasa vegetativa aérea y producción de frutos de tres poblaciones de *P. alpataco*. 75

Capítulo 5

Figura 5.1. Individuo de *P. deunudans* después de la aplicación del tratamiento del 100% de defoliación. 84

Figura 5.2. Contenido de TNC en raíces secundarias determinado a fines de la temporada de crecimiento 2001-2002 en individuos de *P. deunudans* sometidos a distintos niveles de defoliación. 91

Figura 5.3. Relación entre el crecimiento vegetativo y la producción de estructuras reproductivas en individuos de *P. denudans* (control vs. defoliados). 102

Figura 5.4. Relación entre la producción de estructuras reproductivas y el contenido de TNC en ramas (septiembre) en individuos de *P. denudans* (control vs. defoliados). 103

Tabla 5.1. Comparación de contenidos medios de TNC en ramas medidos durante la temporada de crecimiento 2001-2002 (A): ANOVA y ANCOVA entre tratamientos para una misma fecha; (B) ANOVA de medidas repetidas. 90

Tabla 5.2. Valores medios del LMA determinado en hojas provenientes de individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación durante la temporada 2001-2002. 92

Tabla 5.3. Valores medios del contenido de nitrógeno y fenoles determinado en hojas provenientes de individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación durante la temporada 2001-2002. 92

Tabla 5.4. Crecimiento vegetativo y reproductivo medido en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación durante la temporada 2001-2002. 93

Tabla 5.5. Regresiones entre las distintas variables medidas en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación durante la temporada 2001-2002. 95

Tabla 5.6. Comparación de los valores medios del contenido de TNC medido en ramas al principio de la temporada de crecimiento (septiembre) en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación. 97

Tabla 5.7. Comparación de los valores medios del contenido de TNC medido en ramas a fines de la temporada de crecimiento (abril) en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación. 99

Tabla 5.8. Comparación de las distintas variables medidas a lo largo de las temporadas de crecimiento estudiadas en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación. 101

Introducción General

INTRODUCCIÓN GENERAL

1. La producción en zonas áridas y sus limitaciones

La producción de cultivos tradicionales en la Patagonia extra-andina se ve limitada por la baja productividad primaria neta del ecosistema (alrededor de $71 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; Brown y Lomolino, 1998). Precipitaciones anuales menores a 300 mm, con vientos fuertes (que causan altas tasas de evaporación), baja temperatura media anual y temperaturas extremas durante el invierno, generan en esta zona severas restricciones para el crecimiento de la plantas (Paruelo *et al.*, 1998).

Una alternativa para diversificar la producción agrícola en este tipo de regiones es la búsqueda y domesticación de especies nativas de zonas áridas, capaces de producir sustancias con usos medicinales o industriales bajo condiciones limitantes de recursos (Ravetta y Soriano, 1998). La incorporación al cultivo de especies adaptadas a condiciones de menor disponibilidad de recursos es una alternativa de producción que provoca menor deterioro del ambiente y mejores expectativas económicas (Black, 1984). McLaughlin (1985) propuso una serie de criterios que deben cumplir las especies candidato seleccionadas para llevar adelante el proceso de domesticación en zonas áridas cálidas: a) tener bajos requerimientos de agua; b) ser tolerantes a las condiciones ambientales extremas de las zonas áridas y semiáridas; c) ser productoras de cantidades cosechables de sustancias con alto valor económico y d) ser incapaces de producir el metabolito de interés en zonas más húmedas (con menores costos de producción). Al trasladar estos supuestos a zonas áridas templadas como la Patagonia, Ravetta y Soriano (1998) incorporaron un quinto criterio para compensar la severa restricción que impone la reducida temporada de cultivo: la producción del material cosechable debe ser estimulada por las condiciones del ambiente características de zonas marginales (baja disponibilidad de recursos, alta radiación ultravioleta, temperaturas extremas, etc.).

2. Búsqueda de alternativas productivas para la Patagonia Extra-Andina

Las tierras no irrigadas de la Patagonia extra-andina están caracterizadas por una vegetación rala, con una baja densidad de plantas que limita la productividad de poblaciones naturales (Sala *et al.*, 1989). Sin embargo, existen alternativas para promover los nuevos cultivos en estas áreas, tales como buscar productos de alto valor comercial o incrementar la densidad de las especies candidato a través del manejo de poblaciones nativas o el transplante de genotipos mejorados (Ravetta y Soriano, 1998). Estas alternativas requieren de la evaluación química de los productos cosechables y conocimientos de biología básica de la especie candidato.

En el marco de un proyecto general de búsqueda de alternativas productivas para la Patagonia extra-andina, he evaluado en esta tesis las posibilidades de aprovechamiento de dos especies patagónicas del género *Prosopis* L. (Fabaceae, Mimosoideae) cuyos frutos son fuente potencial de harina (Felker, 1979 y 1981; del Valle *et al.*, 1983; Roig, 1987 y 1993 a-b) y goma (Fagg y Stewart, 1994; Cruz, 1999; Kalman, 2000; Orozco-Villafuerte *et al.*, 2003; Vilela y Ravetta, 2005), de uso en la industria alimentaria. Así mismo, por su rusticidad, ambas especies pueden ser incorporadas en planes de revegetación de zonas áridas degradadas por el uso antrópico.

3. El género *Prosopis*

El género *Prosopis* consta de 45 especies, dos de las cuales son asiáticas, una africana y las demás americanas. En América se distribuye en las regiones semiáridas y áridas, desde el sudoeste de Estados Unidos a lo largo de los Andes hasta Chile central y Argentina, donde se encuentra la mayor cantidad de especies (27 especies y 19 variedades; Palacios y Brizuela, 2005; Fig. 1IG).

Algarrobo es el nombre más común con que se conoce colectivamente a las especies del género en diferentes lugares de América latina, mientras que en América del Norte se denominan “mezquite” (Simpson y Solbrig, 1977).

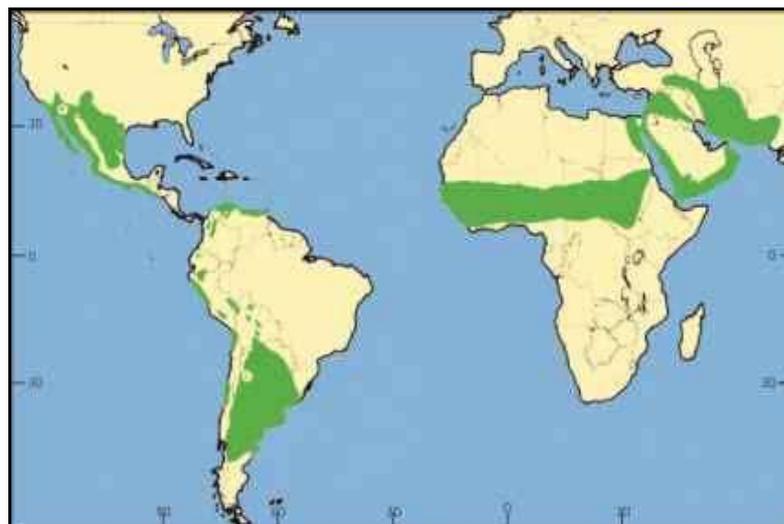


Figura IG.1.: Distribución del género *Prosopis* en el mundo (reproducido de Simpson y Solbrig, 1977).

Las principales descripciones de las especies del género *Prosopis* pueden encontrarse en Burkart (1937, 1940, 1976) y en Palacios y Brizuela (2005). La clasificación taxonómica del género es dificultosa, dada la existencia de variaciones intraespecíficas y la presencia de híbridos interespecíficos naturales (Hunziker *et al.*, 1975; Burghardt y Palacios, 1998; Mollard *et al.*, 2000; Burghardt *et al.*, 2004). Burkart (1976) presenta una clave de identificación de especies en la monografía del género y posteriormente Vilela y Palacios (1998) generaron una nueva clave basada en la morfología foliar, que no incluye expresiones fenotípicas que varían con el medio (Vilela, 1993; Vilela y Palacios, 1995).

El género *Prosopis* incluye árboles o arbustos xerófilos, en general espinosos. Poseen hojas bipinnadas, aunque algunas especies son áfilas. Las flores son de color amarillo-verdosas o rojas y, aunque no muy vistosas, son nectaríferas y atraen gran número de abejas y otros himenópteros (Picca *et al.*, 1990; Genise *et al.*, 1990 y 1991). Generalmente se encuentran agrupadas en inflorescencias protóginas, es decir que el estigma madura antes que las anteras. Según la bibliografía existente, este tipo de flores explicaría la gran variabilidad intraespecífica descrita para el género además de la existencia en la naturaleza de individuos presuntamente híbridos. Sin embargo de

acuerdo a observaciones realizadas sobre la biología floral de la Sección Algarrobia, la fuente de variabilidad observada sería atribuida a un mecanismo de autoincompatibilidad, ya señalado con anterioridad en algunas especies (Neff *et al.*, 1977; Simpson, 1977; Palacios y Bravo, 1981;; Genise *et al.*, 1990).

Los frutos son legumbres indehiscentes de forma recta arqueada o en espiral, con un mesocarpo generalmente carnoso y dulce, que favorece la propagación zoófila y endozoica (Galera, 2000). Las semillas (15 a 30 por vaina) son ovoideas o elipsoideas, de 6 a 7 mm de largo, 4 a 5 mm de ancho y de color castaño (Palacios y Bravo, 1974 y 1975; Burkart, 1976; Biloni, 1990; Felker, 1999;).

Las especies del género *Prosopis* constituyen un importante recurso alimentario y de hábitat para un gran número de organismos (Burkart, 1976; D`Antoni y Solbrig, 1977; Felger, 1977; Felker, 1979 y 1981). Son importantes en la estructuración de las comunidades de desierto, moderan las condiciones extremas características de estos ambientes, permitiendo la instalación de otras especies vegetales. Las asociaciones entre diversas especies de animales y plantas con *Prosopis* son especialmente importantes en la Provincia Fitogeográfica del Monte (Mares *et al.*, 1977; Felker, 1981; Figuereido, 1990).

La variedad de adaptaciones que presentan los árboles y arbustos de este género le confieren potencial para ser usados en la restauración de áreas degradadas, con problemas edáficos, etc. Así se encuentran especies resistentes a la sequía, a la salinidad y alcalinidad (*P. nigra* y *P. alba*, Lewis y Pire, 1981; *P. flexuosa*, Vallejos, 1991; Villagra, 1996 y 1998), a las inundaciones (*P. alba*, Morello y Adámoli, 1967; *P. ruscifolia*, Morello *et al.*, 1971; Adámoli, 1972; *P. alpataco*, Villagra, 1996), al frío (*P. caldenia* y *P. flexuosa*, Martínez Crovetto, 1987; *P. denudans*, Roig, 1993b; Palacios *et al.*, 2000;). Además, hay especies psamófilas (*P. argentina*) potencialmente útiles en la fijación de médanos (Dalmasso *et al.*, 1988; Villagra y Roig, 2002). Todo esto, sumado a su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, aportar materia orgánica al suelo por la caída de broza y reciclar nutrientes (Zitzer *et al.*, 1996; Fredericksen *et al.*, 2000), hace que las especies de este género hayan sido propuestas numerosas veces como especies

multipropósito (Fagg y Stewart, 1994; Cony, 1995; Palacios *et al.*, 2000). Por ser plantas pioneras, muchas de ellas presentan un alto potencial biológico para la diseminación y colonización, lo que las convierte en especies aptas para la revegetación de áreas degradadas y, al mismo tiempo, en posibles invasoras y malezas de ambientes naturales y cultivos, como es el caso de *P. ruscifolia* en el Chaco y *P. glandulosa* en América del Norte (Archer, 1995). Sin embargo, según varios autores (Morello *et al.*, 1971; D'Antoni y Solbrig, 1977; Archer, 1995) estos casos de invasión responden al tipo de manejo realizado por el hombre.

4. Especies estudiadas

Poblaciones naturales de *Prosopis alpataco* R.A Philippi var. *alpataco* f. *alpataco* y *Prosopis denudans*, Bentham var. *stenocarpa* fueron seleccionadas para el desarrollo del presente trabajo. Ambas especies se distribuyen en el ecotono Monte-Patagonia. La transición entre las provincias fitogeográficas de la Patagonia y del Monte se produce en muchas áreas de una manera gradual, en especial en aquellas zonas en donde no existen discontinuidades geomorfológicas que determinen cambios altitudinales importantes (Cabrera, 1947). En estas áreas ecotonales, la estructura y composición florística de la vegetación esta determinada por la coexistencia de elementos típicos de la Patagonia y del Monte. *Prosopis denudans* es una especie endémica de la Provincia Patagónica (Burkart, 1952; Palacios y Brizuela, 2005) mientras que *Prosopis alpataco* se distribuye en la Provincia Fitogeográfica del Monte (Morello, 1958; Cabrera, 1976; Palacios *et al.*, 1988; Roig, 1993; Villagra, 1996).

Nombre científico: *Prosopis denudans* Benth

Nombre común: “Algarrobo patagónico”, “Algarrobo de chanco”.

Varietades: - *P. denudans* var. *denudans*
- *P. denudans* var. *patagonica*
- *P. denudans* var. *stenocarpa* .

Familia: Fabaceae

Subfamilia: Mimosoideae



Figura IG.2: individuo adulto de *P. denudans* var. *stenocarpa*

Se trata de un arbusto muy espinoso de 1–2 m de alto, ramas arqueadas grisáceas a rojizas. Espinas solitarias castaño-claras. Hojas uniyugadas, pinnas de 6-20 mm de longitud, foliolos generalmente alternos algo crasos y casi glabros. Inflorescencias espiciformes. Legumbres púrpuras a negras, brillantes a la madurez, arqueadas a anulares, de 2-7 cm de largo x 0,7-1.4 cm de ancho (Burkart, 1976; Palacios y Brizuela, 2005).

La variedad estudiada fue *P. denudans* var. *stenocarpa* cuyas legumbres son falcadas a anulares, delgadas y menores de 0,5 cm de espesor, algo contraídas entre artejos (Fig. IG2).

Nombre científico: *Prosopis alpataco* R.A Philippi.

Nombre común: “Alpataco”

Varietades: *P. alpataco* var. *alpataco*:
- f. *alpataco*
- f. *rubra*
P. alpataco var. *lamaro*

Familia: Fabaceae

Subfamilia: Mimosoideae



Figura IG. 3: Individuo adulto de *P. alpataco* var. *alpataco* f. *alpataco*.

Se trata de un arbusto o árbol espinoso de 0,2 a 3 m de alto, de ramas principales horizontales dando lugar a ramas aéreas flexuosas rojizas arqueadas (Fig. IG3). Tiene espinas axilares, geminadas y robustas de 0,3 -6 cm de longitud. Sus hojas son

compuestas, con un par de pinnas largas 17 a 25-yugadas. Sus frutos son legumbres angostas, rectas a subfalcadas amarillas, o rojas, de 7-17 cm de largo x 0,6-1,2 cm de ancho, mesocarpo escaso y amargo. Semillas elipsoides a angostamente elipsoides de 3,8-5,4 x 2,2-3,6 mm (Palacios y Brizuela, 2005, Fig. IG3).

La variedad estudiada fue *Prosopis alpataco* var. *alpataco* f. *alpataco* de legumbres amarillas distribuida en San Juan, Mendoza, Neuquén, Río Negro y Chubut.

5. Usos de *Prosopis*

Los algarrobos constituyen una importante fuente de recursos para los pueblos de zonas áridas y semiáridas sudamericanas. Se ha encontrado evidencia de uso de *Prosopis* de 8.000 años de antigüedad. Ofrecen sombra, leña, madera, gomas y alimento para el hombre, al mismo tiempo que forraje y sombra para el ganado doméstico (Burkart, 1976; D'Antoni y Solbrig, 1977; Simpson y Solbrig, 1977; Roig, 1993a; Fagg y Stewart, 1994). Muchas especies son usadas como plantas medicinales por las poblaciones locales (Roig, 1993a).

5.1. Usos de frutos: Actualmente, el producto de mayor valor quizás sean sus frutos por su alto valor energético, alta palatabilidad para el ganado y con la posibilidad de almacenarse y ser usados en la estación seca cuando no hay disponibilidad de alimento (Roig, 1993 a-b; Felker *et al.*, 2003;).

- Fuente de gomas: En el género *Prosopis* las gomas pueden obtenerse tanto de semillas (Cruz, 1999), de exudados del tronco de árboles y ramas de arbustos (Cerezo, 1969; León de Pinto *et al.*, 1994; Vilela y Ravetta, 2005), o del mesocarpo de los frutos (Kalman, 2000). A través de procesos químicos aplicados sobre el mesocarpo del fruto se han logrado aislar gomas con una pureza del 85-95% y un rendimiento del 60% (Saunders *et al.*, 1986). La amplia utilización de las gomas en diversas ramas de la industria (alimentaria, farmacéutica, cosmética, textil, papelera) se debe a las

propiedades físicas que la suspensión acuosa de estos compuestos posee (Wagner, 1981).

El valor económico y utilidad de la goma de *Prosopis* podría ser similar a la goma de guar por la calidad de los galactomananos purificados hallados en algunas especies, por ejemplo, *P. velutina* y *P. chilensis* (Saunders y Becker, 1989). Se atribuye a las gomas diversos roles ecofisiológicos en la planta: en semillas se le ha asignado funciones de reserva (Becker y Grosjean, 1980) y un aumento de la retención hídrica (Dea y Morrison, 1975; Reid y Edwards, 1995); mientras que a los exudados se les han atribuido propiedades antimicrobianas e insecticidas, por lo que podría suponerse que constituyen un mecanismo de defensa para la planta (Marques *et al.*, 1992).

- Fuente de aceite: En el género *Prosopis* el contenido de aceite presente en las semillas oscila entre el 3 % y el 14% (Madríñan Polo *et al.*, 1976).

- Fuente de alimento (harina): Las especies de *Prosopis* pueden producir frutos (algarrobas) ricos en azúcar, proteínas y carbohidratos (Becker y Grosjean, 1980). El mesocarpio, que es la pulpa esponjosa del fruto ubicada entre el exocarpio y el endocarpio leñoso, es el producto económicamente útil de la vaina, una fuente de harina apta para el consumo humano. El principal uso de la harina es la producción de pan de algarroba o “patay” que constituyó un recurso básico en la alimentación de los indígenas. Numerosas especies son utilizadas para la elaboración del patay, las más usadas son *P. alba*, *P. nigra* y *P. flexuosa* (Burkart, 1952; Martínez-Crovetto, 1964). Burkart (1952) da detalles sobre la elaboración y composición bromatológica del patay, describe así mismo una variante del patay llamada “chuningo” que se prepara en La Rioja con la pasta de harina de algarroba sin hornear. En el Chaco paraguayo se consumen los frutos de *P. ruscifolia* y *P. vinalillo* después de haber sido hervidos previamente (Arenas, 1981). El algarrobo cocido aparecía en los mercados en Bolivia (Cardenas, 1969). Otro producto similar a la miel es el “arope”, que se prepara a partir de vainas machacadas a las cuales se le agrega agua y luego por ebullición se concentra.

Las técnicas industriales para producir harina de *Prosopis* parecen estar claras (Del Valle *et al.*, 1986, 1987 y 1989; Cruz Alcedo, 1999); sin embargo este producto no es utilizado en ninguna aplicación comercial a una escala económicamente significativa (Felker *et al.*, 2003), probablemente debido a la gran variación interanual descrita en la producción de frutos y en su calidad que no permiten la utilización intensiva hoy en día (Pinto y Riveros, 1989).

- Fuente de bebidas: La preparación de bebidas a partir del mesocarpio constituye otro importante uso de los frutos de *Prosopis*. Básicamente son de dos tipos: la “añapa” y la “aloja o chicha”. La aloja se prepara mojando las vainas partidas en agua, se las mantiene en infusión hasta que fermenta. La añapa se prepara simplemente con los frutos molidos mezclados en agua fría, dando lugar a una bebida dulce y refrescante (Burkart, 1952 y 1956).

- Las poblaciones indígenas y la algarroba: La recolección de los frutos en el campo fue una actividad importante en la vida de los pueblos originarios. En varias zonas del territorio argentino, en Bolivia, Paraguay, norte de Chile y Perú, los indígenas se movilizaban en épocas de la maduración de los frutos de los algarrobos (algarroba) y chañares. Al parecer, cada pueblo o cacique mantenía la propiedad sobre un algarrobal. Con el transcurso del tiempo esta intensa actividad de recolección fue decayendo hasta prácticamente desaparecer en muchas partes al ser sustituida la algarroba por otros alimentos para el hombre (Canals, 1953; Cardenas, 1969; Ferreyra, 1987).

5.2. Uso de madera: La madera de *Prosopis*, característicamente dura y con gran resistencia a la tensión, es muy utilizada en la infraestructura ganadera (postes y varillas), en la carpintería de obra (marcos, puertas, ventanas, parquet, tirantes, etc), en la carpintería rural (fabricación de mangas, construcciones y viviendas rurales, etc), en la carpintería fina (fabricación de muebles de estilo rústico, pesados y con buen acabado de

color oscuro) y en la elaboración de artesanías (platos, pipas, utensilios, cajas, adornos, etc.; Martínez Crovetto, 1964 y 1968). Además, por su densidad, alto contenido en taninos y alto poder calorífico, proporciona leña y carbón de excelente calidad (Roig, 1993a; Fagg y Stewart, 1994).

5.3. Uso de arbustos: La pérdida de cobertura vegetal en Patagonia tiene entre sus causas la inadecuada asignación de carga de ganado ovino en los establecimientos ganaderos, como así también el impacto generado por las distintas actividades mineras extractivas que se realizan en la región (Escobar, 1997). Debido a sus características climáticas, la revegetación artificial de estos ambientes sólo es posible con especies que presenten estrategias adaptativas que les permitan aprovechar temporal y espacialmente las escasas y erráticas precipitaciones. Las características generales que debe reunir una especie son: adaptación a suelos degradados (salino sódicos), alto porcentaje de supervivencia al transplante, buena capacidad de rebrote, resistencia a la sequía, palatabilidad moderada y resistencia al pastoreo (Lewis y Pires, 1981; Vallejos, 1991; Villagra, 1996 y 1998). Existen registros de ensayos de propagación de especies arbustivas del género en el “vivero de especies arbustivas de la E.E.A. Chubut del INTA” (Ciano, 1997 y 2004).

Dentro de los usos múltiples mencionados para el género *Prosopis*, los únicos factibles para las especies estudiadas serían el aprovechamiento de frutos (fuente de alimento, gomas y forraje invernal) y en tareas de revegetación de áreas degradadas de la Patagonia.

6. Objetivos y justificación del trabajo de tesis

Este trabajo de tesis está enmarcado en un proyecto general de búsqueda de alternativas productivas para la Patagonia extra-andina. Se eligió como sistema experimental a dos especies arbustivas del género *Prosopis*, debido a que son especies

perennes nativas de la zona objetivo, producen frutos de interés para la industria alimentaria y proveen importantes servicios ambientales.

Se planteó un **objetivo general**:

*“Evaluar algunas características estructurales y procesos fisiológicos determinantes de la posibilidades de uso de *Prosopis alpataco* y *Prosopis denudans* en el ecotono Monte-Patagonia de la provincia del Chubut”.*

Dentro de la variedad de usos que se dan localmente a estas dos especies de *Prosopis*, dos fueron seleccionados para su evaluación en este trabajo: a) la producción de frutos y b) la utilización de arbustos en planes de revegetación de zonas degradadas (Fig. IG4).

Para la producción de frutos, se evaluó la posibilidad de introducción al cultivo de *Prosopis denudans* y *Prosopis alpataco*. Debido a que la duración del periodo juvenil de plantas perennes es generalmente largo, y en el caso particular de estas especies, desconocido, la evaluación de aquellos procesos relacionados con la reproducción y la producción de frutos fue realizada necesariamente en poblaciones naturales, lo que permitió, al mismo tiempo, evaluar las posibilidades de aprovechamiento de las mismas (Fig. IG4).

Para el estudio de la etapa juvenil, se cultivaron durante 5 años ambas especies bajo condiciones de campo, sometidas a dos niveles de disponibilidad hídrica (Capítulo 1). Este experimento, a su vez, permitió obtener información relacionada con el potencial agronómico de ambas especies para ser utilizadas en planes de revegetación de áreas degradadas.

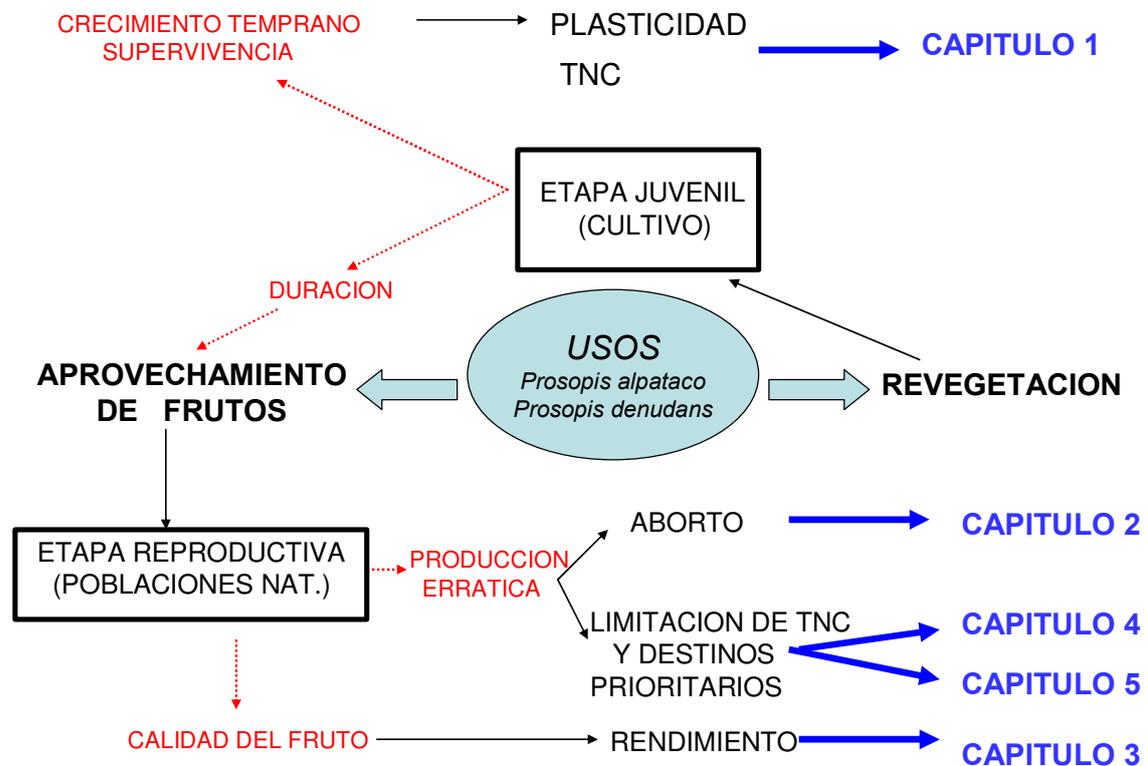


Figura IG.4: Esquema general de este trabajo de tesis

El **Capítulo 1** tuvo entonces los siguientes **objetivos particulares**:

1.1. Determinar los efectos de la disponibilidad hídrica sobre el patrón de partición de biomasa y la asignación de recursos hacia crecimiento, acumulación de reservas y defensas en plantas juveniles de *Prosopis alataco*.

1.2. Determinar si los ajustes en esta asignación son una respuesta a la disponibilidad de recursos en forma consistente con las predicciones de los modelos de partición óptima (*plasticidad verdadera*), o una consecuencia de la deriva ontogénica (*plasticidad aparente*).

Una vez establecidas las parcelas de cultivo, se inició el estudio de la etapa reproductiva en poblaciones naturales (Fig. IG4). Uno de los principales problemas

reportados para ambas especies, es la variabilidad interanual en el rendimiento de frutos.

Por eso, en el **Capítulo 2** se planteó el siguiente **objetivo particular**:

- 2.1. Determinar y comparar el patrón de producción y pérdida natural de flores y frutos en *Prosopis alpataco* y *Prosopis denudans*.

Frente a las variaciones interanuales en la producción de frutos de las poblaciones naturales, y a la importancia de la calidad del fruto (proporción de pericarpio, composición química, etc.) para su utilización en la industria alimentaria, se planteó en el **Capítulo 3** el siguiente **objetivo particular**:

- 3.1. Determinar la influencia del rendimiento reproductivo (alta o baja producción de frutos) sobre el tamaño, la partición y la composición química de frutos *P. denudans* en poblaciones no manipuladas.

Una vez conocidas la dinámica de producción y mortalidad de estructuras reproductivas, se buscó entender la relación existente entre las reservas carbonadas y la producción de frutos (Fig. IG4), por eso, en el **Capítulo 4** se plantearon los siguientes **objetivos particulares**:

- 4.1 Describir el patrón natural de variación del contenido de hidratos de carbono no estructurales (TNC) en ramas de *P. alpataco*.
- 4.2 Relacionar el nivel de reservas carbonadas de las ramas con la fenología del individuo.
- 4.3 Comparar el patrón de variación del contenido de TNC en ramas entre individuos con distinto rendimiento reproductivo (alta, baja y nula producción de frutos).

Demostrada la importancia de las reservas carbonadas, en el **Capítulo 5** se realizó un experimento manipulativo de la relación fuente-destino, a fin de

provocar una limitación severa en la disponibilidad de hidratos de carbono, con los siguientes **objetivos particulares**:

5.1. Caracterizar las respuestas a la defoliación manifestadas a corto y a largo plazo.

5.2. Detectar la existencia de relaciones de compromiso (trade-offs) entre reproducción, crecimiento, acumulación de reservas carbonadas y defensas.

7. ESTRUCTURA DE LA TESIS

La tesis se ha estructurado en 5 capítulos y una conclusión final.

El CAPITULO 1 está referido a la etapa juvenil (previa a la etapa reproductiva) de *Prosopis alpataco*. Se realizó un experimento de campo bajo condiciones semi-controladas donde se evaluaron los efectos de la disponibilidad hídrica sobre el crecimiento y el patrón de asignación de biomasa. Se comparó la expresión fenotípica de la etapa juvenil de plantas de *Prosopis alpataco* sometidas a distintos niveles de disponibilidad hídrica durante 5 años consecutivos. Se estudió la asignación de recursos hacia biomasa, reservas y defensas, como una función del tiempo y del tamaño de planta. Se estudiaron las relaciones alométricas de los diversos componentes de la biomasa. Se determinó si los ajustes observados son una respuesta a la disponibilidad de recursos de acuerdo con los modelos de partición óptima (*plasticidad verdadera*), o una consecuencia de la deriva ontogénica (*plasticidad aparente*). Al final del capítulo se incluye el manuscrito “**Ontogenetic Drift and Environmentally-Induced Phenotypic Changes in a Perennial Shrub**” enviado Ecological Research para su publicación (2009).

El CAPITULO 2 es un estudio realizado con poblaciones naturales de *P. alpataco* y *P. denudans* donde se observó el periodo comprendido entre la pre-antesis y la maduración de los frutos durante la temporada de crecimiento 2002-2003. Se cuantificó y comparó la producción y mortalidad de flores (pre-antesis y antesis), frutos y semillas; así

como también la proporción fruto:flor y su variabilidad interanual (2000-2001 y 2002-2003). Se adjunta al final del capítulo la publicación: **Differences in production and mortality of reproductive structures in two *Prosopis* shrub species from Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 63:696-705. 2005.**

El CAPITULO 3 es un estudio descriptivo donde se seleccionaron de una población natural de *Prosopis denudans*, individuos caracterizados por una alta y baja producción de frutos, estableciéndose así dos grupos de productividad. Entre los meses de diciembre y marzo 2001-2002 se realizaron cosechas parciales de frutos y se clasificaron en cuatro estadios de crecimiento de acuerdo a su ancho (mm). Se registró la evolución del peso de los frutos y finalmente se hizo un análisis de partición (pericarpio y semillas). Sobre la biomasa del pericarpio se realizaron determinaciones químicas de contenido de TNC y proteínas. Al final del capítulo se anexa la publicación: **The impact of reproductive output on *Prosopis denudans* pod partition and chemical composition: implications for economic utilization. *Economic Botany*, 60(3): 291-295. 2006.**

El CAPITULO 4 es un estudio descriptivo donde se seleccionaron individuos de tres poblaciones naturales de *P. alpataco* con distintos rendimientos reproductivos (frutos.planta⁻¹), estableciéndose así tres grupos de productividad: producción de frutos alta, baja y nula. Se realizaron cosechas mensuales de ramas durante un ciclo anual a fin de ser empleadas en las determinaciones químicas de hidratos de carbono no estructurales. Se relacionó el contenido de TNC con el estado fenológico de la planta. Se estimó de manera no destructiva el crecimiento vegetativo aéreo correspondiente a la temporada en estudio (Agüero *et al.*, 2001, I Reunión Binacional del Ecología).

El CAPITULO 5 describe un experimento manipulativo de la relación fuente-destino (remoción de hojas) en una población natural de *P. denudans*. Se aplicaron

cuatro niveles de defoliación (def.): 0% def. (control), 33% def., 66% def. y 100% def. Se analizó la respuesta de variables vegetativas, reproductivas y químicas a corto (temporada de crecimiento 2001-2002: aplicación de los tratamientos) y a largo plazo (2002-2003 y 2003-2004).

A partir del material foliar removido se calculó el área foliar por unidad de masa (LMA) considerado como un índice de esclerofilia. Se le realizaron determinaciones químicas de nitrógeno y fenoles. Al inicio y final de cada una de las temporadas estudiadas, se realizaron cosechas de ramas a fin de describir la evolución del contenido de TNC en estos órganos de almacenaje a corto y largo plazo. A fin de las temporadas de crecimiento, se cosecharon raíces secundarias para determinar TNC de reserva. Se estimó el crecimiento vegetativo aéreo y se cuantificó la biomasa reproductiva producida en términos de inflorescencias y frutos maduros, y finalmente se calculó el esfuerzo reproductivo como la razón entre estas dos variables.

Área de estudio,
Sitios experimentales y
Métodos empleados

1. SITIOS EXPERIMENTALES

Los sitios experimentales empleados en esta tesis están ubicados en los siguientes departamentos de la Provincia del Chubut (Fig. A-EX1a): **Telsen** (*Estancia el Moro*, 42°28'11.6" S; 66°10'15.6" W); **Rawson** (*Pta. Ninfas*, 43°06'42" S; 64°55'11" W, *Estancia Santa Isabel*, 43° 24' 51" S; 65° 04' 47" W y *Estancia La Normita*, 43° 22' 38" S; 65° 18' 19" W), **Gaiman** (*Chacra Bod Amlwg, Treorci*, 43° 16' 57" S; 65° 24'47" W) y **Florentino Ameghino** (*Cabo Raso*, 44° 06' 21" S; 65° 27' 72" W).

Las poblaciones seleccionadas se ubicaron, desde el punto de vista fitogeográfico; en el ecotono Monte-Patagonia, con excepción de la Est. El Moro y Cabo Raso que se ubicaron en la Provincias del Monte y Patagonia respectivamente (Fig. A-EX1b).

Se describe a continuación las unidades de vegetación características del área de estudio y la ubicación geográfica de los sitios experimentales.

La Provincia Fitogeográfica del Monte

El Monte es una Provincia Fitogeográfica definida por una estepa arbustiva en donde son muy frecuentes las especies zigofiláceas y que se extiende al W de los Andes desde Salta (24° 35'S) hasta la costa atlántica del Chubut (44° 20'S). A pesar de su extensión N-S el rasgo más notable del clima es la constancia del régimen térmico. En su territorio las precipitaciones son inferiores a los 200 mm anuales y solo hay bosques en ambientes azonales (Morello, 1958).

Se halla caracterizado por un suelo pobre, poco ondulado, arenoso, gris, con ripio y a menudo salado. Se compone de sedimentos del Terciario dispuestos en capas horizontales y cubiertos por un manto de grava-arenosa de espesor variable (Ardolino y Franchi, 1996).

En la Patagonia el Monte no presenta bosque de algarrobo (*Prosopis*) pero las especies arbustivas del género son frecuentemente (*P. alpataco* y *P. flexuosa*) y exceden su límite austral (*P. denudans*) integrando comunidades del Distrito del Golfo y hasta del área de Pto. Deseado (Burkar, 1952). De las especies zigofiláceas sólo el

género *Larrea* llega hasta el Monte patagónico y sus especies *L. divaricata*, *L. cuneifolia* y *L. nítida* son las más frecuentes y constantes en sus comunidades.

En general el Monte en la región Patagónica presenta una marcada homogeneidad fisonómico-florística que dificulta el reconocimiento de las subunidades

El Monte Austral típico: Está caracterizado por una estepa arbustiva con varios estratos y muy poca cobertura vegetal. Los estratos medios y bajos (50 a 150 cm) son los de mayor cobertura y raramente superan el 40%. El estrato superior que llega a los 200 cm es muy disperso y el inferior formado por gramíneas, hierbas y arbustos bajos (10 a 20% de cobertura). Primavera excepcionalmente lluviosas promueven el crecimiento de efímeras que en ese caso pueden aumentar sustancialmente la cobertura.

Las especies más frecuentes en las comunidades son las tres jarillas acompañadas por varias especies de *Lycium*, de *Chuquiraga*, de *Prosopis*, de *Ephedra*, de *Gutierrezia*, de *Verbena*, de *Baccharis*. A estas se agregan *Prosopidastrum globosum*, *Monthea aphylla*, *Bougainvillea spinosa*, *Schinus polygamus*, *Ciclolepis genistoides*, *Candalia microphylla*, *Verbena alatocarpa* y *Berdemeyera microphylla*. Las hierbas más comunes son *Plantago patagonica*, *Boopis anthemoides* y dos especies de *Hoffmanseguia*. Las gramíneas más frecuentes son *Stipa tenuis*, *Stipa speciosa*, *S. neaei*, *Poa ligularis*, *P. lanugionsa* entre las perennes y las anuales *Schismus barbatus*, *Bromus tectorum* y *Vulpia sp.*

1. *Estancia El Moro* (Departamento de Telsen): Se encuentra ubicado a unos 120 km. al N de la ciudad de Trelew y pertenece a la Provincia fitogeográfica del Monte Austral típico.

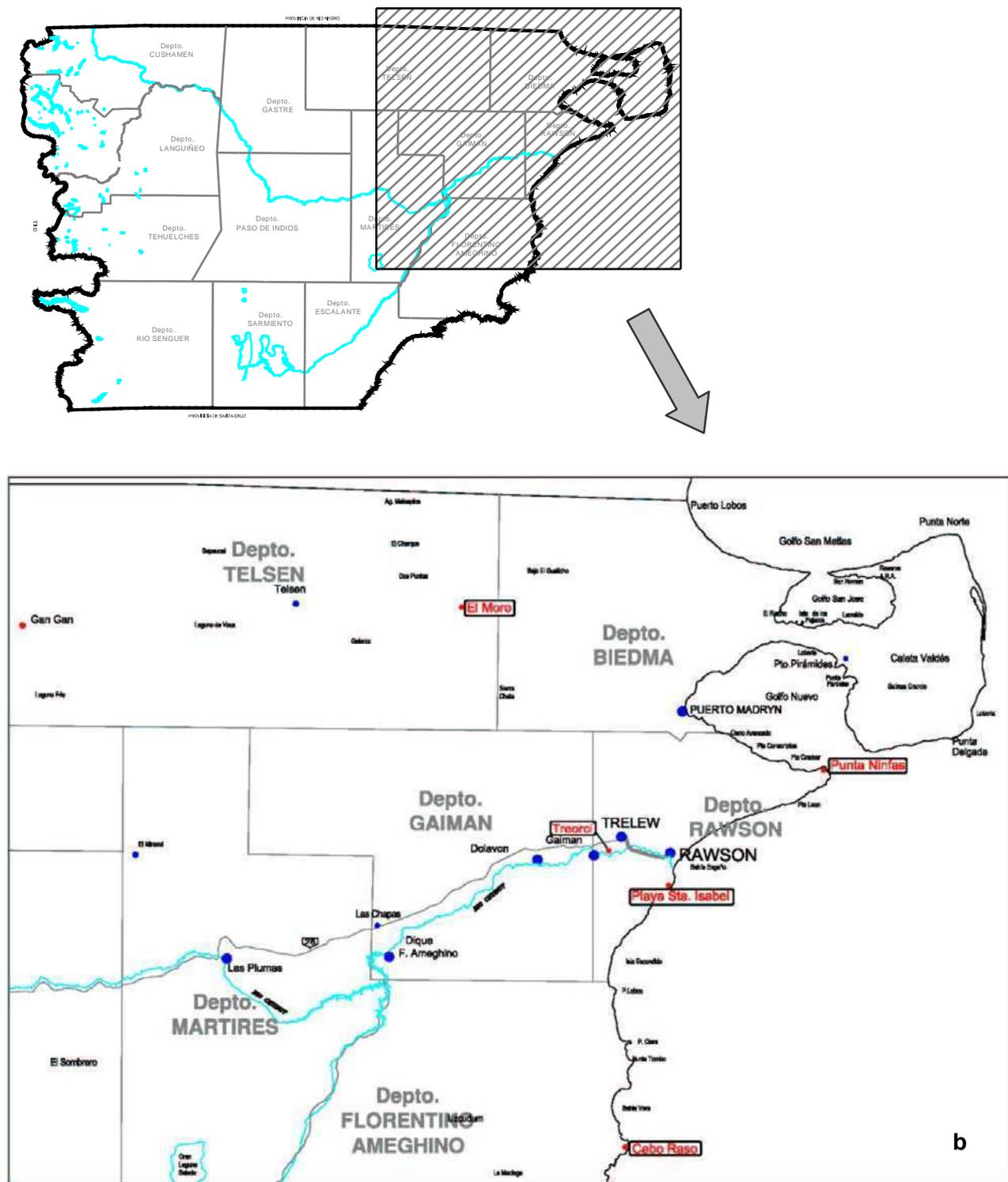


Figura A-SE.1: a-Ubicación geográfica del área de estudio dentro de la Provincia del Chubut, y b-detalle de los sitios experimentales seleccionados.

La Provincia Fitogeográfica Patagónica

Esta provincia es la expresión mas austral del Dominio Andino que en Argentina se extiende desde la Puna de Atacama hasta Tierra del Fuego. Este Dominio está caracterizado por el predominio de gramíneas xerófitas de los géneros *Festuca*, *Stipa*, *Poa* y *Deyeuxia*, y por ciertas especies que extienden su área por todo el territorio (*Doniophyton anomalus*, *Nassauvia axillaris* y *Senecio filaginoides*). Cabrera (1976) distingue en el Dominio Andino tres provincias: la Altoandina, la Puneña y la Patagónica. Esta última se diferencia de aquellas por la presencia de endemismos de géneros importantes como *Pantacantha*, *Benthamiella*, *Duseniella*, *Neobaclea*, *Saccardophyton*, *Ameghinoa*, *Xweodraba*, *Lepidophyllum*, *Phillippiella*, *Eriachaenium*, etc (Cabrera, 1947).

2. *Cabo Raso* (Departamento Florentino Ameghino): Dentro de la Provincia Fitogeográfica Patagónica, el sitio de estudio se ubica en el Distrito del Golfo de San Jorge, a unos 160 km al Sur de la ciudad de Trelew transitando por la R.P. N° 1. La vegetación en esta zona cubre el 50 a 60% del suelo y a veces una proporción algo mayor. Las especies que dominan son el duraznillo (*Colliguaya integerrina* Gillies et Hook), malaspina (*Trevoa patagonica* Speg), coirón amargo (*Stipa speciosa* Trinius et Ruprecht) y coirón poa (*Poa ligularis* Nees ap. Steudel). El duraznillo tiene un área de distribución amplia y fragmentada. En cuanto a los coirones, son comunes en toda la provincia patagónica. Aparte de estas especies se hallan hierbas anuales o bianuales como *Festuca bromioides* L. Gray. Hasta este distrito descienden algunos elementos propios del Monte como *Stipa tenuis*.

Se caracteriza por una precipitación media anual cercana a los 170 mm con una distribución isohigra a lo largo del año. Este régimen de la precipitación da lugar a un fuerte déficit hídrico en época estival (Cabrera, 1994), condicionando un ambiente árido, acentuado por los vientos que soplan en forma casi continua desde el sector Oeste (Cabrera, 1994; Paruelo *et al.*, 1998). La temperatura media del mes más frío es de 0° C y las temperaturas mínimas absolutas son inferiores a los -10°C (Paruelo *et al.*, 1998).

Ecotono Monte-Patagonia

La transición entre las provincias fitogeográficas patagónicas y del Monte se produce en muchas áreas de una manera gradual, en especial en aquellas donde no existen discontinuidades geomorfológicas que determinan cambios altitudinales importantes (Cabrera, 1974). En estas áreas ecotonales, la estructura y la composición florística está dada por la coexistencia de elementos típicos del Monte y de la Patagonia.

3. *Estancia Stancia Isabel* (Departamento Rawson). Se encuentra ubicada a unos 15 km al Sur de la ciudad de Rawson en la zona de la Bahía Engaño.

4. *Estancia La Normita* (Departamento Rawson): Se ubica a unos 12 km al Sur de la ciudad de Trelew

5. *Punta Ninfas* (Departamento Rawson). Se sitúa a unos 85 km al ENE de la ciudad de Rawson.

6. *Chacra Bod Amlwg* (Departamento Florentino Ameghino): Se halla ubicada en la localidad de Treorci a unos 10 km al Oeste de la ciudad de Trelew en el Valle Inferior del Río Chubut (V.I.R.CH.).

2. MÉTODOS EMPLEADOS

Técnicas analíticas y químicas

2.1. Método Antrona (Análisis de TNC, Yemm y Willis, 1954)

- *Obtención general del extracto*: se utilizó 500 mg de biomasa (ramas y raíces) seca (60 °C en estufa). Se la sometió a reflujo durante 1 hora con 70 ml de una solución de HCl al 10%. Posteriormente se filtró la muestra usando una bomba de vacío y se la llevó a un volumen final de 100 ml con la misma solución (HCl, 10%).

- *Determinaciones*: se realizaron por colorimetría con una solución de 200 mg de Antrona OR (Mallinckrodt Chemical Works, EEUU) en 100 ml de ácido sulfúrico (H₂SO₄ 75% v/v con agua destilada). En tubos de hemólisis se colocaron 2.5 ml de reactivo, 60 µl del extracto y 440 µl de agua destilada, se agitó con vórtex a fin de homogenizar la muestra y se calentó durante 10 minutos a baño maría. Posteriormente se midió por duplicado la absorbancia a un haz de luz monocromática de 620 nm, en un espectrofotómetro (Metrolab UV-270).

A partir de una curva de calibración realizada con un patrón glucosa se determinó el contenido de hidratos de carbono no estructurales en cada muestra.

- *Patrón glucosa*: Se preparó una solución de glucosa (1 mg de glucosa en 1 ml de agua destilada). En tubos de hemólisis con 2,5 ml de la solución antrona, se agregó en cada tubo 0µl, 20µl, 40µl, 60µl, 80 y 100µl de solución glucosa. Se agitó con vórtex, se calentó a baño maría durante 10 minutos y se midió la absorbancia.

2.2 Técnica de Kjeldahl (Determinaciones de proteína bruta; Nelson y Sommers, 1973).

Se digirieron 500 mg de muestra vegetal seca (hojas) con ácido sulfúrico al 96% y catalizador a una temperatura de 350° C por un periodo de 1-2 horas. La muestra se destiló de 5 a 10 minutos con 50 ml de Na(OH) al 40% p/v. El amoníaco liberado fue arrastrado por destilación y recogido sobre ácido bórico con indicador mixto. La muestra se tituló con H₂SO₄ 0,05 N.

Para calcular la cantidad de proteína bruta (P.B.) presente en la muestra se empleó la siguiente ecuación:

$$\text{P.B. \%} = \frac{(\text{ml muestra} - \text{ml blco.}) \times 1,4 \times \text{N H}_2\text{SO}_4 \times 6,25}{\text{g muestra}}$$

Se empleó un sistema digestor (Selecta) con una unidad de destilación (Selecta, Modelo Pro-Nitro I)

2.3. Fenoles (Waterman y Mole, 1994).

Se trata de un método espectrofotométrico. Las muestras del material vegetal seco (500 mg hojas) se colocaron en 100 ml de una solución acuosa de etanol (50 %), se las dejó macerar a temperatura ambiente durante 24 h y se las filtró. Se agregó 0,1 ml de los extractos etanólicos obtenidos a un matraz de 10 ml que contenía de 6 ml a 7 ml de agua desionizada, luego se adicionó 0,5 ml del reactivo comercial de Folín-Ciocalteu. Después de 1 min se agregó 1,5 ml de Na₂CO₃ al 20%, se aforó a 10 ml con agua desionizada, se mezcló y después de 2 horas se midió la absorbancia a 760 nm. Se preparó una curva estándar de 20 ppm a 200 ppm de ácido tánico, por lo que los resultados se expresaron como porcentaje de ácido tánico. Debido a las controversias existentes en cuanto al estándar adecuado para la comparación de fenoles (Waterman & Mole, 1994), presento en esta tesis los valores de absorbancia a una concentración fija (1,7 mg/ml).

2.4. Área Foliar

Se determinó a través del programa Image Tool versión 2.0. Las hojas cosechadas fueron digitalizadas sin hidratación previa debido a que su superficie foliar fue menor de 10 m²kg⁻¹ (Garnier *et al.*, 2001), luego llevadas a estufa hasta constancia de peso (50° C) y pesadas.

Capítulo 1

Plasticidad y cambios ontogénicos en la etapa juvenil de *Prosopis alpataco*

1.1. INTRODUCCIÓN

La teoría de la partición óptima supone que las plantas responden a las variaciones en la disponibilidad de recursos mediante la partición preferencial de recursos entre los distintos órganos, de forma de optimizar así la captura de los mismos y maximizar consecuentemente la tasa de crecimiento (Bloom *et al.*, 1985; Hirose, 1987). De este modo el análisis de los patrones de asignación de biomasa resulta ser la mejor herramienta disponible para la investigación de las funciones prioritarias de las plantas (Weiner, 2004).

Es así como resulta previsible que plantas que crecen en ambientes distintos difieran en características fenotípicas tales como: el tamaño (Grime, 1977; Chapin, 1980; Hartgerink y Bazzaz, 1984; Weinder, 1988; Chapin, 1991; Lambers y Pooter, 1992; Grime *et al.*, 1997), la relación tallo/raíz (McConnaughay y Coleman, 1999; Fernández y Reynolds, 2000; Poorter y Nagel, 2000), la proporción del área foliar (Poorter, 1989; Reich *et al.*, 1992; Porter *et al.*, 1995,), el área foliar específica (Wright y Westoby, 1999), la proporción de biomasa destinada hacia raíces (Ericsson, 1995; Weiner, 2004) y la tasa de crecimiento relativo (Días *et al.*, 2007).

Además de estos ajustes asociados a la obtención de recursos limitantes en ambientes desfavorables, las plantas muestran también mecanismos de adaptación que tienden a contribuir directamente a la resistencia al estrés, como la asignación de fotoasimilados hacia almacenamiento (Chapin *et al.*, 1990) y defensas (Herms y Mattson, 1992). La plasticidad fenotípica de un individuo puede considerarse “verdadera” cuando se trata de un ajuste asociado a la obtención relativa de los recursos limitantes en ambientes fluctuantes (McConnaughay y Coleman, 1999), mientras que los cambios predecibles de un rasgo fenotípico que se produce durante el crecimiento o desarrollo de la planta puede considerarse “*plasticidad aparente o deriva ontogénica*” (Evans, 1972). Por lo tanto la variación en los patrones de asignación de biomasa pueden ser consecuencia de la deriva ontogénica (*plasticidad aparente*) o de *plasticidad verdadera* (McConnaughay y Coleman, 1999). En este contexto, la ontogenia podría ser

responsable de la gran cantidad de cambios morfológicos y fisiológicos que se observan en relación con la adquisición, asignación y partición de los recursos (Coleman *et al.*, 1994). Por ello, cuando se pretende comparar respuestas fenotípicas frente a la disponibilidad de recursos, resulta fundamental determinar si estos cambios son consistentes con las predicciones de los modelos de partición óptima, o bien si son las características ontogénicas las que limitan o regulan en algún grado las respuestas de la planta (Gedroc *et al.*, 1996; Wright y McConnaughay, 2002).

Son pocos los estudios que describen los cambios morfológicos y fisiológicos que se producen a lo largo del curso normal de crecimiento, antes de que sean examinados los ajustes en la asignación de biomasa en respuesta a las fluctuaciones de los niveles de recursos (Coleman *et al.*, 1994). Por otra parte la mayoría de los trabajos relacionados con la disponibilidad de recursos y los patrones de partición son estudios a corto plazo, relacionados con especies anuales (Gedroc *et al.*, 1996), mientras que sólo se haya disponible un número limitado de estudios con especies leñosas perennes, y en general corresponden a experimentos realizados bajo condiciones controladas (Vilela *et al.*, 2003; Weih *et al.*, 2006; Días *et al.*, 2007).

En este capítulo comparé la expresión fenotípica de la etapa juvenil (previa a la etapa reproductiva) de plantas de *Prosopis alpataco* sometidas a distintos niveles de disponibilidad hídrica durante 5 años consecutivos. Estudié la asignación de las plantas hacia la biomasa, la acumulación de reservas y las defensas, como una función del tiempo y del tamaño de planta. Analicé también distintas relaciones alométricas de los diversos componentes de la biomasa. La mayoría de los trabajos que estudian la deriva ontogenética y la plasticidad en los patrones de partición utilizan solamente la biomasa y los rasgos morfológicos de las hojas como variables de respuesta (Gedroc *et al.*, 1996; McConnaughay y Coleman, 1998; Weiner, 2004; Moriuchi y Winn, 2005). Pese a la importancia que tienen los hidratos de carbono no estructurales en la regulación de las adaptaciones fisiológicas a la sequía (Bond y Midgley, 2001; Kabeya y Sakai, 2005; Palacio *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2007), no se tiene conocimiento hasta el momento de la

existencia de ningún trabajo que analice los cambios de reservas de hidratos de carbono como una función normal del crecimiento de las plantas.

1.1.1. Objetivos

- Determinar los efectos de la disponibilidad hídrica sobre el patrón de partición de biomasa y la asignación de recursos hacia crecimiento, acumulación de reservas y defensas en plantas juveniles de *Prosopis alpataco*.

- Determinar si los ajustes en esta asignación son una respuesta a la disponibilidad de recursos en forma consistente con la predicciones de los modelos de partición optima (*plasticidad verdadera*), o una consecuencia de la deriva ontogénica (*plasticidad aparente*).

1.1.2. Hipotesis y Predicciones

Hipótesis 1

Los cambios en la partición de biomasa durante la fase vegetativa siguen una trayectoria ontogenética fija, es decir que dependen del tamaño de la planta y no de la disponibilidad de recursos.

Predicción 1

La partición de biomasa va a diferir entre plantas sometidas a distintos tratamientos de disponibilidad hídrica cuando los individuos sean comparadas a una edad común, pero va a ser idéntica cuando se los compare a un tamaño común (*plasticidad aparente*).

Hipótesis 2

La baja disponibilidad hídrica inducirá la asignación preferencial de recursos hacia funciones que favorezcan la supervivencia.

Predicción 2

La acumulación de hidratos de carbono de reserva y construcción de defensas estructurales (espinescencia y esclerofila) se verán incrementadas en individuos sometidos al tratamiento de baja disponibilidad hídrica.

1.2. MATERIALES Y MÉTODOS

1. 2.1. Especies en estudio y diseño experimental

Se generaron plántulas de *P. alpataco* y *P. denudans* a partir de semillas colectadas de una población natural ubicada en Villa el Chocón (Neuquén) y Sta. Isabel (Bahía Engaño, Chubut) respectivamente. Las semillas fueron escarificadas en forma mecánica a fin de promover su germinación (Vilela y Ravetta, 2001) según la técnica descrita por Ffolliot y Thames (1983) y llevadas a bandejas de germinación con un sustrato de tierra:arena en una proporción de 1:1 en octubre de 2000. Un año más tarde, se realizó el trasplante de las plantas obtenidas a una parcela experimental alambrada de 1250 m² (Fig. 1.1) en un predio denominado “*Bod Amlwg*” ubicado en la localidad de Treorci en el Valle Inferior del Río Chubut (V.I.R.CH.; Fig. A-SE1: Área de estudio, sitios experimentales y métodos empleados). El 98 % de las plantas de *P. denudans* no sobrevivieron al trasplante, por lo que se continuó sólo con *P. alpataco*.

Se realizó un experimento unifactorial (disponibilidad hídrica) bajo condiciones de campo con un diseño completamente aleatorizado. La unidad experimental consistió en una parcela (3 repeticiones por tratamiento, 25 plantas por parcela, para un total de 75 plantas por tratamiento, Fig. 1.1). La distancia entre plantas y filas fue de 1,5 m. Las plantas fueron asignadas aleatoriamente a cada una de las parcelas.

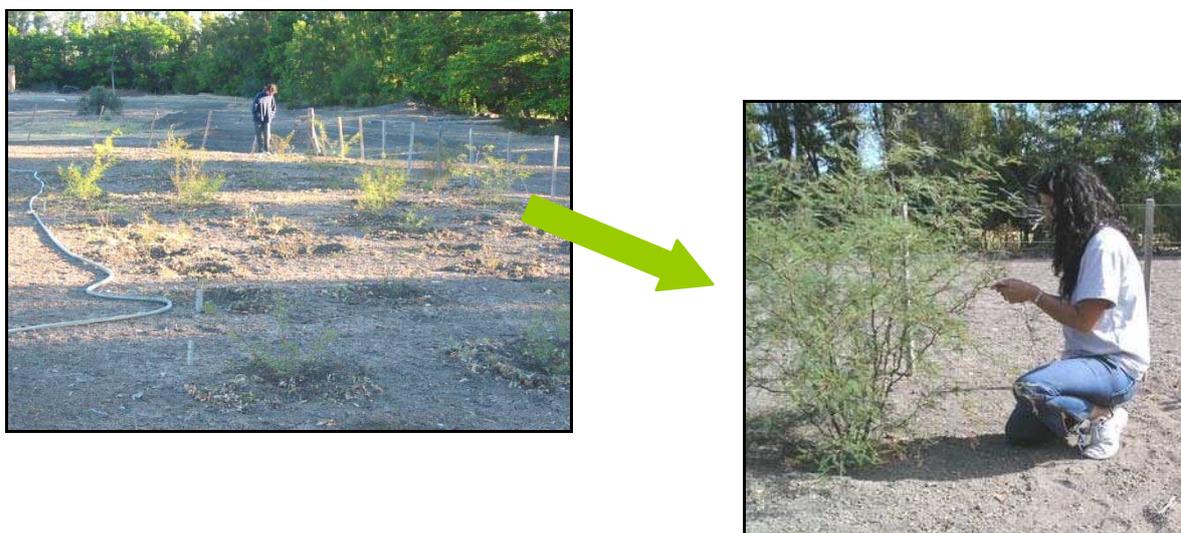


Figura 1.1: Parcela experimental de Bod Amlwg donde se realizó el trasplante y aplicación de los tratamientos de disponibilidad hídrica con individuos de *P.*

La disponibilidad de agua tuvo dos niveles: baja disponibilidad hídrica (**W0**) y buena disponibilidad hídrica (control: **W1**). La frecuencia de riego inmediatamente posterior al transplante fue de día por medio; a mediados de noviembre del 2001 fue de 2 veces por semana y a mediados de diciembre del 2001 fue de una vez por semana para las plantas control (W1) y una vez cada 21 días para las parcelas sometidas al tratamiento de estrés hídrico (W0). El momento en que se encontraron diferencias significativas en la asimilación de CO₂ entre los individuos bajo los dos tratamientos fue utilizado como criterio para determinar el lapso entre la aplicación de riegos (Vilela *et al.*, 2003). A mediados del mes de febrero del año 2002, se procedió a iniciar la aplicación de los tratamientos. El riego se aplicó desde el mes de septiembre hasta abril, periodo durante el cual está disponible el agua de riego en el V.I.R.CH. El experimento fue realizado durante cuatro temporadas de crecimiento: 2001/2002; 2002/2003; 2003/2004 y 2004/2005. El control de malezas se realizó manualmente con frecuencia de 2 veces por mes aproximadamente.

A fin de cada temporada de crecimiento analizada (abril) se procedió a realizar la cosecha parcial de planta entera (3 plantas por parcela/3 parcelas por tratamiento). La primera cosecha se llevó a cabo en abril de 2001 y la última en mayo del 2005, 18, 30, 42 y 54 meses después de la siembra (Fig. 1.2). El material cosechado fue llevado a estufa hasta constancia de peso (50° C°), separado en biomasa aérea y subterránea (raíz) y empleado en su posterior análisis de partición y determinaciones químicas.



Fig. 1.2: Individuo de *P. alpataco* a la edad de 54 meses sometido al tratamiento de buena disponibilidad hídrica (W1) en la parcela experimental (Treorci, Chubut)

1.2.2. Variables morfológicas y de partición

Se analizaron cuatro variables relacionadas con el crecimiento: la **biomasa total**, la **proporción de raíz** (biomasa de raíz/biomasa total), la **proporción de biomasa aérea** (biomasa aérea/ biomasa total) y la **relación biomasa de raíz/biomasa aérea** (R/S); dos variables relacionadas con defensas: la **espinescencia** (biomasa de espinas/biomasa total) y la **esclerofila** (LMA: 1/SLA de acuerdo a lo establecido por Hanley *et al.*, 2007); y otras dos vinculadas con las reservas carbonadas: el **contenido de hidratos de carbono no estructurales** (TNC % peso seco) en raíces y ramas.

La biomasa total de las hojas no fue incluida en el análisis, porque las cosechas de las plantas se realizaron a mediados de otoño, cuando las hojas comenzaban a caerse por las bajas temperaturas. El área foliar se determinó a través del programa Image Tool versión 2.0.

1.2.3. Análisis estadístico

Se emplearon ecuaciones de regresión polinómicas de segundo orden (Gedroc *et al.*, 1996; McConnaughay y Coleman, 1999) para analizar la existencia de diferencias entre tratamientos (W1 vs. W0). Se analizaron las siguientes relaciones: a) \ln de la biomasa total vs. edad, b) \ln de la bioma de raíz vs. \ln de la biomasa aérea, y c) \ln de la proporción de biomasa raíz /biomas aérea vs. \ln de la biomasa total y d) \ln R/S vs edad.

Las variables de biomasa fueron transformadas a logaritmo natural antes de su análisis estadístico a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homoscedacia asociados a los modelos de regresión (Neter *et al.*, 1996). Las curvas fueron ajustadas utilizando el método descrito por Potvin *et al.* (1990).

Para analizar los posibles efectos de los tratamientos sobre la variación ontogénica y/o plástica, la variable biomasa total fue empleada como covariable en el ANCOVA. Un efecto significativo del tratamiento sobre la variable en estudio indicaría una respuesta plástica ante la disponibilidad del recurso, en tanto que un efecto significativo de la biomasa indicaría que la variable analizada varía con el crecimiento de la planta. La

falta de interacción indicaría que el estado de desarrollo de la planta no difiere entre tratamientos (Moriuchi y Winn, 2005).

1.3. RESULTADOS

Prosopis alpataco mostró una plasticidad significativa en la acumulación de biomasa (Fig. 1.3 y Tabla 1.1). La partición de biomasa hacia ramas y raíz varió significativamente con la biomasa total y no con el tratamiento, resultado que indicaría un cambio ontogénico (Tabla 1.1). Esta tendencia ontogénica no fue diferente entre tratamientos, según indica la falta de interacción (Tabla 1.1, B x T).

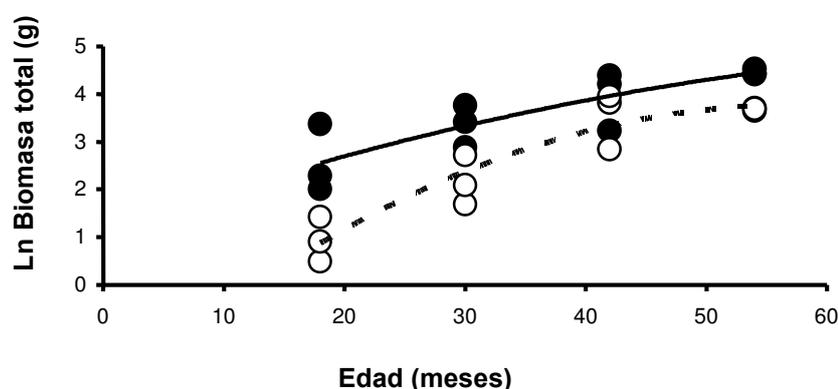


Figura 1.3: Comparación a una misma edad del logaritmo de la biomasa total de individuos de *P. alpataco* sometidos a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W0 y W1) durante un periodo de 54 meses. Los puntos blancos y la línea discontinua corresponden al tratamiento de baja disponibilidad hídrica (W0), mientras que los puntos negros y la línea continua corresponden al control (W1). Cada punto corresponde a una unidad experimental (parcela) y a la media de tres plantas.

La relación R/S en plantas estresadas (W0) aumentó significativamente con la edad las mismas, mientras que las plantas control (W1) no ajustaron la partición de biomasa como consecuencia del crecimiento de la planta (Fig. 1.4).

Variable	n	Medias sin corregir		ANCOVA			Medias corregidas-tamaño		
		Estresadas (W0)	Control (W1)	Biomasa	Tratamiento	BxT	Estresadas	Control	F
Biomasa Total (g)	12	22,60 (5,5)	47,31 (9,1)	-	-	-	-	-	-
Proporción de biomasa aérea (g.g ⁻¹)	12	0,58 (0,02)	0,53 (0,02)	7,08***	0,66 ^{ns}	1,46 ^{ns}	0,57	0,54	0,66 ^{ns}
Proporción de biomasa de raíz (g.g ⁻¹)	12	0,41 (0,02)	0,47 (0,02)	6,56***	1,10 ^{ns}	1,72 ^{ns}	0,43	0,45	1,10 ^{ns}
Biomasa raíz/biomasa aérea (g/g)	12	0,76 (0,06)	0,92 (0,06)	5,33***	0,66 ^{ns}	0,73 ^{ns}	0,80	0,88	0,47 ^{ns}
Proporción de biomasa de espinas (g.g ⁻¹)	12	0,18 (0,04)	0,06 (0,02)	2,02 ^{ns}	8,99***	0,29 ^{ns}	0,21	0,03	8,93***
LMA (kg.m ⁻²)	12	0,11 (0,008)	0,10 (0,004)	0,00 ^{ns}	0,43 ^{ns}	1,31 ^{ns}	0,01	0,012	0,29 ^{ns}
TNC (% peso seco) en ramas	12	16,99 (0,53)	20,33 (4,03)	3,13 ^{ns}	12,27***	1,28 ^{ns}	16,51	20,81	12,28***
TNC (% peso seco) en raíz	12	21,07 (0,78)	23,94 (0,09)	8,47***	1,45 ^{ns}	1,21 ^{ns}	21,81	23,19	1,45 ^{ns}

Tabla 1.1: Medias (E.E) sin corregir y corregidas por la biomasa de variables morfológicas y químicas de plantas juveniles de *Prosopis alpataco* sometidas a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W1 y W0) en el V.I.R.CH. Se detallan los valores del estadístico F del ANCOVA realizado para el análisis de los efectos de los tratamientos empleándose a la biomasa total (transformada a Ln) como covariable; se presenta también la interacción entre las mismas (LMA: índice de esclerofilia; ns: no significativo.; ***: P <0,01).

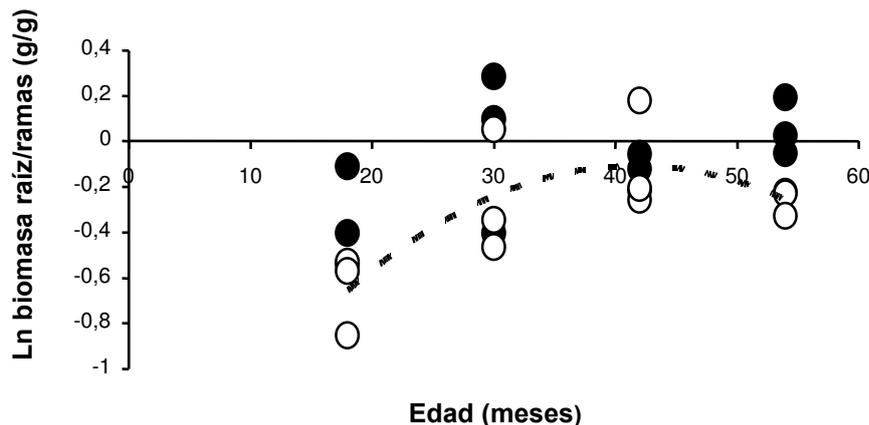


Figura 1.4: Comparación a una misma edad de la relación entre la biomasa raíz/biomasa ramas (Ln) calculada sobre individuos de *P. alpataco* sometidos a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W0 y W1) durante un periodo de 54 meses. Los puntos blancos y la línea discontinua corresponden al tratamiento de baja disponibilidad hídrica (W0), mientras que los puntos negros corresponden al control (W1). La curva de regresión no significativa no se ha representado en la figura. Cada punto corresponde a una unidad experimental (parcela) y es la media de tres plantas.

A medida que las plantas aumentaban de tamaño en ambos tratamientos, aumentó la relación R/S (pendiente de las curvas de \ln proporción de raíz vs. \ln proporción de biomasa aérea >1 , $t_{10} = 1,81$, $p < 0,01$, Fig. 1.5). La comparación de las curvas de respuesta indica que los cambios en R/S se produjeron sobre un programa ontogénico fijo (la pendiente de las curvas no difiere entre tratamientos; Fig. 1.5). Las variaciones significativas de R/S con la biomasa (Tabla 1.1) indican que los cambios en esta variable ocurren durante el período juvenil de la planta como una consecuencia normal del crecimiento y no debido a la aplicación de los tratamientos.

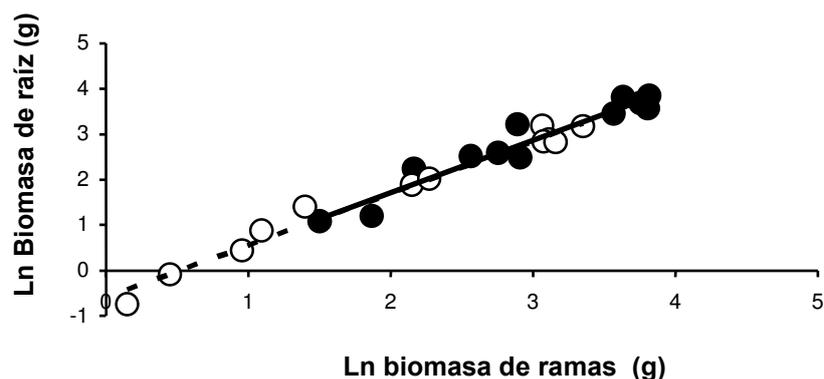


Figura 1.5: Comparación alométrica de la biomasa de raíz con la biomasa aérea medida en individuos de *P. alpataco* sometidos a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W0 y W1) durante un periodo de estudio de 54 meses. Los puntos blancos y la línea discontinua corresponden al tratamiento de baja disponibilidad hídrica (W0), mientras que los puntos negros y la línea continua corresponden al control (W1). Cada punto corresponde a una parcela (unidad experimental) y es la media de tres plantas.

Las plantas sometidas a ambos tratamientos no mostraron plasticidad aparente ni verdadera en la esclerofilia de sus hojas (LMA; Tabla 1.1). La proporción de espinas y el contenido de hidratos de carbono de reserva en tallos mostraron plasticidad verdadera, es decir, se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, aún cuando las comparaciones fueron ajustadas por la biomasa de las plantas (Tabla 1.1, medias corregidas). El contenido de TNC en ramas decreció con la edad en las plantas control, mientras que en las plantas estresadas, el contenido se mantuvo constante (Fig. 1.6a).

El contenido de TNC de raíz comparado en plantas de la misma edad, indicó que esta variable es afectada significativamente por la disponibilidad de agua (Fig. 1.6b). Las plantas control acumularon más TNC en raíces que las plantas bajo estrés hídrico (Tabla 1.1). Las reservas carbonadas en raíz aumentaron con la edad en ambos tratamientos.

La comparación de plantas del mismo tamaño reveló que la acumulación de reservas en la raíz varía significativamente con la biomasa de la planta, indicando que el recimiento es responsable de los ajustes observados en la acumulación de hidratos de carbono.

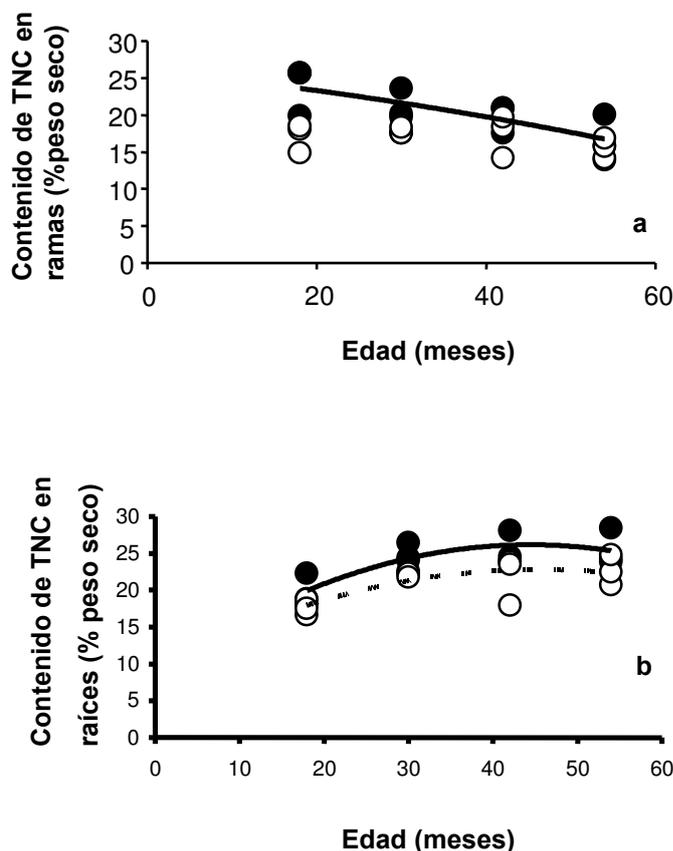


Figura 1.6: Comparación a la misma edad del contenido de TNC (% peso seco) medido en ramas (6a) y raíces (6b) de individuos de *P. alpataco* sometidos a dos tratamientos de disponibilidad hídrica (W0 y W1) durante un periodo de 54 meses. Los puntos blancos y la línea discontinua corresponden al tratamiento de baja disponibilidad hídrica (W0), mientras que los puntos negros y la línea continua corresponden al control (W1). La curva de regresión no significativa no se ha representado en la figura 1.6a. Cada punto corresponde a una parcela (unidad experimental) y es la media de tres plantas.

1.4. DISCUSIÓN

El termino “plasticidad” es definido comúnmente como la capacidad de un genotipo para producir fenotipos diferentes en función del ambiente en el que crece (Weiner, 2004). El objetivo de este experimento fue determinar si los ajustes en los patrones de partición de *Prosopis alpataco* bajo distintas condiciones de disponibilidad hídrica (W0 y W1), fueron en respuesta a la disponibilidad de recursos, de acuerdo a las predicciones de los modelos de partición óptima (*plasticidad verdadera*), o como consecuencia de la deriva ontogénica (*plasticidad aparente*).

Prosopis alpataco mostró plasticidad verdadera en la asignación de recursos hacia defensas estructurales y almacenamiento de hidratos de carbono no estructurales en ramas. Las especies del género *Prosopis* están expuestas a una gran variedad de herbívoros. Sus hojas, inflorescencias y semillas son comúnmente consumidos por invertebrados, tales como insectos pertenecientes al orden Coleóptera (brúquidos, Bruquidae) y Lepidóptera (Cates y Rhoades, 1977; Cariaga *et al.*, 2005), así como también por vertebrados, principalmente el guanaco (*Lama guanicoide*), la cabra y la oveja (Vilela *et al.*, 2009). Alpataco, al igual que muchas otras especies de importancia forrajera, se caracteriza por tener espinas y hojas pequeñas (Burkart, 1976; Palacios *et al.*, 2005). La presencia de espinas restringe la accesibilidad a las hojas, y por tanto la potencial tasa de ingestión de nutrientes por parte del herbívoro (Wilson y Kerley, 2003). La eficiencia de la espinescencia como una defensa contra los herbívoros ha sido demostrada en varios estudios (Gowda, 1996; Obeso, 1997; Cooper y Ginnett, 1998). Nuestros resultados indican que las plantas de *P. alpataco* sometidas a condiciones de bajos recursos, asignaron proporcionalmente más recursos hacia espinas que las plantas control. Estos resultados son consistentes con la hipótesis de crecimiento y diferenciación (Herms y Mattson, 1992).

A pesar de que un aumento en el grado de la esclerofilia es esperado bajo condiciones ambientales desfavorables (Correia *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004), las hojas de *P. alpataco* no presentaron este tipo de respuesta ante condiciones de baja

disponibilidad hídrica. Probablemente el aumento en la inversión de recursos en espinas encontrado en las plantas estresadas, ofrezca una cantidad suficiente de defensas anti-herbivoría. Otra posible explicación podría ser que *P. alpataco* se caracterice por una baja capacidad de ajuste de las variables morfológicas ante situaciones de baja disponibilidad hídrica, como se ha descrito para otras especies perennes (Castro-Diez y Navarro, 2007); o bien que el agua sea un factor ambiental insuficiente como para desencadenar una respuesta morfológica en las características foliares (Bertiller *et al.*, 2006).

Por lo general las plantas que crecen en ambientes con baja disponibilidad de agua destinan más recursos hacia almacenamiento de reservas que las plantas bajo condiciones más benignas. En este experimento se halló el patrón inverso: las plantas control (W1) mostraron contenidos más altos de TNC que las plantas estresadas (W0). Estos resultados sugieren que la acumulación de TNC en ramas podría ser considerada como una acumulación temporal de estos compuestos más que un almacenaje de reservas (Millard, 1988; Chapin *et al.*, 1990)

De acuerdo a mis predicciones, los resultados relacionados con la partición de biomasa no fueron consistentes con la predicción del modelo de partición óptima, es decir que no hubo *plasticidad verdadera* en los patrones de asignación de biomasa en *P. alpataco* en respuesta a las variaciones en la disponibilidad de agua. *Prosopis alpataco* mostró *plasticidad aparente* en la relación biomasa raíz/ aérea, la proporción de biomasa de ramas, la proporción de biomasa de raíz y el contenido de TNC en raíz. Dado que los cambios debidos a deriva ontogénica sólo pueden ser ignorados cuando la relación entre la acumulación de biomasa en diversos órganos es isométrica (pendiente = 1) y lineal (McConnaughay y Coleman, 1999), queda claro que los ajustes observados en estas variables son consecuencia del crecimiento normal de las plantas. A pesar de que se esperaba un incremento en la asignación hacia raíces en plantas sometidas a una baja disponibilidad hídrica (Chapin *et al.*, 1987; Geng *et al.*, 2006; Guo *et al.*, 2007), en este experimento no encontré este tipo de respuesta ante la sequía. Las plantas control (W1) y

las sometidas a una baja disponibilidad hídrica (W_0) mostraron una pendiente > 1 lo que nos indicaría que, independientemente de la disponibilidad de agua, las plantas aumentaron su asignación de biomasa hacia raíz en función del tiempo. Estas respuestas halladas son consistentes con otros resultados encontrados para otras especies arbustivas del género *Prosopis* (Vilela *et al.*, 2003) y otras especies perennes (Geng *et al.*, 2007). De forma similar a los cambios alométricos encontrados en la biomasa de raíz con el incremento de la edad el contenido de TNC de *P. alpataco* se incrementó con el tamaño. Teniendo en cuenta que las raíces son el principal órgano de almacenamiento en las plantas perennes (Kozlowski y Pallardi, 1997; Palacio *et al.*, 2006) estos resultados indicarían que el almacenamiento total de carbono en *P. alpataco* aumenta durante la fase juvenil, independientemente de la disponibilidad de recursos. Este resultado es consistente con los altos niveles de carbohidratos necesarios para la expansión foliar, el crecimiento vegetativo, la llegada a la etapa adulta (es decir, fase reproductiva; Chapin *et al.*, 1991), la habilidad de rebrotar en caso de perturbaciones ambientales catastróficas (Palacio *et al.*, 2007) y para soportar el futuro crecimiento de la planta sin poner en peligro la supervivencia de la misma (Kobe, 1997; Marquis *et al.*, 1997).

En conclusión, la baja disponibilidad de agua indujo una reducción de la tasa de crecimiento de *P. alpataco* y un aumento en la asignación de recursos hacia espinescencia y hacia carbohidratos en ramas (H_2 aceptada). Estas respuestas son consideradas como "*plasticidad verdadera*". Como una función del normal crecimiento de las plantas durante la fase juvenil, la biomasa aérea y el contenido de TNC en raíces se incrementaron, indicando un aumento en el nivel total de carbohidratos almacenados en la planta. Estas respuestas son consideradas como "*plasticidad aparente*" (H_1 : aceptada).

Capítulo 2

Producción y mortalidad de estructuras reproductivas en *P. alpataco* y *P. denudans*

2.1. INTRODUCCIÓN

2.1.1. La biología reproductiva de *Prosopis*

Las inflorescencias de *Prosopis denudans* son racimos axilares (2,5–7 cm de largo) ubicados sobre braquiblastos, con un pedúnculo corto. Las flores son glabras exteriormente con un cáliz de 1,5 mm de largo, pétalos de 3 mm y un ráquis de 0,2 mm de largo (Fig. 2.1a). Las inflorescencias de *P. alpataco* son más densas y de un largo de 6–14 cm (Burkart, 1976; Fig. 2.1b).



Figura 2.1: Inflorescencias de *P. denudans* (a) y de *P. alpataco* (b)

La mayoría de las especies de *Prosopis* florece abundantemente todos los años. La época de floración es independiente de las precipitaciones (Simpson *et al.*, 1977), y responde principalmente al fotoperíodo (Solbrig y Cantino, 1975). La producción copiosa de néctar, la abundancia de flores aromáticas y la época de floración predecible, hacen que las flores de *Prosopis* sean explotadas por gran cantidad insectos. Entre los grupos principales de polinizadores de especies argentinas se encuentran especies de los géneros *Xylocopa*, *Caupolicana* (Genise *et al.*, 1991), *Colletes* y *Megachile* (Simpson *et al.*, 1977). El proceso completo de floración, desde la aparición de los primeros estilos hasta la senescencia de la última flor de la inflorescencia, toma 3-7 días (Simpson *et al.*, 1977).

A pesar de la abundante producción anual de flores, se ha observado una gran variabilidad interanual en la producción de frutos (Mooney *et al.*, 1982; Salvo *et al.*, 1988). Un mismo individuo puede producir una gran cantidad de frutos en un año, mientras que en otro la producción puede ser menor o directamente nula.

La producción de un exceso de flores es un fenómeno bastante común (Sutherland, 1986) que podría conferir numerosas ventajas tales como incrementar la atracción de los polinizadores (Wyatt, 1982; Ortiz, *et al.*, 1999), constituir un reservorio de ovarios contra la pérdida de flores por causas ambientales (Ehrlén, 1991; Guitian, 1993; Ehrlén, 1993; Guitian, 1994; Guitian y Navarro, 1996) y permitir a la planta tener control sobre la calidad de su progenie a través del aborto selectivo de frutos en desarrollo (Janzen, 1977 y 1993; Lee, 1984; Stephenson y Winsor, 1986; Janzen, 1993).

Dado que los costos de producción de frutos es alto (Ehrlén, 1991; Ramírez, 1993), frecuentemente se observa el desarrollo de un número bajo de frutos en relación al número de flores producidas en una planta (Stephenson, 1981; Sutherland, 1986). La baja relación fruto:flor (FR:FL) puede deberse a varios factores, no necesariamente excluyentes, tales como limitación de recursos (Wilson y Schemeske, 1980; Stephenson 1981; Wyatt, 1981; Lee y Bazazz, 1982), limitación de polen (Schemeske, 1977; Wilson y Schemeske, 1980; Guitian, 1995), predación o condiciones ambientales adversas (Stephenson, 1981; Wins, 1984; Lee, 1988). En las leguminosas, el patrón de producción de frutos está frecuentemente influenciado por la competencia por los recursos disponibles que existe entre los frutos en desarrollo dentro de una misma infrutescencia (Stephenson, 1981, Lee, 1988; Thomson, 1989). Así, los frutos que inician tempranamente su desarrollo o que se hallan ubicados en el extremo proximal de la infrutescencia recibirán más recursos y tienen mayores probabilidades que alcanzar la madurez que los que iniciaron con posterioridad su desarrollo o se hallan en posiciones más distantes (Lee, 1988; Susko y Lovett-Doust, 2000). Frecuentemente los factores que controlan la fructificación no afectan las distintas partes de la infrutescencia por igual, ya que los frutos no están distribuidos uniformemente sobre la misma (Bawa, 1983; Bawa y

Webb, 1984; Diggle, 1995). En este contexto, la disponibilidad de recursos parentales puede variar para un fruto tanto en el tiempo como en el espacio (Stephenson, 1981; Wyatt, 1981; Susko y Lovett-Doust, 2000), por lo tanto dentro de una misma inflorescencia los recursos pueden ser limitantes para algunas flores pero no para otras.

2.1.2. Objetivo

El presente estudio tuvo como objetivo determinar y comparar el patrón de producción y pérdida de estructuras reproductivas en poblaciones naturales de *P. denudans* y *P. alpataco*.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Especies y sitios de estudio

El estudio fue realizado en el ecotono Monte-Patagonia (Departamento Rawson, Provincia del Chubut), en la estancia Santa Isabel, ubicada en la Bahía Engaño (Fig. A-SE1: Área Experimental, Sitios Experimentales y Métodos empleados) durante la temporada de crecimiento 2002-2003. Se seleccionaron dos poblaciones naturales, una de *P. alpataco* y otra de *P. denudans* (10 ind/especie).

Dada la tendencia a la reproducción asexual por rizomas, observada en particular en *P. denudans*, se tuvo la precaución de elegir individuos separados al menos 15 metros de distancia, que no difirieran en altura y diámetro. Los individuos seleccionados estaban dentro de un cerco perimetral para prevenir el consumo de frutos por parte del ganado doméstico.

La precipitación media anual registrada en el área de influencia del sitio experimental para la temporada de estudio, fue de 155 mm.

2.2.2. Producción de inflorescencias, cuaje de frutos y aborto

Durante la temporada de crecimiento 2002-2003 el número de inflorescencias producidas por cada uno de los individuos seleccionados fue cuantificado sobre una superficie de 0,40 m² (3 reps/individuo; 10 individuos/sp). La superficie de muestreo fue elegida teniendo en cuenta las diferencias de tamaño existentes entre las especies. La selección de una superficie mayor hubiese impedido realizar tres repeticiones por individuo en varios individuos de *P. denudans*.

Para determinar el porcentaje de aborto de las inflorescencias producidas se marcaron al azar tres ramas por individuo (10 rep/sp.) y se procedió durante un periodo de 8 semanas a cuantificar el número de inflorescencias presentes. También se cuantificó el número de flores por inflorescencia (5 reps/individuo; 10 individuos/sp.)

La mortalidad de las flores dentro de cada inflorescencia fue calculada como la disminución del número de flores presentes, calculada entre los 5 y 10 días posteriores al

estadio de antesis (10 reps/individuo; 10 individuos/sp.; Genise *et al.*, 1990). Se pudo distinguir entre el aborto y la depredación de las flores observando la cicatriz del pedúnculo de la flor (aborto) o los restos comidos de la flor (depredación). La depredación de las flores fue insignificante para ambas especies en las poblaciones estudiadas, aunque puede ser común en otras poblaciones (Vilela y Agüero, observaciones personales).

El criterio utilizado para determinar el cuaje de frutos fue la observación de una elongación del ovario de 2 milímetros. Los frutos fueron cuantificados una vez maduros (Montgomery *et al.*, 2001). La mortalidad de las flores y frutos fue cuantificada desde la antesis hasta que los frutos alcanzaron su madurez.

La relación fruto:flor (FR:FL) fue calculada como el número de frutos cuajados en cada infrutescencia dividido el número de flores por inflorescencia (10 reps/individuo; 10 individuos/sp). Esta relación (FR:FL) medida en la temporada 2002-2003 fue comparada con datos obtenidos a partir de las mismas poblaciones generados en otra temporada de estudio (2000-2001). El aborto y predación de semillas fue estimado sobre un total de 30 frutos por individuo. Las semillas con orificios característicos del ataque de los brúquidos (Coleóptera, Bruchidae) fueron consideradas infestadas (Fig. 2.2).



Figura 2.2: Frutos y semillas de *P. denudans* atacados por brúquidos. Los frutos pertenecen a la población ubicada en la Est. Santa Isabel.

2.2.3. Análisis estadísticos

Las variables distribuidas normalmente (N° flores/inflorescencias y N° flores/0,4m²) fueron comparadas a través de la prueba de T para muestras independientes (Neter *et al.*, 1996). El resto de las variables fueron comparadas a través de Pruebas No Paramétricas, ya que no se logró una distribución normal pese a las transformaciones realizadas. La prueba de *Mann-Whitney* fue utilizada para comparar muestras independientes (Siegel, 1974).

Todas las comparaciones estadísticas de las variables medidas fueron analizadas entre especies para una misma temporada de estudio (2002-2003), a diferencia de la relación FR:FR la cual además se la analizó entre años (análisis interanual).

Se utilizaron los siguientes programas estadísticos: Statistica Versión 5.0 e Infostat Profesional Versión 1.0 (2002).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Producción y mortalidad de flores

2.3.1.1. Pre-antesis

El número de inflorescencias por unidad de superficie no difirió significativamente entre especies ($P=0,38$; Tabla 2.1). Al inicio de la producción de estructuras reproductivas (06/11/02), el número de inflorescencias por rama fue significativamente más alto en *P. denudans* que en *P. alpataco* ($P<0,01$), aunque después de 23 días de iniciadas las observaciones (29/11/02) no se hallaron diferencias significativas entre especies (Fig. 2.3).

El número de flores por inflorescencia en *P. alpataco* fue significativamente mayor que el encontrado en *P. denudans* ($P<0,01$; Tabla 2.1). El mayor número de flores por inflorescencia hallado en *P. alpataco* resultó en un número total de flores por unidad de superficie significativamente mayor ($P<0,01$) que el medido en *P. denudans* (Tabla 2.1).

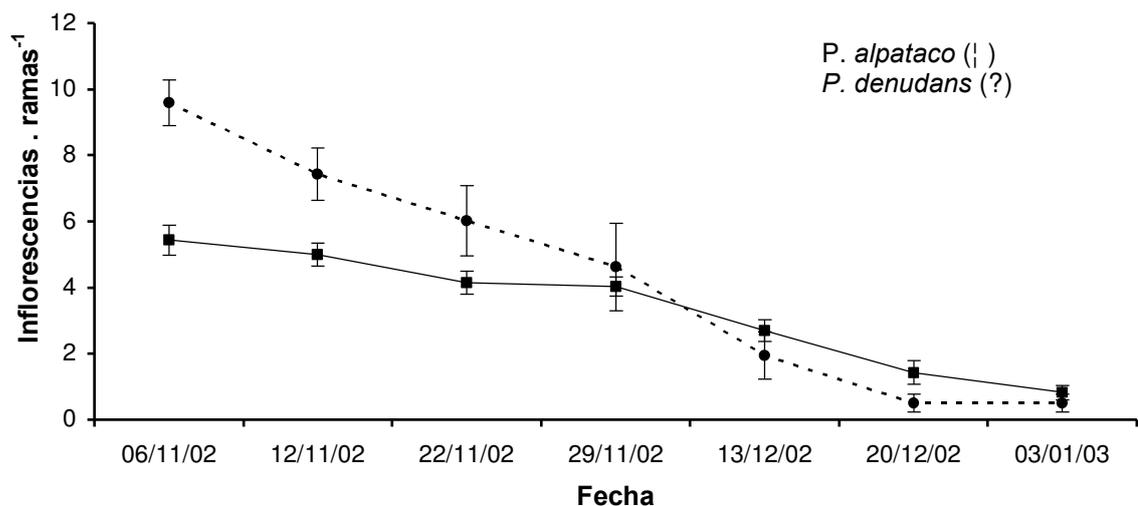


Figura 2.3: Cantidad promedio (\pm E.E.) de inflorescencias por ramas en *P. alpataco* (■) y *P. denudans* (●) en la temporada de crecimiento 2002-2003.

La mortalidad de flores en el estadio de pre-antesis indicada en la Tabla 2.1 incluyó el análisis de dos factores: el aborto de inflorescencias completa y la mortalidad de flores dentro de la inflorescencia. El porcentaje de inflorescencias abortadas no difirió significativamente ($P=0,13$) entre especies, aunque *P. denudans* mostró una tendencia a abortar más inflorescencias ($50,84\pm 7,35\%$) que *P. alpataco* ($36,16\pm 6,6\%$). La proporción de flores en pre-antesis dentro de cada inflorescencia fue significativamente mayor ($P=0,01$) en *P. alpataco* ($43,1\pm 5,6\%$) que en *P. denudans* ($7,4\pm 2,6\%$). El porcentaje de mortalidad de flores en pre-antesis fue significativamente mayor ($P=0,01$) en *P. denudans* que en *P. alpataco* (Tabla 2.1).

2.3.1.2. Antesis

El número de flores por inflorescencia que llegaron a antesis en *P. denudans*, no difirió significativamente ($P=0,44$) del número de flores por inflorescencia en pre-antesis; mientras que en *P. alpataco* este número fue significativamente ($p<0,01$) mas bajo que en pre-antesis (Tabla 1).

El número de flores por unidad de área que llegaron a antesis fue significativamente mas grande en *P. alpataco* que en *P. denudans* (Tabla 2.1).

La mortalidad de flores por unidad de superficie estimado en el periodo comprendido entre la antesis y el cuaje de frutos, fue significativamente mayor en *P. alpataco* que en *P. denudans* (Tabla 2.1).

Variable	<i>Prosopis alata</i>	<i>Prosopis denudans</i>
1. Número de inflorescencias en Pre-antesis * 0,4 m ⁻²	199,3 (55,42) a	309,37 (71,36) a
2. Número de flores por inflorescencias en Pre-antesis	131,1 (5,6) a	55,02 (1,97) b
3. Número de flores en Pre-antesis * 0,4 m ⁻²	25.589,62 (2.472,30) a	16.378,1 (3.518,30) b
4. Mortalidad de flores en Pre-antesis (% N ^o de flores * 0,4m ²)	71,37 (1,40) b	80,35 (0,70) a
5. Número de flores por inflorescencias en Antesis	75,82 (8,60) a	52,57 (2,42) b
6. Número de flores en Antesis * 0,4 m ⁻² (13/12/02)	7.506,68 (1.252,84) a	3.307,98 (763,00) b
7. Mortalidad de flores entre antesis y cuaje de frutos (% flores* 0,4m ²)	28,40 (1,30) a	19,50 (0,70) b
8. Aborto de inflorescencias (%)	36,16 (6,60) a	50,84 (7,35) a
9. Número total de semillas por fruto	11,5 (0,61) a	9,12 (0,64) b
10. Proporción de semillas no atacadas por fruto (%)	11,45 (3,90) b	61,1 (5,60) a
11. Proporción de semillas abortadas (%)	1,55 (0,006) b	14,7 (3,70) a

Tabla 2.1: Valores promedios (E.E.) de las variables reproductivas analizadas para cada una de las especies de *Prosopis* estudiadas durante la temporada de crecimiento 2002-2003. Letras distintas entre columnas indican diferencias significativas (P<0,05) entre especies.

2.3.2. Producción y mortalidad de frutos

El número promedio de frutos por infrutescencia en diciembre de 2002 fue significativamente mas alto en *P. alpataco* que en *P. denudans* ($P < 0,01$, Fig. 2.4), mientras que a partir de mediados de enero de 2003, las especies no presentaron diferencias significativas ($P = 0,17$).

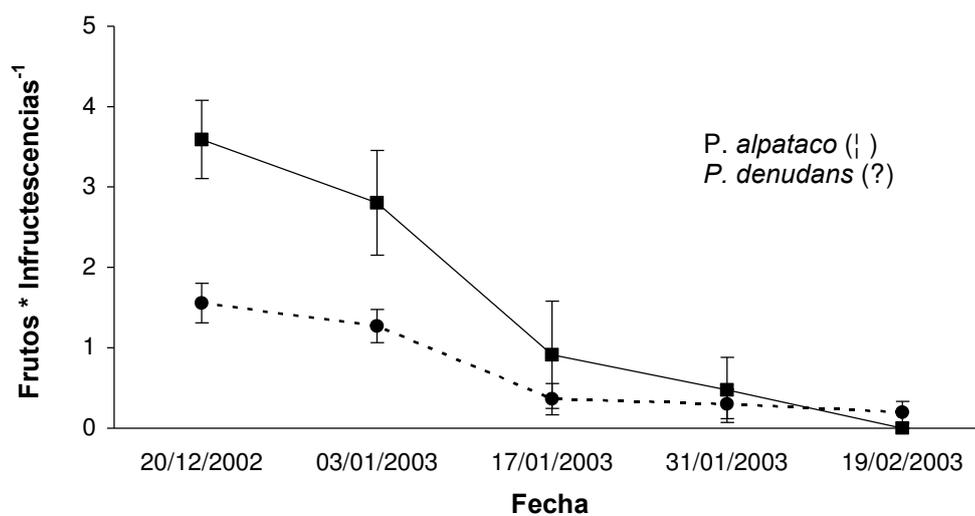


Figura 2.4: Disminución de la cantidad promedio (\pm E.E.) de frutos por infrutescencias en *P. alpataco* (■) y *P. denudans* (●) en la temporada de crecimiento 2002-2003.

2.3.3. Relación fruto:flor (Análisis interanual)

En diciembre del 2000 y enero del 2001 la relación FR:FL fue significativamente mayor ($P < 0,01$) en *P. denudans* que en *P. alpataco* (Fig. 2.5), mientras que en la temporada 2002-2003 no se encontraron diferencias significativas entre especies ($P = 0,49$ para diciembre y $P = 0,77$ para enero; Fig. 2.5).

Se registró una variación interanual en la relación FR:FL en *P. denudans*, que fue significativamente mayor en el primer año de estudio que el segundo ($P = 0,01$; Fig. 2.5). En *P. alpataco* no se encontraron diferencias significativas entre las temporadas estudiadas ($P = 0,92$ para diciembre y $P = 0,33$ para enero).

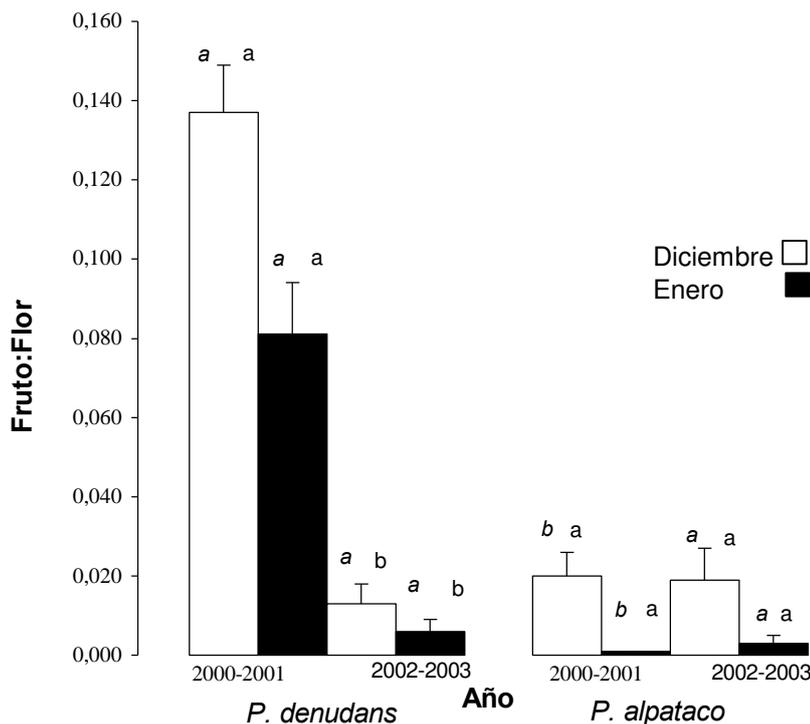


Figura 2.5: Relación FR:FL para *P. alpataco* y *P. denudans*. La relación fue calculada bajo condiciones de campo al final de diciembre y enero durante dos estaciones de crecimiento (2000-2001 y 2002-2003). Letras *itálicas* diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre especies para cada uno de los meses estudiados y años. Letras normales diferentes indican diferencias significativas ($P > 0,05$) entre años, para un mismo mes y especie.

2.3.4. Producción y mortalidad de semillas

El número total de semillas por fruto fue significativamente ($P < 0,01$) mayor en los individuos de *P. alpataco* que en los de *P. denudans* (Tabla 2.1).

La proporción de semillas atacadas por fruto fue significativamente ($P < 0,01$) mayor en *P. denudans* que en *P. alpataco* (Tabla 2.1).

La mayor proporción de semillas en *P. alpataco* fueron atacadas por brúchidos (Bruchidae, Coleóptera; $87\% \pm 0,04$ vs. $24.2\% \pm 4,8$ en *P. denudans*).

El aborto de semillas en *P. denudans* fue significativamente ($P < 0,01$) mayor que el observado en los frutos de *P. alpataco* (Tabla 2.1).

2.4. DISCUSIÓN

La producción de un exceso de flores ha sido considerada por muchos autores como una ventaja por incrementar la atracción de polinizadores y el nivel de fertilización (Schemske, 1977; Stephenson, 1979;) o por aumentar la función masculina del individuo (Willson y Rathcke, 1974). Sin embargo, estas ventajas no serían aplicables a las especies estudiadas de *Prosopis*, ya que nuestras observaciones indican que el 70% de las flores no lograron alcanzar el estadio de antesis. El aborto de inflorescencias completas y de flores en pre-antesis, imposibilita la atracción de polinizadores y la posibilidad de que las flores funcionen como donantes de polen, ya que en *Prosopis*, los polinizadores no visitan las flores y el polen no es transportado hasta el momento en el cual la flor se abre totalmente y el néctar aparece (Genise *et al.*, 1990 y 1991). Patrones similares de aborto de flores en pre-antesis, han sido descritos para otras especies perennes (Siemens, 1994; Bowers, 1996).

Ehrlén (1991) propuso que la producción excesiva de flores sería favorable ya que la planta puede disponer de una cantidad suficiente de ovarios, luego de la predación, la falta de fertilización, y otras causas de mortalidad que no son reguladas maternalmente, como para aprovechar todos los recursos disponibles para la reproducción. En este contexto, la superproducción de inflorescencias puede ser explicada como un mecanismo de compensación ante la pérdida natural de las estructuras reproductivas por el ataque de los herbívoros (Bawa, 1983), un fenómeno muy común en Patagonia (Agüero *et al.*, datos no publicados).

Las observaciones de mortalidad de estructuras reproductivas indicaron que el aborto de inflorescencias completas fue el principal mecanismo de mortalidad pre-antesis para *P. denudans*, mientras que el aborto de flores intra-inflorescencia fue el mecanismo observado en *P. alpataco*. El aborto de inflorescencias observado en *P. denudans* podría ser el resultado de la competencia por recursos dentro de una rama, ya que el desarrollo de flores y frutos depende, principalmente en especies perennes, de los recursos almacenados (Stephenson, 1981) y la cantidad de recursos disponible para una

estructura reproductiva depende de la relación fuente-destino, es decir, de la cantidad de reservas carbonadas de una rama y de la cantidad de flores y/o frutos presentes en la misma rama (Arista *et al.*, 1999). Por otra parte, el aborto de flores dentro de una inflorescencia, podría ser explicado como una estrategia de la planta a fin de evitar el costo energético excesivo de desarrollo y maduración de un elevado número de frutos en un mismo sitio de destino (Stephenson, 1981) o para disminuir el atractivo de una inflorescencia y disminuir el impacto de la herbivoría (Siemens *et al.*, 1994).

Mis observaciones indican que sólo el 0.05%-0.25% de las flores llegaron a fructificar. Resultados similares han sido descritos para otras especies de *Prosopis* distribuidas en América del Sur. Solo el 20%-45% de los frutos que cuajan alcanzan la madurez (Stephenson, 1981). Se ha sugerido que el aborto de frutos inmaduros puede cumplir numerosos roles adaptativos (Janzen, 1971 y 1977; Udovic y Aker, 1981). Entre las explicaciones propuestas, el aborto de frutos como respuesta fisiológica ante la sequía (Pawsey, 1960), parecería ser la explicación más probable para mis observaciones en Patagonia. Esta respuesta incrementaría la probabilidad de supervivencia de la planta a través de la reducción de sus costos metabólicos. Aunque es obvio que la disponibilidad del recurso limita la producción de los frutos y semillas, no está claro aun cómo actúa la selección natural favoreciendo a los genotipos que producen un exceso de flores, frutos y semillas, salvo en los casos en los cuales la disponibilidad de recursos es errática e incierta (Lee y Bazzaz, 1982).

Otras explicaciones, tales como la eliminación selectiva de aquellos frutos que contengan numerosas semillas abortadas (Sweet, 1973) no puede ser aplicadas a los resultados obtenidos, ya que el aborto de las semillas en las especies de *Prosopis* estudiadas (1-15% del número total de semillas por vaina), no fue fenómeno importante comparado con otras especies de leguminosas en las cuales se ha descrito un aborto de semillas que va desde el 40 % hasta el 84% (Bawa y Webb, 1984).

El fenómeno de predación es el último proceso que provoca la pérdida de semillas. Insectos pertenecientes a la familia Bruchidae son los principales predadores de semillas frescas y/o almacenadas del género *Prosopis* (Molinero, 1996; Vir, 1996). Este fenómeno ha explicado la destrucción de la mayor parte de las semillas de *P. alpataco* (87%), mientras que sólo un 25% de semillas de *P. denudans* fueron infectadas por brúquidos. Aizen (1991) encontró que los frutos de *Acacia* aroma que contenían un gran número de semillas fueron los preferidos por las hembras de los brúchidos para oviponer, lo que indicaría que de ésta manera se reducirían los costos energéticos relacionados con la búsqueda de las semillas. Considerando que los frutos de *P. alpataco* tienen dos o tres veces más semillas que las contenidas en los frutos de *P. denudans*, esta explicación podría ser apropiada para revelar los resultados obtenidos en el experimento realizado.

Capítulo 3

Influencia del rendimiento sobre la partición y
composición de frutos en *Prosopis denudans*.

3.1. INTRODUCCIÓN

Los frutos de *Prosopis* son legumbres indehiscentes de 2-20 cm de longitud, 0,5-1,5 cm de grosor, de formas que van de lineales a curvas y de colores amarillo-rojizos a negro (Burkart, 1976; Palacios y Brizuela, 2005). Están formadas por tres partes separables (Fig. 3.1): el exo-mesocarpio (llamado usualmente *pulpa*) que constituye aproximadamente el 56% del fruto, el endocarpio (característico por su consistencia leñosa) que ocupa el 35% y las semillas que representan el restante 9% (Bravo *et al.*, 1994; Cruz Alcedo, 1999). Se utiliza el término “*pericarpio*” cuando se describe a los componentes del fruto sin la presencia de las semillas (Cruz Alcedo, 1999). Las semillas son pequeñas (3-7 mm diámetro), de forma ovoide, muy duras y constituidas por el epispermo, el endosperma y los cotiledones (Burkart, 1976; Palacios y Brizuela, 2005). (Fig. 1).

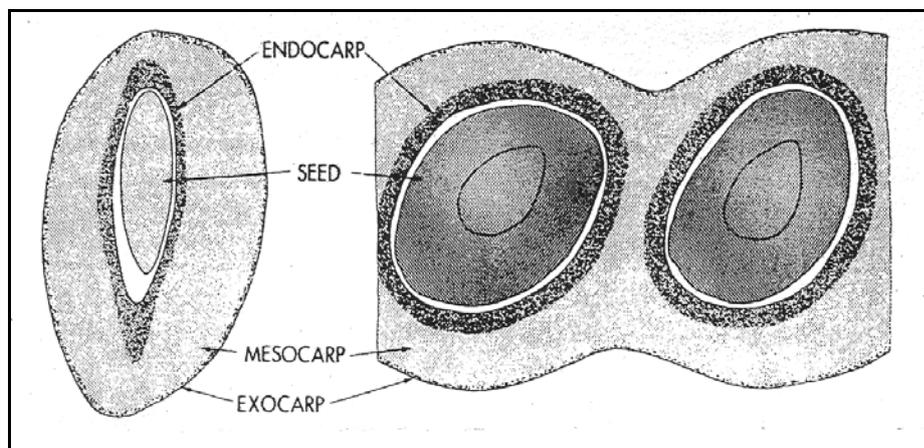


Figura 3.1: Representación esquemática (corte transversal) de la estructura típica de un fruto del género *Prosopis* (Endocarp=endocarpio, Seed=semilla, Mesocarp=mesocarpio y Exocarp= exocarpio; reproducido de Mesquite, Simpson, 1977, Capítulo 6)

Los frutos son característicamente ricos en azúcar (13-31%), proteínas (9-17%) y fibras (31%; Becker y Grosjean, 1980; Becker 1982; Del Valle *et al.*, 1986; Bravo *et al.*, 1994). El mesocarpio es la parte del fruto aprovechable y de interés comercial. El endocarpio no posee sabor alguno, cuenta con muy poco contenido de proteínas y azúcares y puede ser usado como fuente de fibra en la dieta humana (Saunders *et al.* 1986).

Los frutos de *Prosopis* han sido usados desde tiempos remotos en las regiones áridas y semiáridas del mundo donde constituyeron un importante componente en la dieta de los indígenas y animales silvestres, por ser una excelente fuente de carbohidratos y proteínas (D`Antoni y Solbrig, 1977; Felger, 1977; Cruz, 1999; Becker 1982).

Muchos esfuerzos se han hecho para desarrollar productos derivados de los frutos de *Prosopis*, que se puedan comercializar y constituyan una alternativa económicamente rentable para los pobladores de zonas áridas y semi-áridas (Del Valle *et al.*, 1988; Saunders *et al.*, 1989; Cruz Alcedo, 1999). Algunos de estos productos son la harina y las gomas. La harina se obtiene a partir del mesocarpio a través de procesos de molienda y tamización. Se trata de un producto muy dulce, con una composición de 8-9% de proteína y 40-55% de hidratos de carbono (Saunders *et al.*, 1986; Felker *et al.*, 2003) de un sabor que pertenece a la clase general del cacao/café/canela/moca, pero con diferente composición nutricional. Puede ser utilizada como aromatizante y saborizante, lo que permite la obtención de un mayor rédito económico (Felker *et al.*, 2003). Por otra parte, se sabe que el mesocarpio de los frutos de *P. denudans* contiene un 7-10% de goma (Kalman, 2000). La amplia utilización de las gomas en las diversas ramas de la industria (alimenticia, farmacéutica, cosmética, textil, papelera, etc.) se debe a las propiedades físicas que posee la suspensión acuosa de estos carbohidratos (Wagner, 1981).

Algunas especies del género *Prosopis* constituyen un importante recurso forestal en el desarrollo de sistemas productivos sustentables que tienen como fin mejorar las condiciones socioeconómicas en zonas áridas y semiáridas (Vega, 2000). En términos alimenticios, a pesar de que la tecnología industrial implicada en la producción de

derivados de los frutos de *Prosopis* está resuelta, en especial la relacionada con la obtención de harina y gomas (Felker *et al.*, 1979; Saunders *et al.*, 1986; Del Valle *et al.*, 1988), estos productos no se utilizan a escala comercial (Felker *et al.*, 2003).

En los años de abundante fructificación, se produce una competencia por recursos entre los frutos ubicados en una misma rama (Goldschmidt y Kock, 1996; Goldschmidt, 1997). La competencia entre los frutos ha sido ampliamente estudiada en especies frutales comerciales como *Citrus* (Goldschmidt, 1997). La reducción en el número de frutos durante su desarrollo (aborto) ha sido relacionada con el nivel de carbohidratos, por lo que se estableció una relación inversa entre el número de frutos y su tamaño como resultado de esta competencia por los recursos (Goldchmidt y Monseliese, 1977; Schhaffer *et al.*, 1985; Goldschmidt *et al.*, 1992). El raleo de frutos en desarrollo es una técnica agronómica basada en la modificación de la relación fuente-destino, que se usa ampliamente en la industria de la fruta. Luego de la remoción parcial de frutos, la planta tiene menos destinos y más recursos disponibles por unidad, obteniéndose frutos con una mayor tamaño y biomasa (Fishler *et al.*, 1983; Goldchmidt, 1997). Por esto, la cantidad de materia seca destinada a cada fruto es generalmente dependiente del número total de unidades (frutos) presente en la planta (Goldschmidt y Golomb, 1982).

3.1.1. Objetivo

El objetivo de este trabajo fue determinar, en condiciones naturales, la influencia del rendimiento reproductivo (alta y baja producción de frutos) sobre el tamaño, la partición y la composición química de frutos de *P. denudans* var. *stenocarpa*.

3.1.2. Hipótesis y predicciones

Hipótesis

Existe competencia por recursos entre frutos, por lo que su tamaño, la proporción de pericarpio y la composición química se verá afectada negativamente por la productividad de la planta (N° frutos*planta⁻¹)

Predicción

Se espera que los frutos que provengan de individuos de baja productividad en cuanto a la cantidad de frutos tengan una mayor biomasa, proporción de pericarpio y nivel de carbohidratos que los provenientes de individuos de alta productividad.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Poblaciones y sitios de estudio

Tres poblaciones naturales de *P. denudans* ubicadas en el ecotono Monte-Patagonia fueron seleccionadas para este estudio: 1) *Estancia Santa Isabel*, 2) *Estancia La Normita* y 3) *Cabo Raso* (Fig. A-SE1: “Área de estudio, sitios experimentales y métodos empleados”).

En el mes de diciembre del año 2002 se seleccionaron, en cada una de las poblaciones, individuos de acuerdo al número de frutos inmaduros que presentaban. Se hizo un recuento de la producción de frutos por arbusto y se reunieron en dos grupos denominados de **alta productividad de frutos (AP: $32,92 \pm 6,77$ fruto.arbusto⁻¹)** y **baja productividad de frutos (BP: $5,78 \pm 0,76$ fruto.arbusto⁻¹)**. Los grupos difirieron significativamente ($P < 0.01$) en el número de frutos por individuo. Se establecieron así dos grupos de productividad (10 rep/grupo/pob). Como se asume generalmente que la relación entre el tamaño del arbusto y el rendimiento reproductivo es lineal y positiva (Méndez y Obeso, 1993), se seleccionaron individuos con altura y diámetro similares ($P > 0.05$).

3.2.2. Evolución del peso y análisis de partición de los frutos

Se realizaron cosechas parciales de frutos entre diciembre y marzo. Se clasificaron los mismos en cuatro estadios de crecimiento de acuerdo a su ancho (mm): **estadio 1º**: 2-3 mm; **estadio 2º**: 3,1-5,0 mm; **estadio 3º**: 5,1-7 mm; **estadio 4º**: fruto tamaño final.

Las cosechas de frutos fueron realizadas con una frecuencia de dos veces por mes (8 instancias de cosechas en total, de diciembre a marzo) y totalmente al azar. Los frutos fueron secados en estufa (50°C) hasta constancia de peso, pesados individualmente y separados en pericarpio y semilla manualmente. Cada fracción fue pesada por separado.

3.2.3. Análisis químicos del pericarpio de los frutos

El contenido de **hidratos de carbono no estructurales (TNC)** fue determinado a través del Método colorimétrico de la Antrona (Yemm y Willis, 1954). Las determinaciones de **nitrógeno** fueron realizadas mediante el Método de Kjeldahl (Scales y Harrison, 1920).

3.2.4. Análisis estadísticos

Las variables peso, proporción de semilla y pericarpio, peso y número de semillas no presentaron una distribución normal a pesar de las transformaciones aplicadas, por lo que se procedió a realizar un análisis no paramétrico (Siegel, 1974). El ranqueo de las medias obtenidas de la relación pericarpio:semilla entre los tratamientos de productividad fue realizado utilizando el test Mann-Whitney, y entre los estadios de crecimiento de los frutos se usó el test de Kruskal-Wallis. Se utilizaron los siguientes programas estadísticos: Statistica Versión 5.0 e Infostat Profesional Versión 1.0 (2002).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Peso de los frutos

El peso de los frutos en el estadio 1 no presentó diferencias significativas ($P=0,9$) entre los grupos de alta y baja productividad. En el estadio 2, los frutos de AP fueron significativamente ($P=0,01$) más pesados que los de BP (Fig. 3.2). Los frutos del grupo BP fueron más pesados que los de AP, en los estadios 3 y 4 (Fig. 3.2).

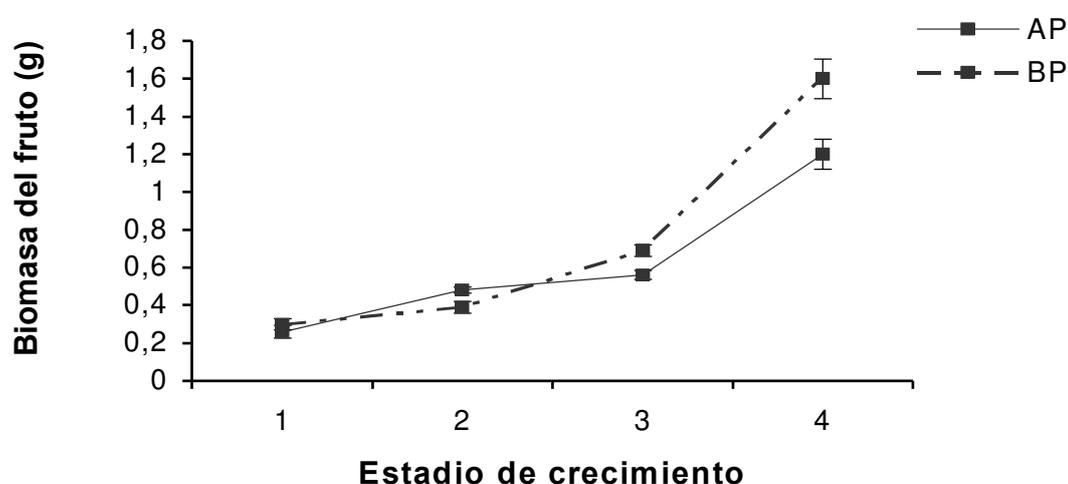


Figura 3.2: Evolución de la biomasa de los frutos en los 4 estadios de crecimiento en individuos de *P. denudans* de alta (AP) y baja productividad (BP).

3.3.2. Partición de los frutos

En todos los estadios analizados, la relación pericarpio:semilla fue significativamente mayor ($P<0,01$) en el grupo de BP que en AP (Fig. 3.3). La proporción de pericarpio se incrementó con el crecimiento del fruto, de esta manera el estadio 4 (frutos maduros) presentó una relación pericarpio:semilla significativamente ($P<0,01$) mayor que el resto de estadios (Tabla 3.1).

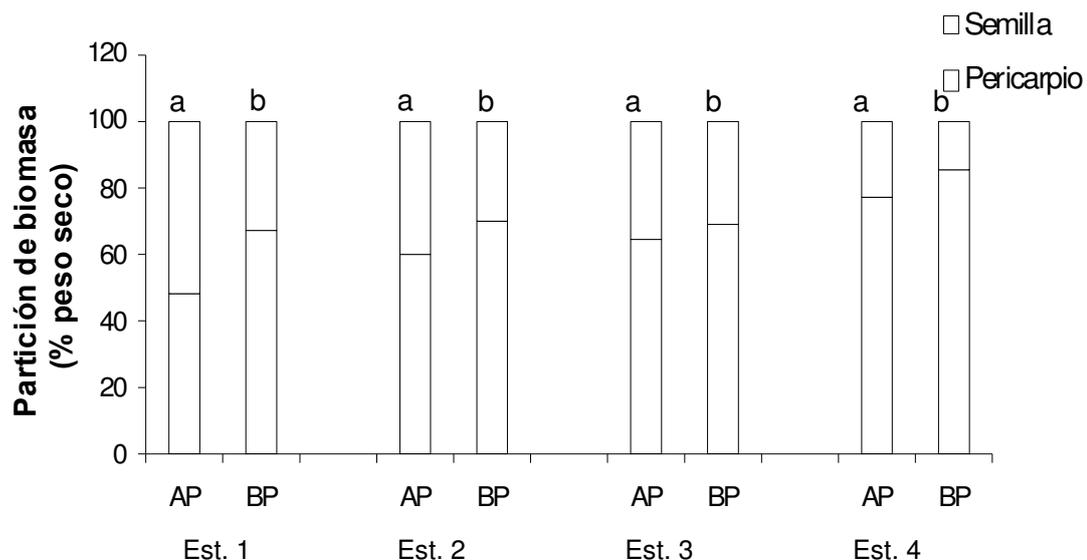


Figura 3.3: Patrón de partición de biomasa de los frutos (pericarpio:semilla) provenientes de individuos de alto (AP) y bajo (BP) rendimiento reproductivo de *Prosopis denudans* para cuatro estadios (Ets.) de madurez analizados

No se hallaron diferencias significativas ($P=0,64$) en el número de semillas y en su biomasa promedio entre los grupos de AP y BP para ninguno de los estadios (Tabla 3.1). La biomasa promedio de las semillas del grupo AP no difirió significativamente entre estadios, mientras que en el grupo de BP la biomasa de las semillas en el Est. 1 fue significativamente ($P=0,01$) menor a la hallada en el resto de los estadios (Tabla 3.1).

3.3.3. Composición química de los frutos

El contenido de proteínas del pericarpio no difirió significativamente entre tratamientos para ninguno de los estadios (Tabla 3.1). En individuos de AP, el contenido de proteínas del estadio 4 fue significativamente ($P=0,02$) más bajo que en los estadios 1-3, mientras que en los frutos de individuos de BP no se hallaron diferencias significativas ($P=0,06$) entre los distintos estadios (Tabla 3.1). No se hallaron diferencias significativas en el contenido de TNC (% peso seco) del pericarpio entre los grupos de productividad ni entre los distintos estadios de madurez (Tabla 3.1).

Variable	Estadio	AP	BP
Pericarpio:Semilla	1	0,99 a a	2,68 b a
	2	1,64 a a	2,56 b a
	3	2,11 a a	2,47 b a
	4	4,58 a b	9,01 b b
Biomasa promedio de la semilla (g peso seco)	1	0,024(0,01) a a	0,011(0,01) a a
	2	0,024(0,01) a a	0,021(0,01) a b
	3	0,027(0,01) a a	0,027(0,01) a b
	4	0,027(0,01) a a	0,027(0,01) a b
Nº total de semillas por fruto		8,69(0,24) a	8,64(0,26) a
Contenido de Proteína de el pericarpio (% peso seco)	1	15,49(1,69) a b	13,68(0,55) a a
	2	13,02(1,75) a b	16,66(4,06) a a
	3	14,27(0,72) a b	14,01(0,69) a a
	4	9,56(0,57) a a	9,72(0,73) a a
Contenido de TNC de el pericarpio (% peso seco)	1	9,13(0,2) a a	10,09(0,19) a a
	2	9,07(1,41) a a	9,36(0,34) a a
	3	9,04(0,27) a a	9,43(0,28) a a
	4	9,94(0,8) a a	9,67(0,34) a a

Tabla 3.1: Partición de biomasa y composición química de los frutos provenientes de individuos de AP y BP de *P. denudans*. Letras normales distintas indican diferencias significativas ($P < 0,01$) entre grupos para un mismo estadio. Letras *itálicas* distintas indican diferencias significativas ($P < 0,01$) entre estadios de un mismo grupo.

3.4. DISCUSIÓN

El objetivo de este capítulo fue determinar la influencia del rendimiento sobre la partición y composición química de los frutos verdes y maduros de *Prosopis denudans*. Los resultados demostraron que, de acuerdo a mi predicción, los frutos maduros provenientes de individuos de BP son más pesados y con una relación pericarpio:semilla más alta que los frutos provenientes de individuos de AP (hipótesis aceptada). Esto es un resultado relevante para la utilización económica de los frutos de *Prosopis*, ya que es el pericarpio la fracción económicamente útil de la vaina utilizada por la industria alimenticia para la obtención de harina (Saunders *et al.*, 1986). Felker *et al.* (2003) calcularon un costo de \$0,454 por kilogramo de harina producida en Argentina. Ellos usaron para el cálculo un factor de recuperación harina/fruto de 0.4. Este coeficiente depende claramente de la proporción de pericarpio presente en el fruto. Según sus estimaciones, el 54% de la variación de este costo (recolección de las vainas, clasificación, lavado, secado, y molienda) es dependiente de la proporción de pericarpio. En el presente experimento, donde no se realizó manipulación alguna, el aborto natural de las flores y frutos fue el principal responsable del incremento en el tamaño y en la proporción de pericarpio registrado en los frutos de *P. denudans* provenientes de individuos de BP. En horticultura, el raleo de los frutos es uno de los métodos primarios aplicados para manipular el tamaño de la fruta (Wright, 2000). En relación a esto, mis resultados indicarían que se trata de una técnica que podría ser usada con *Prosopis* en los años de abundante fructificación.

En referencia a las semillas, la bibliografía existente menciona que el peso de las mismas disminuirá cuando los recursos sean limitantes debido a la presencia de numerosos destinos (Bazzaz y Ackerly, 1992), ya que el llenado es una actividad costosa en términos energéticos. En este experimento, se halló un patrón diferente al esperado, ya que el número de frutos producidos por arbusto no afectó el peso de las semillas. El número de semillas también permaneció estable, lo que indicaría que el rendimiento de una planta no afectaría la contribución de cada fruto a las generaciones futuras porque la

cantidad de semillas y el peso de las mismas permanecieron estables en ambos grupos de productividad. Estos resultados son consistentes con el hecho de que el número de semillas de un fruto se establece durante la fertilización de los óvulos, antes de que los recursos empiecen a ser limitantes. Asimismo, mis observaciones coinciden con datos anteriores, que indican que el aborto de las semillas no es un proceso frecuente en *P. denudans* (Capítulo 2; Cariaga *et al.*, 2005).

En cuanto a la composición química (proteína y TNC), los frutos provenientes de individuos de AP y de BP no mostraron diferencias significativas entre sí, lo cual indicaría que la calidad de la harina de *Prosopis* no se vería afectada por las prácticas de manejo como el raleo rechazando por consiguiente la hipótesis postulada.

Capítulo 4

Influencia de la fenología y la producción de
frutos sobre el contenido de reservas
carbonadas en *Prosopis alpataco*

4.1. INTRODUCCIÓN

La reproducción se ve influida por factores externos e internos de la planta. Entre los factores ambientales externos se encuentran los ciclos estacionales de la temperatura, el fotoperíodo, las precipitaciones, la humedad y el viento, que ejercen un marcado control sobre la fisiología de los procesos reproductivos. Internamente, se hallan involucrados en la reproducción otros factores tales como las fluctuaciones de los niveles de carbohidratos y hormonas (Gur, 1985; Forshey y Elfving, 1989).

Las plantas se caracterizan por producir, almacenar e invertir compuestos carbonados a lo largo de su ciclo de vida (Chapin *et al.*, 2001). Todos los órganos perennes de las plantas leñosas pueden comportarse como órganos almacenadores, encontrándose las máximas concentraciones de carbohidratos de reserva en la raíces (Loescher *et al.*, 1990). Los carbohidratos de reserva juegan un rol importante y específico, como es proveer a la planta de los substratos necesarios requeridos para la respiración durante el periodo de inactividad invernal, para el rebrote en primavera, el crecimiento vegetativo, la iniciación de los primordios florales, la maduración de los frutos, y la producción de defensas (Goldschmidt y Golomb, 1982; Goldschmidt *et al.*, 1985; Cruz y Moreno, 2001; Würth *et al.*, 2005). Sin estas reservas, las plantas no serían capaces de sobrevivir bajo las condiciones imperantes en el periodo invernal y rebrotar en la siguiente primavera (McAllister y Haderlier, 1985; Cyr *et al.*, 1990).

En ambientes con estaciones definidas como el de Patagonia, los niveles de las reservas almacenadas en las plantas pueden mostrar fluctuaciones inter-estacionales e interanuales (Schulze, 1982), inducidas por la temperatura, regímenes hídricos o patrones fenológicos de las especies (Mooney y Hays, 1973; Kramer y Kozlowski, 1979). De acuerdo con Chapin *et al.* (1990), las variaciones en el nivel de las reservas carbonadas pueden reflejar: a) la acumulación pasiva (debido a una disparidad entre lo asimilado y lo invertido); b) el requerimiento metabólico y osmótico transitorio (trasporte de solutos); c) la formación de compuestos de defensas o d) el almacenamiento intencional de reservas.

Las variaciones estacionales de TNC han sido particularmente bien caracterizadas en árboles frutales, como lo es en el caso de *Citrus*, donde los niveles de los carbohidratos han sido descritos como un factor limitante para la formación de los frutos (Harley *et al.*, 1942; Golsmith y Colomb 1982). Existe evidencia de que la fructificación afecta los niveles de reservas carbonadas presentes en la planta pudiendo incluso afectar las reproducciones futuras (Stephenson, 1981; Willson, 1983; Loescher *et al.*, 1990).

En este capítulo estudié las fluctuaciones en el nivel de hidratos de carbono de reserva de ramas de *Prosopis alpataco*. La información generada en este capítulo permitiría entender la influencia de la fenología de la planta y de la producción de frutos sobre el nivel de reservas carbonadas en ramas, y los efectos que éste pudiera tener sobre variables que afectan la supervivencia del individuo y la asignación de recursos hacia destinos prioritarios (ver Capítulo 5).

4.1.1. Objetivos

- § Describir el patrón de variación del contenido de hidratos de carbono no estructurales en ramas de *P. alpataco*.
- § Relacionar el estadio fenológico de las plantas con el nivel de las reservas carbonadas.
- § Comparar el patrón de variación del contenido de hidratos de carbono no estructurales en ramas entre individuos con distinto rendimiento reproductivo (alta, baja y nula producción de frutos).

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Poblaciones y sitios experimentales

Se trabajó con las poblaciones de Pta. Ninfas y de la Estancia El Moro (ver Fig. Fig. A-SE1: Área de estudio, sitios experimentales y métodos empleados). En la población de Pta. Ninfas se seleccionaron individuos de acuerdo al número de frutos que presentaban, según la metodología empleada en Capítulo 3 de esta tesis. Para ello se midió la producción total de frutos por individuo y se establecieron dos grupos de productividad ($P < 0,01$; Tabla 4.1): alta y baja (AP y BP respectivamente, 10 reps/grupo). En la localidad de Telsen se seleccionó una población (Est. El Moro, Fig. A-EX1: Área de estudio, sitios experimentales y métodos empleados) en la cual los individuos no fructificaron debido a la masiva herbivoría floral sufrida. Se estableció así un tercer grupo de productividad nula (SP).

4.2.2. Cosechas de ramas y análisis químico

Se realizaron cosechas mensuales de ramas (producidas en la temporada de estudio) en cada uno de los individuos y poblaciones, desde el mes de marzo hasta octubre del 2003. Esta biomasa vegetativa aérea (ramas) fue llevada a estufa hasta constancia de peso (50°C) y procesada posteriormente para las determinaciones químicas TNC, para lo cual se procedió a descatar a las hojas presentes.

4.2.3. Medición del crecimiento vegetativo aéreo

Se estimó el crecimiento vegetativo aéreo en cada uno de los individuos en forma no destructiva, mediante el uso de una ecuación de regresión que relacionó significativamente las variables longitud y peso de las ramas ($Y = - 0,4558 + 0,3082 * X$, donde $Y = \text{peso}$, $X = \text{longitud}$, $r^2 = 0,7$; Agüero y Vilela, 2001).

4.2.4. Análisis estadísticos

Como la variable contenido de TNC en ramas (% peso seco) fue medida sobre una misma unidad experimental (individuo) y en distintos momentos, se obtuvieron mediciones repetidas (seriales) caracterizadas por estar correlacionadas, lo que acarrea un mismo efecto de unidad experimental. Por ello los datos fueron analizados mediante un ANOVA de medidas repetidas (Neter *et al.*, 1996).

En todos los casos se corroboró la normalidad (Test de Kolmogorov/Shapiro Willks modificado) y homogeneidad de varianza (Test de Levene). Para los análisis estadísticos se utilizaron los siguientes programas: Statistic Versión 5.0, Infostat Profesional Versión 1.0 y Microsoft Excel 2003.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Crecimiento Vegetativo

La biomasa vegetativa aérea no evidenció diferencias significativas entre los distintos grupos de productividad ($P > 0.05$; AP, BP y SP, Tabla 4.1).

Variable	Pta. Ninfas		Telsen
	AP	BP	SP
Crecimiento Vegetativo ($g \cdot 0,25m^{-2}$)	39,09 (7,95) a	37,74 (4,15) a	40,98 (2,83) a
Número de frutos ($0,25m^{-2}$)	32,87(2,05) b	6,2 (0,96) c	0 a

Tabla 4.1: Incremento anual de la biomasa vegetativa aérea (E.E.) y producción de frutos (E.E.) en tres poblaciones de *P. alpataco*. AP=alta productividad; BP= baja productividad y SP= sin productividad.

4.3.2. Contenido de TNC en ramas

4.3.2.1. Patrón general del contenido de TNC

Los niveles de TNC en ramas variaron significativamente a lo largo del año ($P < 0,01$, Fig. 4.1). Las máximas concentraciones de TNC se hallaron en el mes de Marzo ($P < 0,01$) y en Octubre ($P < 0,01$). Las concentraciones mínimas fueron registradas durante el periodo invernal, en los meses de Junio y Julio ($P < 0,01$).

4.3.2.2. Relación entre el rendimiento reproductivo y el contenido de TNC

Al finalizar el periodo de maduración de los frutos (Abril y Mayo), los individuos SP presentaron contenidos de TNC significativamente ($P < 0,01$) más altos que los grupos que produjeron frutos maduros, entre los cuales no se hallaron diferencias significativas (Fig. 4. 1).

A partir del mes de junio se encontró un patrón inverso al descrito anteriormente, ya que los individuos SP pasaron a tener contenidos de TNC significativamente más bajos que el resto de los grupos (AP y BP), entre los cuales no se registraron diferencias. En el mes de octubre ya no se hallaron diferencias significativas entre los tres grupos de plantas (Fig. 4.1).

Los contenidos de TNC determinados con anterioridad a la floración y al rebrote de las hojas (octubre) fueron los máximos registrados para los tres grupos analizados. No se encontraron diferencias significativas entre grupos ($P=0,2$; Fig. 4.1).

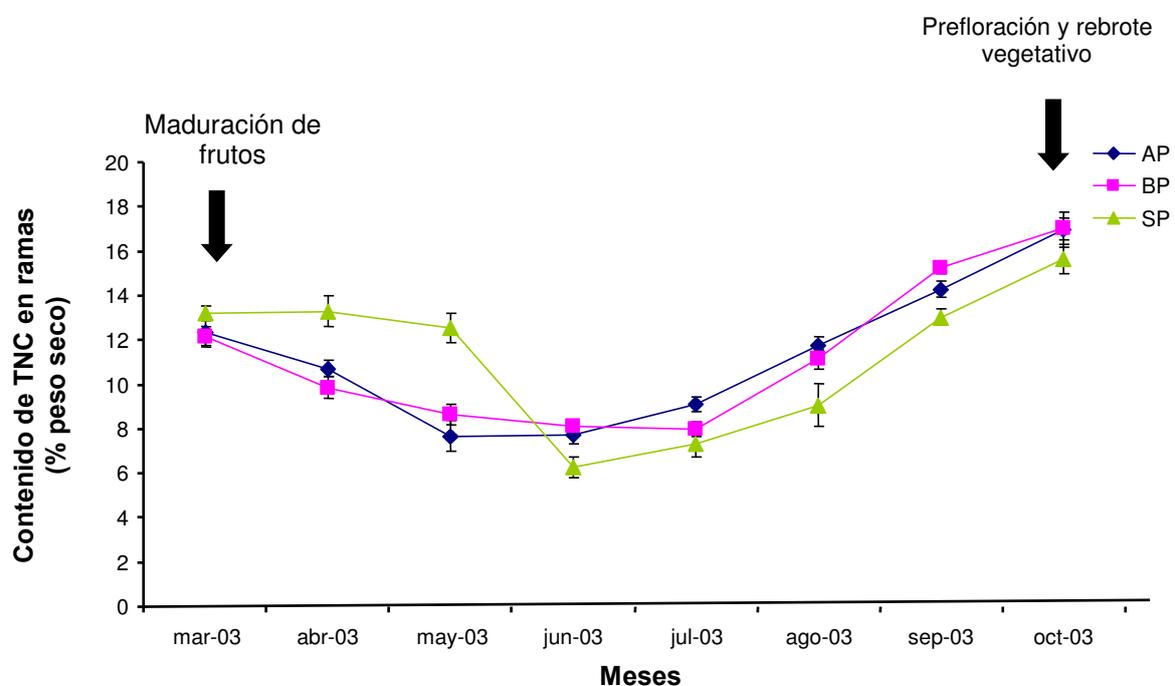


Figura 4.1: Evolución del contenido de TNC (% peso seco) en ramas de individuos de *P. alpataco* con distinto rendimiento reproductivo (AP: alta productividad, BP: baja productividad y SP: productividad nula).

4.4. DISCUSIÓN

El patrón general observado en la variación estacional del contenido de TNC en ramas de *Prosopis alata* fue similar al descrito para otras especies perennes como *Citrus sp.* (Goldschmidt y Golomb, 1982), *Populus tremuloides* (Landhausser y Leiffers, 2003) y *Erica australis* (Cruz y Moreno, 2001). El descenso en los niveles de carbohidratos observado a partir del mes de marzo hasta junio estaría vinculado con la traslocación de las reservas hacia las raíces ya que, una vez que los frutos completan su maduración, los fotoasimilados remanentes son translocados hacia raíces como reservas (Wan y Sosebee, 1990; Kozlowski, 1992; Mundell *et al.*, 2008).

El incremento observado de TNC desde el mes de agosto hasta el mes de octubre estaría asociado con el requerimiento de carbohidratos necesario para sustentar el rebrote de las nuevas hojas y el desarrollo de los primordios florales (Landhausser y Leiffers, 2003). Estos carbohidratos son movilizados desde las reservas almacenadas en raíces y translocados hacia las ramas a principios de la primavera para sustentar estas fases fenológicas (Chapin, *et al.*, 1990; Kozlowski, 1992) que en el caso de *Prosopis* ocurren simultáneamente (Simpson *et al.* 1977).

El patrón descrito para la evolución del contenido de TNC en individuos que no produjeron frutos (SP) difirió del encontrado en individuos que fructificaron (BP y AP), lo que indicaría que la producción de frutos afecta el contenido de carbohidratos de la planta. Estos resultados coinciden con los hallados en especies frutales (Goldschmidt y Golomb, 1982; Goldschmidt *et al.*, 1985; García-Luís *et al.*, 1988) donde una gran proporción de recursos es movilizada para sostener la maduración de los frutos, por lo que se describe una correlación negativa entre el nivel de carbohidratos y el rendimiento reproductivo (Loescher *et al.*, 1990; Goldshmidt, 1997). La ausencia de destinos reproductivos (frutos) en el grupo SP, probablemente haya dejado disponible una cierta cantidad de carbohidratos para otras funciones como por ejemplo la acumulación de reservas en raíces. Este punto requiere de estudios futuros. Se descartó la inversión

hacia el crecimiento vegetativo aéreo, ya que no se encontraron diferencias significativas entre los 3 grupos de plantas.

Estos resultados ponen de manifiesto que la producción de frutos altera el nivel de carbohidratos de la ramas, lo que a su vez podría afectar la supervivencia de la planta, ya que las reservas carbonadas de las ramas se emplean para que la planta rebrote en caso de pérdida catastrófica de biomasa por herbivoría u otros factores ambientales (Marquis *et al.*, 1997). Asimismo, de confirmarse en estudios próximos la translocación en otoño de reservas desde las ramas hacia las raíces, la producción excesiva de frutos un año podría provocar una limitación en la disponibilidad de reservas carbonadas necesarias para la producción de hojas e inflorescencias en la siguiente primavera (Chapin, *et al.*, 1990; Kozlowski, 1992), que en el caso de *Prosopis* ocurren simultáneamente (Simpson *et al.*, 1977).

Los resultados de este experimento, además podrían utilizarse para elegir el momento adecuado para la obtención de estacas para la propagación vegetativa de fenotipos seleccionados (Souza y Nascimento, 1984). En el proceso de enraizamiento de estacas se reconocen varias fases: la inducción, la iniciación de los primordios, y el desarrollo y especialización radical (Jarvis, 1987). Las primeras fases son dependientes de las auxinas, mientras que las últimas están íntimamente relacionadas con los carbohidratos, ya que se ha descrito una reducción en el nivel de las reservas carbonadas durante las primeras etapas de inducción y el desarrollo de raíces. Durante el desarrollo radical los contenidos de clorofila y la tasa fotosintética disminuyen, mientras que la respiración aumenta (Hatman *et al.*, 1987). Nuestros resultados sugieren que el momento óptimo para la obtención de estacas en *P. alpataco* sería principios de primavera (septiembre-octubre), previo al rebrote foliar y a la emergencia de los primordios florares, coincidiendo con el momento del año donde se registraron los mayores contenidos de TNC en ramas.

Capítulo 5

Relaciones de compromiso entre reproducción,
crecimiento, TNC y defensas en *P. denudans*

5.1. INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de recursos en las comunidades vegetales naturales rara vez es la óptima. Las plantas se hallan la mayor parte del tiempo bajo condiciones de estrés por lo que han desarrollado una serie de mecanismos que les permiten sobrevivir y reproducirse en un ambiente sub-óptimo (Chapin, 1991). La partición preferencial de fotoasimilados hacia estructuras y funciones que tiendan a incrementar la eficiencia de captura de los recursos limitantes es uno de los principales mecanismos a través de los cuales las plantas ajustan su metabolismo ante los desbalances en la disponibilidad ambiental (Chapin, 1987).

Las teorías de la historia de vida (Gadgil y Bosset, 1970; Stearns, 1976 y 1989) y de la partición óptima (Harper, 1967; Bloom *et al.*, 1985, Coleman y McConnaughay, 1995) asumen que los organismos disponen de una cantidad limitada de recursos que deben ser divididos entre las principales funciones (crecimiento, reproducción, almacenaje, reservas y defensas), generándose así relaciones de compromiso (trade-offs) entre las mismas (Bazzaz *et al.*, 1987). Dado que los destinos son mutuamente excluyentes los recursos destinados a una función o estructura, no están disponibles para otra (Reekie y Bazzaz, 1987 a-c). Este compromiso entre la partición de recursos hacia una u otra función ha sido descrita en numerosas ocasiones, por ejemplo, frecuentemente se encuentra una relación inversa entre la tasa de crecimiento relativa y la producción de defensas (Mooney y Gulman, 1982), entre el crecimiento vegetativo y el reproductivo (Reekie y Bazzaz; 1987a; Kozlowski, 1992; Reekie, 1997), entre la producción de estructuras reproductivas y la acumulación de reservas (Doughty *et al.*, 1997), y entre el esfuerzo reproductivo anual y la supervivencia futura del individuo (Stearns, 1989).

La alteración de la relación fuente-destino, por ejemplo a través de la defoliación, es una forma de inducir las relaciones de compromiso entre funciones. Se ha encontrado que las plantas sometidas a un cierto grado de defoliación modifican su patrón de partición debido a la competencia que se genera entre las distintas funciones por la

limitante cantidad de carbohidratos que se encuentra disponible (Lubbers y Lechowics, 1989; Obeso 1993). Debido a esto, se ha utilizado ampliamente a la defoliación como método experimental para manipular el nivel de hidratos de carbono en las plantas (Shea *et al.*, 1989; Obeso, 1993; Marquis *et al.*, 1997; Obeso, 1998; Estiarte *et al.*, 1999).

Las respuestas de las plantas a la pérdida de superficie foliar varía ampliamente entre especies, dependiendo del nivel de defoliación (Belsky, 1986 y 1987; Mc Naughton, 1986; Poorter, 1989), pudiendo ser las mismas: *neutras*, *negativas* o *positivas* (Marquis, 1984; Maschinski *et al.*, 1989; Obeso, 1998; Lehtila *et al.*, 1999). A su vez, las repuestas pueden ser *directas* (afectan la producción actual de fotoasimilados) o *indirectas*, ej. inducción o mantenimiento de mecanismos de defensa (Marquis, 1984; Paige y Whitham, 1987; Bergelson y Crawley, 1992; Obeso 1993; Haukioja y Koricheva, 2000) y manifestarse a *corto* o a *largo plazo* (Obeso, 1993; Thalmann *et al.*, 2003). La mayoría de los estudios analizan sólo la respuesta inicial al ataque de los herbívoros, es decir las reacciones generadas durante la misma temporada del impacto, sin tenerse en cuenta que las respuestas de compensación puedan manifestarse a largo plazo, en temporadas de crecimiento posteriores al evento (Crawley, 1985; Obeso, 1993; Kaitaniemi *et al.*, 1999; Cobb *et al.*, 2002; García y Ehrlén, 2002).

Entre los efectos de la defoliación a corto plazo y dependiendo del recurso ambiental que provoca el estrés y de su intensidad (Diemer, 1998; Wright *et al.*, 2002) se encuentra, una reducción de los niveles de hidratos de carbono no estructurales almacenados en raíces (Canham *et al.*, 1999; Wyka, 1999), un incremento en el nivel del contenido de metabolitos secundarios (alcaloides, taninos, fenoles y terpenos (Estiarte y Gowda, 1997; Pañuelas, 1999; Boege, 2005) y un desarrollo de defensas físicas o morfológicas (espinescencia, pubescencia y esclerofilia; Stocker, 1931; Wink, 1988; Hanley *et al.*, 2006).

Entre las respuestas a la defoliación a largo plazo, en las plantas leñosas se encuentran una disminución en el crecimiento vegetativo y la reproducción (Kobe, 1997; Sacchi y Connoer, 1999; Goheen *et al.*, 2007;). La probabilidad de florecer y la

maduración de los frutos de plantas defoliadas pueden ser negativamente afectadas en las temporadas siguientes como respuesta a la perturbación (Lubbers y Lechowicz, 1989; Primack *et al.*, 1994; Marquis *et al.*, 1997).

En este capítulo realicé un experimento manipulativo de reducción de fuente de fotoasimilados, a través de la aplicación de tratamientos de defoliación en individuos pertenecientes a una población natural de *P. denudans*, y evalué los efectos de la remoción foliar a corto y largo plazo (tres temporadas de crecimiento).

5.1.1. Objetivos

- § Caracterizar las respuestas a la defoliación manifestadas a corto y a largo plazo en *Prosopis denudans*.
- § Detectar la existencia de relaciones de compromiso (trade-offs) entre reproducción, crecimiento, acumulación de reservas carbonadas y defensas en *P. denudans*.

5.1.2. Hipótesis y predicciones

Respuestas a corto plazo

Hipótesis 1

La alteración de la relación fuente-destino generada a través de la remoción de las hojas provocará la utilización de reservas carbonadas para funciones habitualmente sustentadas por la fotosíntesis actual.

Predicción 1

El contenido de reservas carbonadas de la raíz descenderá al final de la temporada de crecimiento en los individuos sometidos a los niveles más severos de defoliación, debido a la producción de estructuras reproductivas y el crecimiento.

Hipótesis 2

La respuesta inmediata a la defoliación será una asignación preferencial de recursos hacia la producción de defensas químicas y estructurales que tiendan a reducir la palatabilidad de las hojas rebrotadas.

Predicción 2

Se espera un incremento en la concentración de metabolitos secundarios (fenoles) y en el grado de esclerofila (LMA) de las hojas producidas después de la defoliación.

Respuestas a largo plazo

Hipótesis 3

Existe una correlación positiva entre el contenido de reservas carbonadas acumuladas en la raíz durante una temporada de crecimiento y la producción de estructuras reproductivas y el crecimiento vegetativo de la siguiente temporada.

Predicción 3

En los individuos en que se haya cumplido la predicción 1 (descenso en el contenido de reservas carbonadas en la raíz) durante el año de aplicación de los tratamientos de defoliación, se verificará una disminución en la producción de inflorescencias y en el crecimiento vegetativo de la siguiente temporada de crecimiento.

5. 2. MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Población y sitio de estudio

Se realizó un experimento de remoción de hojas sobre individuos de una población natural de *Prosopis denudans* ubicada en la Estancia “Santa Isabel” (Bahía Engaño, Departamento Rawson, Fig. A-SE1: “Área de estudio, sitios experimentales y métodos empleados”). Se seleccionaron 40 individuos adultos de *P. denudans* de similar altura y diámetro, que fueron asignados al azar a cada uno de los cuatro tratamientos de defoliación (10 reps/tratamiento):

- **0% def:** control.
- **33% def.:** defoliación mecánica de 1/3 de las hojas.
- **66% def.:** defoliación mecánica de 2/3 del las hojas.
- **100% def:** defoliación mecánica de la totalidad de las hojas.

Las defoliaciones se realizaron en forma manual (Fig. 5.1). Los tratamientos fueron aplicados durante la temporada de crecimiento 2001-2002 y sus efectos fueron evaluados durante la temporada de aplicación y las dos temporadas siguientes (2002/2003 y 2003/2004).

La primera defoliación se realizó el 30 de octubre de 2001. La segunda defoliación se realizó el 6 de diciembre de 2001. Se tomó como criterio para decidir el momento de aplicación la presencia de hojas completamente expandidas en más de un 50% del total de individuos bajo el tratamiento de 100% de defoliación.



Figura 5.1: Individuo de *P. denudans* después de la aplicación del tratamiento de 100% def. junto al material foliar recolectado para su posterior análisis.

5.2.2. Variables medidas

Reservas carbonadas: Se determinó el contenido de hidratos de carbono de reserva (TNC) mediante el método colorimétrico de Antrona (Yemm y Willis, 1954) en ramas cosechadas: 1) con anterioridad a la aplicación de los tratamientos (Pre-defoliación: 15-sep. 2001); 2) en el momento de la primera defoliación (Defoliación 1: 20-oct. 2001.); 3) en la segunda defoliación (Defoliación 2: 06-dic. 2001); 4) al finalizar la primera temporada de crecimiento (Post-defoliación: 22-Marzo 2002) y 5), 6), 7) y 8) al principio (sep.) y final (abr.) de las temporadas de crecimiento siguientes a la aplicación de los tratamientos. También se analizó el contenido de TNC de raíces secundarias (5rep/trat) de un grosor de entre 0,7-1,5 cm de diámetro, cosechadas al finalizar las temporadas 2001/2002 y 2002/2003.

Defensas estructurales: El material foliar removido para cada uno de los tratamientos fue pesado y secado a estufa (50 °C) hasta constancia de peso y posteriormente escaneado. No se requirió hidratación previa ya que el área foliar en todos los casos fue menor a 10 m².kg⁻¹ (Garnier *et al.*, 2001). Mediante el programa Image Tool 2.0 se midió el área foliar (m²). Se calculó el área foliar por unidad de masa (LMA) “considerado como un índice de esclerofila (Gratani y Varone, 2003; Bertiller *et al.*, 2006) calculado como 1/SLA de acuerdo a Hanley *et al.* (2007)”.

Composición química foliar: Se realizaron determinaciones químicas de nitrógeno y fenoles. El contenido de fenoles se estimó por medio del método de Waterman y Mole (1994). Debido a las controversias existentes en cuanto al estándar adecuado para la comparación de fenoles, los contenidos de estos compuestos se presentan como valores de absorbancia a una concentración fija (1.7 mg/ml). Las determinaciones de nitrógeno foliar fueron realizadas utilizando el método Kjeldahl (Nelson y Sommers, 1973), para la cuales se empleó un sistema digestor (Selecta) con una unidad de destilación (Selecta, Modelo Pro-Nitro I). Para la medición de estas variables foliares, al momento de la 1ra. y 2da. defoliación se procedió a cosechar 10 hojas de cada uno de los individuos bajo

tratamiento. Se utilizaron para ambos análisis químicos, solo los folíolos descartándose los respectivos raquis.

Crecimiento: El crecimiento vegetativo aéreo fue estimado en forma no destructiva para la temporada de crecimiento anterior a la aplicación de tratamientos (2000/2001) y luego en el mes de abril, a fin de cada una de las temporadas de crecimiento analizadas (10 ind/trat). Para ésta estimación se usó de una ecuación de regresión que relacionó significativamente ($P < 0.01$) las variables longitud y peso de las ramas ($y = -0,242 + 0,1x$, $r^2 = 0,9$; donde $y = \text{peso}$ y $x = \text{longitud}$; Agüero y Vilela 2001). El crecimiento se estimó como el incremento anual de la biomasa vegetativa de acuerdo a Reekie y Bazzaz (1987), modificado según Kozlowski y Pallardy (1997).

Reproducción: La biomasa reproductiva se cuantificó en términos de inflorescencias y frutos maduros. Se hizo el recuento del número de inflorescencias presentes en una superficie de 0.4m^2 . Las inflorescencias fueron cosechadas (5 rep/individuo, 10 rep/tratamiento), secadas en estufa hasta constancia de peso (50°C) y finalmente pesadas.

5.2.3. Análisis estadísticos

El crecimiento vegetativo aéreo, el contenido de TNC en ramas (septiembre y abril) y la producción de estructuras reproductivas (inflorescencias) fueron medidos sobre la misma unidad experimental (individuo) en distintos momentos. Se obtuvieron mediciones repetidas (seriales) caracterizadas por estar correlacionadas, acarreado un efecto de unidad experimental (Modelos Estadísticos, UBA-2004; Infostat, 2002). Las medidas repetidas en el tiempo fueron analizadas como perfiles multivariados, donde las respuestas observadas en cada momento de tiempo representaron las variables de análisis (ANOVA de medidas repetidas).

El análisis de las diferencias entre los niveles de defoliación (0% def, 33% def, 66% def y 100% def) para una misma fecha y entre las temporadas de crecimiento estudiadas (2001/2002, 2002/2003 y 2003/2004) se realizó mediante un ANOVA.

El efecto de los distintos niveles de defoliación y los periodos de crecimiento analizados sobre las variables de crecimiento (vegetativo y reproductivo) y el contenido de TNC (ramas y raíz) se analizó mediante un análisis de regresión. Para este análisis, las plantas fueron agrupadas en control (0% def.) y defoliadas (33%+66%+100% def.).

En todos los casos se corroboró la normalidad (Test de Kolmogorov/Shapiro Willks modificado) y la homogeneidad de varianza (Test de Levenne). En los casos en que los datos no cumplían los requisitos, fueron transformados (Neter *et al.*, 1996). Se utilizaron los siguientes programas estadísticos: Statistica Versión 5.0 e Infostat Profesional Versión 1.0 (2002).

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Respuesta a corto plazo (Temporada de crecimiento 2001-2002)

5.3.1.1 Reservas carbonadas

5.3.1.1.1. Contenido de TNC en ramas (análisis entre tratamientos)

El contenido de TNC en ramas difirió significativamente entre tratamientos para todas las fechas analizadas. En pre-defoliación, los individuos seleccionados al azar para ser sometidos al tratamiento 100% def mostraron un contenido de TNC en ramas superior a los individuos control. Al momento de la aplicación de la primera defoliación, el patrón encontrado en pre-defoliación se invirtió (Tabla 5.1). Estos resultados son previos a la aplicación de tratamientos y por lo tanto no son imputables al experimento manipulativo de remoción de hojas. A fin de evitar los posibles efectos del contenido pre-defoliación sobre los contenidos de TNC posteriores, se compararon las medias de cada uno de los tratamientos para cada fecha mediante un ANCOVA usando como covariable el contenido de TNC pre-defoliación (Tabla 5.1, columna A1:ANCOVA). Los resultados de el ANCOVA indicaron que el contenido de TNC pre-defoliación no está relacionado con la variable respuesta en la primera y segunda defoliación (Tabla 5.1, columna Covar., A1:ANCOVA), por lo cual se procedió a realizar un ANOVA. Este análisis mostró que en la primera y segunda defoliación el contenido de TNC en ramas de los individuos sometidos al 100% def. fue significativamente inferior al de los controles (Tabla 5.1, columna A3:ANOVA).

En la instancia de post-defoliación, se halló un efecto significativo del tratamiento y de la covariable (Tabla 1, columnas trat. y covar., A1:ANCOVA) que confirmó que el nivel de TNC en las ramas de los controles fue significativamente superior al de las plantas sometidas a 100% de defoliación. El análisis de medias corregidas confirmó el efecto del tratamiento (Tabla 5.1, Columna A2: medidas corregidas).

5.3.1.1.2. Contenido de TNC en ramas (análisis entre fechas)

El análisis de medidas repetidas mostró que el contenido de TNC en ramas difirió significativamente entre fechas para todos los tratamientos (Tabla 5.1, fila B: medidas repetidas). El descenso del contenido de TNC 1ra. def. respecto al registrado al momento de pre-def. fue significativo para todos los tratamientos con excepción de los controles (Tabla 5.1, ver letras cursivas entre filas de una misma columna).

Al momento de la 2da. def., el control y el tratamiento menos severo (33% def.) habían recuperado el nivel de TNC registrado en pre-def., mientras que los tratamientos más severos no lo lograron (66% y 100% def., Tabla 5.1). Los individuos del 66% def. lograron recuperar en post-def. los niveles de TNC medidos en pre-def., mientras que en los del 100% el nivel de TNC en post-def. no sobrepasó el 65% del contenido inicial (Tabla 5.1).

5.3.1.1.3. Contenido de TNC en raíces

El contenido de TNC en raíces medido al finalizar la temporada de crecimiento 2001-2002 difirió significativamente entre tratamientos ($P < 0,01$; Fig. 5.2). Los individuos control (0% def.) tuvieron un contenido de TNC significativamente superior al hallado en los individuos sometidos a los tratamientos más severos de defoliación (100% y 66% def.). No se encontraron diferencias en el contenido de TNC entre las plantas bajo el 100% y 66% def., ni entre 0% y 33% def. ($P > 0,05$).

A- Análisis entre tratamientos y B- entre fechas										
		Contenido de TNC ramas (% peso seco) medias (E.S) sin transformar				A1: ANCOVA (Covariable: TNC pre-def)			A2: Medias corregidas	A3: ANOVA
		0% def.	33% def.	66% def.	100% def.	Trat.	Covar .	Trat x covar.	F	F
Pre-defoliación		6.70 (0.54) <i>a ab</i>	6.74(0.40) <i>ab b</i>	8.36(0.94) <i>ab b</i>	8.74(0.46) <i>b b</i>	-	-	-	-	3.20**
Defoliación 1		5.66 (0.25) <i>c a</i>	4.48(0.19) <i>ab a</i>	5.32(0.24) <i>bc a</i>	4.46 (0.23) <i>a a</i>	7.32***	0.57 ^{ns}	1.43 ^{ns}	-	7.22***
Defoliación 2		9.58 (1.31) <i>b b</i>	6.71 (0.7) <i>ab b</i>	5.64(0.35) <i>a a</i>	5.68(0.48) <i>a a</i>	3.15*	0.10 ^{ns}	1.4 ^{ns}	-	4.02*
Post-defoliación		8.23 (0.78) <i>b ab</i> <u>7.84</u>	7.75 (0.8) <i>ab b</i> <u>7.4</u>	8.90(0.56) <i>b b</i> <u>9.18</u>	5.51(0.54) <i>a a</i> <u>5.94</u>	4.36*	4.29*	1.30 ^{ns}	4.25***	-
B: ANOVA (Medidas repetidas)	F	3.32**	6.17*	10.68*	10.9**					

Tabla 5.1: Comparación de los contenidos medios (E.E.) de TNC (% peso seco) en ramas medidos durante la temporada de crecimiento 2001-2002. **A(1-3):** Análisis de la varianza entre tratamientos para una misma fecha (ANOVA y ANCOVA). Los resultados del ANCOVA para los efectos del tratamiento de defoliación sobre el contenido de TNC en ramas utilizó como covariable el contenido de TNC pre-defoliación. **B:** Análisis de la varianza de medidas repetidas. Se comparan diferencias entre fechas para un mismo tratamiento (ANOVA). Los valores de TNC fueron transformados mediante la aplicación de logaritmo para cumplir con los supuestos del análisis de la varianza. Letras normales distintas entre columnas indican diferencias significativas ($P < 0.01$) entre tratamientos para una misma fecha (ver F en ANOVA entre tratamientos). Letras *cursivas* distintas entre filas indican diferencias significativas entre fechas para un mismo tratamiento (ver F en ANOVA de medidas repetidas). Los números subrayados corresponden a las medias corregidas.

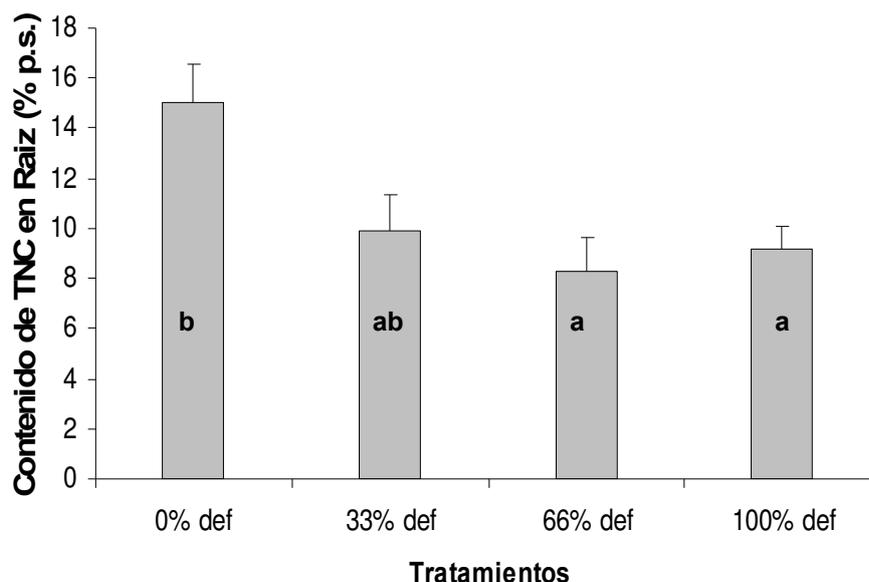


Figura 5.2: Contenido de TNC (% p.s.) en raíces determinado a fines de la temporada de crecimiento 2001-2002 en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación.

5.3.1.2. Defensas estructurales y composición químicas de las hojas

El índice de esclerofila (LMA) calculado sobre el material proveniente de la primera defoliación no presentó diferencias significativas ($P=0,8$; $F=0,6$; Tabla 5.2) entre tratamientos. En la segunda defoliación, los individuos sometidos a los mayores niveles de remoción foliar (tratamientos del 66% y 100% def) presentaron hojas con valores de LMA significativamente ($P=0,04$, $F=2,9$; Tabla 5.2) mayores que los controles (0% def).

Los individuos control (0% def) y los sometidos a la defoliación del 33% no presentaron diferencias significativas entre fechas ($P=0,08$, $F=3,66$ y $P=0,15$, $F=2,28$; respectivamente, Tabla 5.2). En los individuos sometidos a los tratamientos del 66% y 100% de defoliación, el LMA aumentó significativamente entre la 1ra y la 2da defoliación ($P<0,01$, $F=17,48$ y $P=0,03$ y $F=6,7$ respectivamente, Tabla 5.2).

Defoliación	Control (0% def)	33% def	66% def	100 % def
1ra (oct-2001)	0,14 (0,01) a a	0,16(0,01) a a	0,15(0,01) a a	0,15 (0,02)a a
2da(dic-2001)	0,16(0,01)a a	0,17(0,01) ab a	0,19(0,01) b b	0,18(0,01) b b

Tabla 5.2: Valores medios (E.E.) del LMA (kg.m^{-2}) determinado en hojas provenientes de individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación durante la temporada 2001/2002. Letras normales distintas entre columnas indican diferencias significativas ($P < 0,01$) entre tratamientos para una misma fecha. Letras *cursivas* distintas entre filas indican diferencias significativas entre fechas para un mismo tratamiento.

El contenido de nitrógeno de los folíolos disminuyó ($P < 0,01$) entre la primera y la segunda defoliación en todos los tratamientos. No se hallaron diferencias significativas entre tratamientos para ninguna de las fechas analizadas (Tabla 5.3).

El contenido de fenoles de los folíolos aumentó significativamente entre la primera y la segunda defoliación ($P < 0,01$), en todos los tratamientos. No se hallaron diferencias entre tratamientos para ninguna de las fechas analizadas (Tabla 5.3).

Variable	Defoliación	33% def	66% def	100% def
Nitrógeno (% peso seco)	1º def	2.86 (0.18) a b	2.79 (0.07) a b	3.1 (0.12) a b
	2º def	2.02 (0.06) a a	2.04 (0.08) a a	2.2 (0.17) a a
Fenoles (absorbancia)	1º def	0.67 (0.09) a a	0.59 (0.11) a a	0.6 (0.08) a a
	2º def	1.13 (0.08) a b	1.13 (0.1) a b	1.37 (0.17) a b

Tabla 5.3: Valores medios (E.E.) del contenido de nitrógeno y fenoles determinados en folíolos provenientes de individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación durante la temporada 2001/2002. Letras normales distintas entre columnas indican diferencias significativas ($P < 0,01$) entre tratamientos para una misma fecha. Letras *cursivas* distintas entre filas indican diferencias significativas ($P < 0,01$) entre fechas para un mismo tratamiento.

5.3.1.3. Crecimiento

No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en la biomasa vegetativa aérea producida durante la temporada de crecimiento 2001-2002 ($P=0,3$, $F=1,55$, Tabla 5.4). Todos los individuos produjeron una cantidad de biomasa vegetativa significativamente ($P<0,01$) menor a la producida durante la temporada anterior a la defoliación (2000-2001, Tabla 5.4).

5.3.1.4. Reproducción

La producción de biomasa reproductiva ($\text{g inflorcencias} \cdot 0,4\text{m}^2$) no difirió significativamente entre tratamientos de defoliación ($P=0,44$, $F=1,5$, Tabla 5.4). Todos los individuos florecieron durante esta temporada (2001-2002), pero no todos produjeron frutos maduros. En el tratamiento control se encontró el mayor porcentaje de individuos (60%) con frutos maduros, mientras que en los restantes tratamientos el porcentaje osciló entre el 10% y el 30% (Tabla 5.8).

Variable/Tratamiento	0% def	33% def	66% def	100% def
Crecimiento Vegetativo ($\text{g} \cdot 0,4\text{m}^2$) 2000-2001	74,12(10,3) <i>a b</i>	76,85(12,11) <i>a b</i>	78,25(15,63) <i>a b</i>	120,26(42,61) <i>a b</i>
Crecimiento Vegetativo ($\text{g} \cdot 0,4\text{m}^2$) 2001-2002	9,11 (2,26) <i>a a</i>	8,99 (2,22) <i>a a</i>	7,81 (2,22) <i>a a</i>	15,14 (3,62) <i>a a</i>
Biomasa Reproductiva ($\text{g inflsc} \cdot 0,4\text{m}^2$)	33,58(5,73) <i>a</i>	25,9(7,10) <i>a</i>	28,59(6,36) <i>a</i>	16,52(3,65) <i>a</i>

Tabla 5.4: Valores medios (E.E.) del crecimiento vegetativo y reproductivo medido en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación (2001/2002). Letras normales distintas entre columnas indican diferencias significativas ($P<0,01$) entre tratamientos para una misma fecha. Letras *cursivas* distintas entre filas indican diferencias significativas ($P<0,01$) entre fechas para un mismo tratamiento.

5.3.1.5. Relaciones entre variables (0% def. vs 33%+ 66%+100% def.)

Una relación negativa ($p < 0,01$) entre el crecimiento vegetativo aéreo y la producción de biomasa reproductiva (g inflorescencias) fue encontrada para el grupo de las plantas defoliadas (Tabla 5.5), en tanto que en las plantas control (0% def.) la relación hallada no fue significativa (Tabla 5.5). El contenido de TNC en ramas pre-defoliación no se relacionó significativamente con la producción de biomasa reproductiva (g inflorescencias) ni con el crecimiento vegetativo aéreo para ninguno de los dos grupos de plantas analizadas (Tabla 5.5). Sin embargo el contenido de TNC en ramas post-defoliación medido en las plantas defoliadas se relacionó negativamente ($p < 0,01$) con el crecimiento vegetativo. La biomasa de inflorescencia producida no se relacionó con el contenido de TNC post-def (Tabla 5.5). Por el contrario, la relación entre TNC ramas post-def y el crecimiento vegetativo no fue significativa ($P = 0,76$, Tabla 5.5). Por otra parte, el contenido de TNC medido en raíces a fines de la temporada de estudio (2001/2002) y el LMA no se relacionaron con la producción de inflorescencias ni con el crecimiento vegetativo para ninguno de los dos grupos de plantas (Tabla 5.5).

	Control (0% def.)		Defoliadas (33%+66%+100% def.)	
	R ²	p	R ²	p
Biomasa Reproductiva vs. Crecimiento Vegetativo	0,18	0,23	- 0,29	<0.01
TNC rama pre-def vs. Crecimiento Vegetativo	0,05	0,52	0,02	0,41
Biomasa Reproductiva vs. TNC rama pre-def.	0,24	0,5	0,01	0,55
TNC rama post-def vs. Crecimiento Vegetativo	3,8E-04	0,76	- 0,23	<0.01
Biomasa Reproductiva vs. TNC rama post-def.	0,35	0,07	0,08	0,13
Crecimiento Vegetativo vs. TNC raíz	0,83	0,09	6,7E-05	0,97
Biomasa Reproductiva vs. TNC raíz	0,03	0,84	2,0E-0.4	0,96
Biomasa Reproductiva vs. LMA	0,03	0,64	0,02	0,49
Crecimiento Vegetativo vs. LMA	0,03	0,61	3,1E-0.3	0,78

Tabla 5.5: Regresiones entre las diferentes variables medidas en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos niveles de defoliación durante la temporada 2001/2002. Las plantas fueron agrupadas para su análisis en plantas control (0% def.) y defoliadas (33%+66% y 100% def.).

5.3.2. Respuesta a largo plazo (Temporadas de crecimiento 2002/2003 y 2003/2004)

5.3.2.1 Reservas carbonadas

5.3.2.1.1. Contenido de TNC en ramas al inicio de la temporada de crecimiento (Sept.)

En septiembre de 2001, fecha anterior a la aplicación de la primera remoción de hojas, se hallaron diferencias significativas ($P=0,03$) entre tratamientos en el contenido de TNC no imputables al efecto experimental. Por esta razón para el análisis se realizó un ANCOVA empleando como covariable el contenido inicial de TNC en ramas (Sep-2001). No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en ninguno de los dos años siguientes a la aplicación del tratamiento (Tabla 5.6; A1: columna trat. y covar.).

El ANOVA de medidas repetidas reveló que en los tratamientos más severos de remoción foliar (66% def. y 100% def., Tabla 5.6) los valores de TNC disminuyeron significativamente ($P<0,01$) luego de la aplicación de los tratamientos, mientras que para los otros dos tratamientos (control y 33% def) no hubo diferencias significativas entre temporadas (Tabla 5.6, Fila B: Anova).

5.3.2.1.2. Contenido de TNC en ramas a fin de la temporada de crecimiento (Abril)

El contenido de TNC en ramas medido en Abril de 2002 difirió entre tratamientos (Tabla 5.7, A1: columna trat.) siendo afectado significativamente por el contenido de TNC Sept-2001 (Tabla 5.7, A1: columna: covar.), lo que confirmó la existencia de diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 5.7, columna A2).

El análisis entre fechas para un mismo tratamiento (ANOVA de medidas repetidas) indicó que los individuos bajo los tratamientos control, 33% def y 100% def no variaron significativamente su contenido de TNC en ramas entre temporadas (Tabla 5.7), en tanto que el contenido de TNC disminuyó significativamente en los individuos sometidos a 66% def. y al 0% def., entre abril de 2002 y abril 2003 (Tabla 5.7).

		Tratamientos				A1: ANCOVA (Covariable: TNC Sept 2001)			A2: ANOVA entre tratamientos
		0% def	33% def	66% def	100% def.	Trat.	covar	Trat x covar.	F
Sept-2001		6,70 (0,54) <i>a a</i>	6,74 (0,41) <i>ab a</i>	8,36 (0,94) <i>ab b</i>	8,74 (0,47) <i>b b</i>	-			2,94*
Sept-2002		5,75 (0,39) <i>a a</i>	6,4 (0,42) <i>a a</i>	5,87 (0,35) <i>a a</i>	5,18 (0,29) <i>a a</i>	1,38 ^{ns}	0,71 ^{ns}	0,33 ^{ns}	1,91 ^{ns}
Sept-2003		5,56 (0,18) <i>a a</i>	5,7(0,31) <i>a a</i>	6,05(0,2) <i>a a</i>	5,74 (0,22) <i>a a</i>	0,17 ^{ns}	0,98 ^{ns}	0,87 ^{ns}	1,2 ^{ns}
B: ANOVA (Medidas repetidas)	F	2,17 ^{ns}	1,98 ^{ns}	5,38*	25,48***				

Tabla 5.6: Comparación de los valores medios (E.E.) del contenido de TNC medido en ramas al principio de las temporadas de crecimiento (Septiembre, durante tres años consecutivos) en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación. A: Análisis de la varianza entre tratamientos para una misma fecha (A1-ANCOVA y A2- ANOVA). B- Análisis de la varianza para un mismo tratamiento entre fechas (ANOVA de medidas repetidas). Letras normales distintas entre columnas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos para una misma temporada. Letras *cursivas* distintas entre filas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre temporadas para un mismo tratamiento. El análisis realizado entre tratamientos (ANCOVA) indicó que el contenido de TNC en ramas medido en Abril del 2003 no fue afectado por el contenido inicial de TNC (Tabla 5.7, A1: columna covar.), por lo que se procedió a realizar un ANOVA. No hubo diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 5.7, A3).

5.3.2.1.3. *Contenido de TNC en las raíces*

Dieciocho meses después de la aplicación de la defoliación (Abril 2003), las diferencias no fueron significativas entre tratamientos, si bien los individuos control (0% def.) mostraron una tendencia ($P=0,09$) a un mayor contenido de TNC (Tabla 5.8). No se hallaron diferencias significativas entre las temporadas de crecimiento analizadas (2001/2002 y 2002/2003) para ninguno de los tratamientos ($P=0,4$; Tabla 5.8).

5.3.2.2. Crecimiento

El crecimiento vegetativo aéreo no fue afectado por los distintos tratamientos de defoliación aplicados. No hubo diferencias significativas entre temporadas para un mismo tratamiento ni entre tratamientos para una misma temporada (Tabla 5.8).

		Tratamientos				A1: ANCOVA (Covariable: TNC Sept 2001)			A2: Medias Correg.	A3: ANOVA entre trat.
		0% def	33% def	66% def	100% def	Trat	covar	Trat x covar.	F	F
Abril -2002		8,23 (0,78) ab <i>b</i> <u>7,86</u>	7,75 (0,8) ab <i>a</i> <u>7,4</u>	8,90 (0,56)b <i>b</i> <u>9,18</u>	5,51 (0,54) a <i>a</i> <u>5,94</u>	4,25*	5,10*	0,42 ^{ns}	3,35*	-
Abril-2003		6,22 (0,36) a <i>a</i>	6,54 (0,31) a <i>a</i>	6,51 (0,4) a <i>a</i>	6,57 (0,34) a <i>a</i>	0,11 ^{ns}	0,87 ^{ns}	1,52 ^{ns}		0,18 ^{ns}
B: ANOVA (Medias repetidas)	F	9,62*	4,30 ^{ns}	10,24*	3,37 ^{ns}					

Tabla 5.7: Comparación de los valores medios (E.E.) del contenido de TNC medido en las ramas a fines de temporada (Abril) en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación. A: Análisis de la varianza entre tratamientos para una misma fecha (1 y 2-ANCOVA y 3- ANOVA). B- Análisis de la varianza para un mismo tratamiento entre fechas (ANOVA de medidas repetidas). Letras normales distintas entre columnas de una misma fila, indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos para una misma temporada. Letras *cursivas* distintas entre filas indica diferencias significativas ($P < 0,05$) entre temporadas para un mismo tratamiento. Los números subrayados corresponden a las medias corregidas.

5.3.2.3. Reproducción

En las dos temporadas de crecimiento posteriores a la de aplicación de los tratamientos de defoliación, los controles produjeron una biomasa reproductiva mayor ($P < 0,01$) que los individuos bajo los tratamientos del 66% y 100% de defoliación y sin diferencias con los del 33% def. (Tabla 5.8). La comparación entre años de la producción de inflorescencias indicó que en todos los tratamientos se produjo una disminución significativa entre la primera y la segunda temporada de estudio incluyendo a los individuos control (Tabla 5.8).

En la primavera siguiente a la defoliación (Sept-2002), la proporción de individuos que florecieron en el tratamiento 100% def fue notablemente menor a la del año anterior, mientras que en los individuos sometidos a otros tratamientos la disminución no fue tan severa (Tabla 5.8). Dos años después de la aplicación de los tratamientos (primavera 2003) aumentó la proporción de individuos que florecieron en el tratamiento 100% con respecto al año anterior, aunque los valores hallados siguieron por debajo de los controles y de la proporción inicial (100%; Tabla 8).

A fines de la temporada de crecimiento durante la cual se aplicaron los tratamientos (marzo 2002) los individuos control fructificaron en mayor proporción que los individuos defoliados (Tabla 5.8). En marzo de 2003, se observó una disminución de la fructificación, aún en los individuos control. Ninguno de los individuos defoliados fructificó (Tabla 5.8). Dos años después de la aplicación de los tratamientos, los individuos bajo el 100% def continuaron sin fructificar, mientras que se observó la presencia de frutos maduros en algunos de los individuos bajo los restantes tratamientos (Tabla 5.8)

		Tratamientos			
		0% def (Control)	33% def	66% def	100% def
TNC en Raíz (% peso seco).	2001/2002	15.02(1.5) <i>b a</i>	9.92(1.44) <i>a a</i>	8.25(1.41) <i>a a</i>	9.22(0.89) <i>a a</i>
	2002/2003	15,75 (1,27) <i>a a</i>	12,54(1,15) <i>a a</i>	12,35 (1,24) <i>a a</i>	11,15 (0,9) <i>a a</i>
Crecimiento Vegetativo aéreo (g ramas *0.4m ²)	2001/2002	9,11 (2,26) <i>a a</i>	8,99 (2,22) <i>a a</i>	7,81(2,22) <i>a a</i>	15,14 (3,62) <i>a a</i>
	2002/2003	10,94 (2,62) <i>a a</i>	9,93 (2,37) <i>a a</i>	7,26 (2,08) <i>a a</i>	13,06 (6,37) <i>a a</i>
	2003/2004	9,78 (2,18) <i>a a</i>	12,57 (2,83) <i>a a</i>	9,39 (2,82) <i>a a</i>	16,93 (4,3) <i>a a</i>
Producción de Est. Reproductivas (g. inflsc*0.4m ²)	2001/2002	33,58 (5,73) <i>a b</i>	25,9 (7,10) <i>a b</i>	28,59(6,36) <i>a b</i>	16,52 (3,65) <i>a b</i>
	2002/2003	11,14 (2,57) <i>b a</i>	2,62 (0,93) <i>ab a</i>	2,37 (1,13) <i>a a</i>	0,15 (0,13) <i>a a</i>
	2003/2004	10,73 (2,49) <i>b a</i>	7,8 (3,84) <i>ab a</i>	2,52 (0,89) <i>ab a</i>	0,5 (0,29) <i>a a</i>
Proporción de individuos que Florecieron (%)	2001/2002	100	90	90	100
	2002/2003	100	80	90	20
	2003/2004	90	80	80	50
Proporción de individuos que Fructificaron (%)	2001/2002	60	10	20	30
	2002/2003	10	0	0	0
	2003/2004	50	20	30	0

Tabla 5.8: Comparación de los valores medios (E.E.) de las distintas variables medidas a lo largo de las temporadas de crecimiento estudiadas en individuos de *P. denudans* sometidos a distintos tratamientos de defoliación. Letras normales distintas entre columnas de una misma fila, indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos para una misma temporada. Letras *itálicas* distintas entre filas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre temporadas para un mismo tratamiento.

5.3.2.4. Relaciones entre variables (Plantas control vs. Plantas defoliadas)

El **crecimiento vegetativo aéreo** en las plantas control se relacionó negativamente con la **biomasa de inflorescencias** ($P=0,02$; $R^2= -0,18$; Fig. 5.3). Para las plantas sometidas a tratamientos de defoliación (33%+66%+100% def) se halló una tendencia solo significativa al 8% ($P=0,08$).

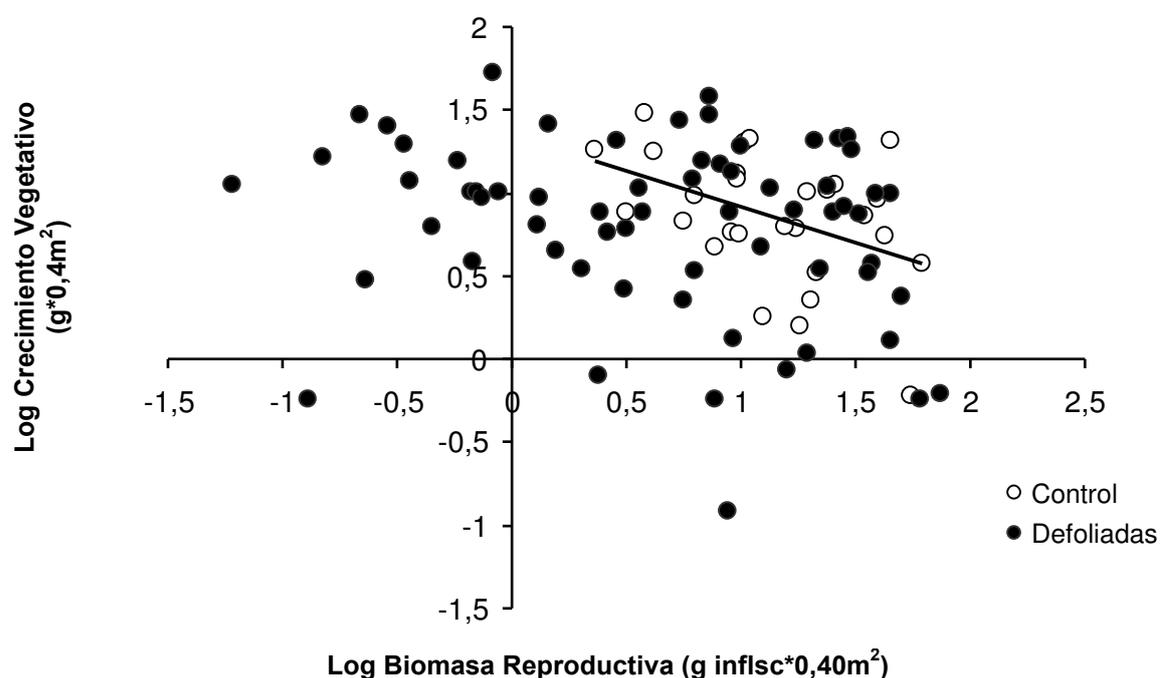


Figura 5.3: Relación entre el crecimiento vegetativo y la producción de estructuras reproductivas (inflorescencias) en individuos de *P. denudans* (control vs. defoliados). La línea continua corresponde a las plantas control. La línea de regresión no significativa no se ha representado en la figura.

El contenido de TNC medido en ramas al inicio de las temporadas de crecimiento (septiembre) se relacionó positivamente ($P<0,01$) con la producción de estructuras reproductivas ($\text{g inflsc} \cdot 0,4\text{m}^2$) en ambos grupos de plantas (Figura 5.4), no así con el crecimiento vegetativo ($P=0,32$ y $P=0,98$: control y defoliadas respectivamente).

La producción de estructuras reproductivas y el crecimiento vegetativo no se relacionaron con el contenido de TNC de ramas medido al final de las temporadas de crecimiento ($P=0,73$ y $P=0,11$; $P=0,47$ y $P=0,30$, control y defoliadas respectivamente)

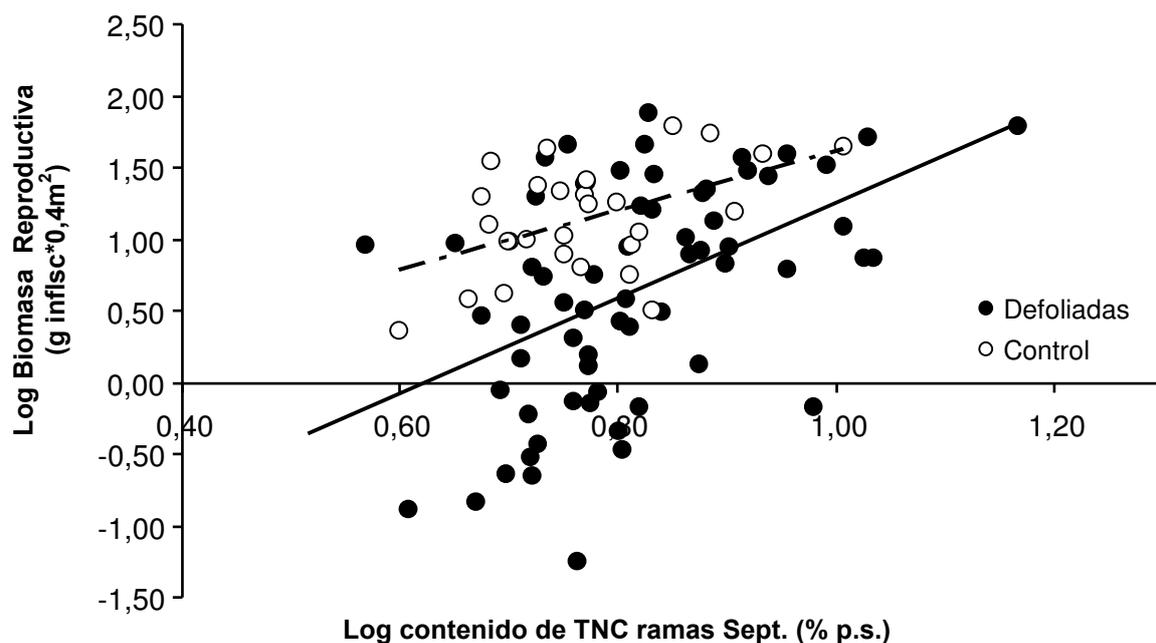


Figura 5.4: Relación entre la producción de estructuras reproductivas y el contenido de TNC en ramas (septiembre) en individuos de *P. denudans* (control vs. defoliados). La línea continua corresponde a las plantas control y la línea discontinua al grupo de las plantas defoliadas.

La producción de inflorescencias y el crecimiento vegetativo no se relacionaron significativamente con el TNC acumulado en la raíz ($P=0,11$ y $P=0,8$; $P=0,43$ y $P=0,19$: control y defoliadas respectivamente).

5.4. DISCUSIÓN

En este capítulo realicé un experimento manipulativo de poblaciones naturales con el propósito de provocar una limitación en los hidratos de carbono disponibles e inducir de este modo la manifestación de los trade-offs o relaciones de compromiso entre las funciones de crecimiento, reproducción, almacenaje y defensa. Los resultados relacionados con cada una de estas funciones serán analizados por separado.

5.4.1. Reservas carbonadas

Los resultados obtenidos en este experimento apoyan mi primer hipótesis de que el efecto inmediato (a corto plazo) de la defoliación fue un descenso en el nivel de las reservas carbonadas, registrado tanto en ramas como en raíces. En ramas, las diferencias halladas en los niveles de TNC entre la pre-defoliación y la 1ra. defoliación, tanto inter como intratratamiento (inclusive en los controles), no serían atribuibles al efecto de la defoliación, sino a la utilización de reservas para sostener la expansión foliar y la formación de estructuras reproductivas. Es sabido que las flores se producen a principios de primavera y que en *Prosopis* ocurren de forma simultánea (Simpson, 1977) tienen un elevado costo energético que es cubierto a través de la movilización e inversión de las reservas carbonadas almacenadas en la temporada anterior (Lubbers y Lechowicz, 1989; Loescher *et al.*, 1990).

La regresión positiva hallada entre el contenido de TNC en ramas a principios de primavera y el rendimiento reproductivo concordaría con los resultados hallados en otros trabajos (Marquis *et al.*, 1997 y 1992), donde se sostiene que la producción de estructuras reproductivas en una temporada determinada está en íntima relación con el nivel de reservas carbonadas almacenadas en la temporada anterior, y no con la producción de fotoasimilados generada en la temporada.

El descenso del contenido de TNC en las ramas luego del primer rebrote podría estar relacionado con la producción de una mayor cantidad de hojas en los tratamientos

más severos de defoliación (66% y 100%), ya que en las plantas control y del 33% def. no se encontraron diferencias significativas respecto a los contenidos de TNC iniciales (pre-def.). Este descenso coincidiría con el descrito en otros trabajos donde se señala que el rebrote luego de un disturbio ambiental, provoca un descenso en el nivel de los carbohidratos de la planta (Vanderklein y Reich, 1999; Haukioja y Koricheva, 2000).

El hecho de que luego de la segunda defoliación el contenido de TNC en ramas de los individuos bajo el tratamiento 100% def, a diferencia de los individuos sometidos a los otros tratamientos, no lograran alcanzar los niveles anteriores a la aplicación de los tratamientos, indicaría que frente a un disturbio, el rol primario de las reservas carbonadas es preferentemente sustentar el rebrote. Estos resultados coinciden con los reportados en numerosos trabajos (Bloom *et al.*, 1985; Bond y Midgley, 2001; Kabeya y Sakai, 2005).

En raíces, el contenido de TNC de *P. denudans* se vio afectado negativamente, a corto plazo (abril-2002), por la aplicación de los tratamientos de defoliación, hallándose los menores contenidos en las plantas sometidas a los niveles de defoliación más severos. De acuerdo al marco teórico de las relaciones fuente-destino (Van Noordlujik y de Jong, 1986; Chapin *et al.*, 1990), la aplicación de la 2da. defoliación, generó presumiblemente un decrecimiento en el pool general de reservas de la planta a causa de la inversión de recursos necesarios para el sustento del nuevo rebrote foliar, traduciéndose consecuentemente en una menor translocación de carbohidratos hacia raíces en las plantas defoliadas, como se ha señalado en otros trabajos (Chapin *et al.*, 1979; Shi *et al.*, 2005). Por otra parte, en el análisis de los TNC en raíces a largo plazo (abril, 2003) no se hallaron diferencias significativas entre los tratamientos, lo que indicaría que como se ha descrito en otros trabajos (Loescher *et al.*, 1990; Agrawal, 1998), el almacenaje de carbohidratos de reservas en raíces es un destino prioritario para especies perennes, que ante la pérdida catastrófica del área foliar, privilegia la inversión de recursos hacia almacenaje, función que contribuye a la supervivencia del individuo.

5.4.2. Defensas estructurales y químicas

El aumento en el índice de esclerofila y el contenido de fenoles en folíolos de *P. denudans* en respuesta a la defoliación, indicó una asignación preferencial de recursos hacia mecanismos de defensa, lo que apoya mi segunda hipótesis. Numerosos estudios han demostrado que las plantas son capaces de producir o incrementar los recursos destinados a defensas químicas o estructurales ante la pérdida catastrófica del tejido fotosintético activo (Dirzo, 1984; Karban y Balwin, 1997; Young *et al.*, 2003; Goheen *et al.*, 2007). Estas defensas producidas con posterioridad al evento catastrófico y en respuesta al ataque del herbívoro son denominadas “defensas inducidas” (Belsky, 1986; Rosenthal y Kotanen, 1994). Contrariamente a lo reportado en otras especies como *Casearia nitida* (Boege, 2005) y *Acacia tortilis* (Gowda, 1997), en *Prosopis denudans* no hubo un incremento en las defensas inducidas relacionado con la intensidad de la defoliación. La concomitante disminución observada en el contenido de nitrógeno de los folíolos en *P. denudans* podría ser atribuida a la competencia química que existe entre la producción de proteínas y compuestos fenólicos, ya que ambos metabolitos son producidos por la misma ruta bioquímica (ácido shikímico) y por lo tanto, compiten por el mismo precursor (fenilalanina, Haukioja *et al.*, 1998).

5.4.3. Crecimiento vegetativo

El crecimiento vegetativo de *P. denudans* no se vio afectado a corto ni a largo plazo por la defoliación, por lo que rechazo mi tercer hipótesis (2da. parte) que predecía que el crecimiento vegetativo en *P. denudans* sería reducido en respuesta a la limitación de recursos y su competencia con otras funciones. Este resultado supondría que esta actividad sería un destino prioritario sostenido por las reservas carbonadas, ya que la producción de biomasa vegetativa en individuos sometidos al 100% de defoliación no difirió con la de los controles, pese a no haber tenido fotosíntesis actual durante todo el período de crecimiento 2001-2002.

La variabilidad interanual hallada en la tasa de crecimiento de *P. denudans* entre la temporada previa a la de la aplicación de los tratamientos (2000-2001) y la siguiente, no puede ser atribuible a mi manipulación, ya que no se encontraron diferencias significativas entre los controles y las plantas defoliadas. En el género *Prosopis*, las variaciones interanuales en la tasa de crecimiento de poblaciones naturales son la regla más que la excepción, en particular en zonas desérticas, donde las condiciones climáticas varían drásticamente entre años (Golubov *et al.*, 1999). El mayor crecimiento vegetativo observado en la temporada 2000-2001 con respecto a la temporada 2001-2002, podría deberse a que las precipitaciones en la primer temporada casi duplicaron el volumen registrado para la temporada siguiente. La importancia de una adecuada disponibilidad de agua para el crecimiento de las plantas leñosas ha sido documentada por Zahner (1968), que reporta que más del 80% de las variaciones halladas en el crecimiento leñoso puede ser atribuido a la variación en las precipitaciones y al nivel de estrés hídrico de la planta.

5.4.4. Producción de estructuras reproductivas

La biomasa reproductiva de *P. denudans* no se vio disminuida a corto plazo por la defoliación. Este resultado era predecible, ya que la aparición de inflorescencias en *Prosopis* ocurre simultáneamente con la expansión foliar (Mooney *et al.*, 1977; Parizek *et al.*, 2000), por ende resulta ser una etapa fenológica claramente independiente de la fotosíntesis actual, lo que apoya la idea de que la energía invertida en la reproducción es almacenada a priori y no durante o después de la floración y fructificación (Marquis *et al.*, 1992 y 1997).

El efecto de la defoliación sobre la floración y fructificación de *P. denudans*, al igual que lo hallado en otras especies leguminosas como *Lathyrus vernus* (Ehrlén y Van Groenendael, 2001), se observó recién en las temporadas siguientes al inicio del experimento. Estos resultados encontrados apoyan mi tercer hipótesis (H3: 1er. parte aceptada) de que defoliación causa una disminución de la producción de estructuras

reproductivas en años siguientes a la aplicación de tratamientos, lo que podría ser explicado por el descenso en el nivel de las reservas carbonadas, como ha sido encontrado en especies como *Piper arieianum* (Marquis *et al.*, 1997); *Aesculus hippocastanum* (Thalmann *et al.*, 2003), *Citrus unshiu* (Mehoeachi *et al.*, 1995), *Ilex aquifolium* (Obeso, 1998), *Medicago sativa* (Teixeira *et al.*, 2007), *Protea cv. Carnaval* (Gerber *et al.*, 2002) y *Trillium grandiflorum* (Lubber y Lechowicz, 1989). Los efectos negativos de la defoliación a largo plazo se hicieron evidentes en la fructificación sólo en los individuos sometidos al mayor grado de defoliación (100% def.), ya que ninguno de ellos logró fructificar el año de la aplicación de tratamiento ni las dos temporadas siguientes. Este resultado sería compatible con el descrito en otros trabajos donde se ha encontrado una íntima relación entre la intensidad de la defoliación y la producción de frutos maduros (Lubber y Lechowicz, 1989; Whigham, 1990; Mehouchi *et al.*, 1995).

Conclusiones Finales

El objetivo general de esta tesis fue evaluar algunas características estructurales y procesos fisiológicos determinantes de las posibilidades de uso de *Prosopis alata* y *P. denudans* en el ecotono Monte-Patagonia de la Provincia del Chubut. En este trabajo se consideraron los dos usos potenciales de mayor importancia para la provincia: 1) producción de frutos como materia prima para la industria alimentaria y 2) utilización de arbustos en planes de revegetación de áreas de la Patagonia extra-andina degradadas.

El estudio de la etapa juvenil de ambas especies (Capítulo 1), cultivadas bajo condiciones de campo, permitió por una parte evaluar su potencial agronómico y por otra, determinar la duración de la etapa juvenil (pre-reproductiva). El experimento de propagación, establecimiento y crecimiento temprano realizado bajo condiciones de campo y distintas ofertas hídricas indicó que *P. alata* tiene un mayor potencial para ser utilizado en planes de revegetación de zonas degradadas que *P. denudans*, ya que *alata* mostró un porcentaje de supervivencia al trasplante superior al 80% y no hubo pérdidas significativas de plantas en los siguientes 5 años, mientras que *P. denudans* tuvo un porcentaje casi nulo de supervivencia al trasplante. Los cambios en los patrones de partición observados en *P. alata* en el tratamiento de baja disponibilidad hídrica durante los primeros cinco años de vida, están relacionados con la asignación de recursos hacia mecanismos de defensa, requeridos para evitar la pérdida de biomasa y asegurar de este modo la supervivencia del individuo. *Prosopis alata* reuniría así las características generales que debe tener una especie para ser utilizada en las tareas de remediación de pasivos ambientales en zonas áridas. En cuanto a la producción de frutos a partir de parcelas cultivadas sólo se pudo concluir que durante los primeros cinco años no puede esperarse una producción de frutos significativa, ya que el 90 % de los individuos cultivados no alcanzaron la madurez reproductiva en ese periodo, aun en condiciones de alta disponibilidad hídrica. Sin embargo, existiría la posibilidad de acortar el período juvenil si en lugar de propagar las plantas a partir de semillas, como en mi experimento, se utilizara la práctica de multiplicación de fenotipos seleccionados por medio de estacas, lo que además, tendría la ventaja de producir una población cultivada

con características homogéneas. No obstante, en *Prosopis* se ha reportado un bajo porcentaje de enraizamiento de estacas, lo que estaría relacionado en parte con el contenido de carbohidratos de la rama. Los resultados obtenidos en el Capítulo 4 sugieren que el corte de las estacas en *P. alata* debería ser realizado a principios de primavera (septiembre-octubre), momento del año en que la rama posee la máxima concentración de TNC, luego de la traslocación de TNC desde las raíces hacia las ramas y justo antes del empleo de los mismos en la producción de hojas y flores.

Dada la extensa duración de la etapa juvenil de estas especies perennes, la etapa reproductiva fue estudiada en poblaciones naturales. El patrón de producción y pérdida de estructuras reproductivas en ambas especies fue el primero de los procesos evaluados (Capítulo 2). Se encontró que la producción de frutos en áreas no irrigadas de la estepa patagónica es baja y errática, por lo que la recolección de frutos provenientes de poblaciones naturales no puede garantizar una fuente constante del recurso para ser empleada en la industria alimentaria. Pese a que la producción de flores es alta todos los años, el 70- 80% de las mismas son abortadas naturalmente antes de la antesis y un 20%- 28% entre la antesis y la maduración del fruto. Este fenómeno de aborto masivo de estructuras reproductivas indicaría, al igual que los resultados hallados en el estudio de las funciones prioritarias de *P. denudans* (Capítulo 5), que la asignación de recursos privilegia la supervivencia del individuo por encima de producción de frutos y semillas.

Por otra parte se encontró que la baja producción de frutos debida al aborto, puede tener implicancias positivas para el aprovechamiento de frutos en *P. denudans* (Capítulo 3), ya que el rendimiento reproductivo afecta el peso y la relación pericarpio:semilla de los frutos. Los frutos provenientes de individuos de bajo rendimiento tienen mayor tamaño y proporción de pericarpio. Esto es un resultado relevante para la utilización económica de los frutos de *Prosopis*, ya que es el pericarpio la fracción económicamente útil de la vaina utilizada en la industria alimentaria para la obtención de harina, por lo que las prácticas de raleo podrían ser aplicadas con *Prosopis* en los años de abundante fructificación, a fin de manipular el tamaño y la cantidad de pericarpio de

los frutos. Por otra parte, la calidad de la harina no se vería afectada por el rendimiento del individuo, ya que no se encontró variación alguna en la composición química (proteína y TNC) del pericarpio de frutos provenientes de individuos de alta y baja productividad.

La influencia de los hidratos de carbono de reserva sobre el crecimiento y desarrollo de la planta, estudiada en los capítulos 1, 4 y 5 indica que existe una importante inter-relación entre las reservas carbonadas y el patrón de partición hacia funciones prioritarias. El experimento manipulativo de limitación de hidratos de carbono (Capítulo 5) permitió concluir que la producción de flores y frutos de una temporada depende del nivel de reservas carbonadas almacenadas en la temporada anterior, y no de la producción actual de fotoasimilados de la temporada, por lo que el nivel de carbohidratos almacenados en raíces es crítico tanto para el rebrote como para la producción de frutos. Al mismo tiempo se determinó que, frente a una drástica reducción en el contenido de reservas carbonadas, provocada por una severa limitación en la disponibilidad de recursos (Capítulo 1) o un disturbio (por ejemplo herbivoría) que implique la pérdida de estructuras fotosintéticas (Capítulo 5), la estrategia de ambas especies es priorizar la inversión de las reservas carbonadas en funciones que favorecen la supervivencia del individuo, como lo son en el crecimiento vegetativo y la producción de defensas estructurales.

Resumen de conclusiones:

- 1) *Prosopis alpataco* es una especie con mayor potencial agronómico que *Prosopis denudans* para ser utilizada en planes de revegetación, debido a su elevado porcentaje de supervivencia al trasplante y a la etapa juvenil.
- 2) La etapa juvenil de *Prosopis alpataco*, cultivado bajo condiciones de campo, tiene una duración superior a los cinco años. Esta tesis reporta por primera vez los cambios que se producen en el patrón de partición y la acumulación de reservas carbonadas como consecuencia del crecimiento normal de la planta durante los primeros cinco años de la etapa pre-reproductiva. Durante esta etapa, alpataco mostró plasticidad aparente en la relación biomasa raíz/aérea y el contenido de hidratos de carbono de reserva de la raíz y plasticidad verdadera en la asignación de recursos hacia defensas estructurales y almacenamiento de hidratos de carbono no estructurales en ramas. Estos resultados indicarían que *Prosopis alpataco*, frente a una limitación en la disponibilidad de agua, reduce su tasa de crecimiento y aumenta la asignación de recursos hacia defensa y reservas carbonadas.
- 3) En la etapa reproductiva, se encontró un patrón similar al descrito para la etapa juvenil: *Prosopis alpataco* y *Prosopis denudans* priorizan la asignación de recursos a funciones que privilegian la supervivencia del individuo (defensa, reserva y crecimiento) sobre la reproducción, por lo que, en ambientes con severas restricciones en la disponibilidad de recursos, como la estepa patagónica, la producción de frutos de poblaciones naturales es baja. La producción errática y baja de frutos ha sido descripta en numerosos trabajos, sin embargo, esta es la primera vez que se reportan y comparan datos que describen el proceso de producción y mortalidad de estructuras reproductivas en dos especies simpátricas de *Prosopis*. Los resultados indican que el 70-80% de las flores son abortadas antes de la antesis y el 20-28% entre la antesis y la maduración de los frutos. La

predación de flores es un fenómeno poco frecuente en las poblaciones naturales del ecotono Monte-Patagonia.

- 4) El rendimiento de la planta afecta la proporción de la fracción económicamente útil del fruto (pericarpio), por lo que si el objetivo es la cosecha de frutos para la preparación de harina, en años de alta fructificación, sería conveniente aplicar el raleo de frutos.
- 5) El rendimiento de la planta no afecta la composición química del fruto.
- 6) El contenido de hidratos de carbono no estructurales en ramas, varía de acuerdo al estado fenológico de la planta. En los meses invernales desciende, probablemente debido a traslocación de reservas hacia raíces. En primavera aumenta para sustentar el rebrote de nuevas hojas y el desarrollo de estructuras reproductivas. En verano, los hidratos de ramas son empleados en la maduración de los frutos, por lo que el rendimiento de la planta afecta el pool de reservas de la planta.
- 7) Frente a una pérdida total o parcial de la superficie fotosintética, la respuesta a corto plazo de *Prosopis denudans* fue un incremento en el nivel de metabolitos secundarios y el desarrollo de defensas estructurales y una disminución en el contenido de TNC de raíces. El crecimiento vegetativo y la producción de biomasa de inflorescencias no se vieron afectados, lo que indicaría que estas funciones están soportadas por las reservas carbonadas y no por la fotosíntesis actual. A largo plazo, el crecimiento continuó siendo un destino prioritario, ya que no se detectó un efecto significativo de los tratamientos de defoliación. Por otra parte, la producción de frutos se vio afectada durante dos años posteriores a la aplicación de tratamientos, lo que indicaría que el nivel de reservas carbonadas de raíces en esta especie es crítico para las reproducciones futuras.

Bibliografía General

BIBLIOGRAFIA GENERAL

Adámoli, J. 1972. El Chaco aluvional salteño. Revista de Investigación Agronómica. IX:165-232.

Agrawal, A. A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. Science 279:1201–1202.

Agüero, P. R., D.A. Ravetta y A.E. Vilela. 2001. Comparación del esfuerzo reproductivo en *Prosopis alata* y *Prosopis denudans* en el ecotono Monte-Patagonia. Reunión Binacional de Ecología, XX Reunión Argentina de Ecología, Bariloche.

Aizen, M. 1991. Predación de semillas de Acacia aroma por el brúquido *Pseudopachumerina grata* en función de la posición de las semillas y el número de semillas por vaina. Ecología Austral 1: 17-23.

Archer, S. 1995. Herbivory mediation on grass-woody plant interactions. Tropical Grasslands 29: 218-235.

Ardolino, A. y M. Franchi. 1996. Hoja Geológica, 4366-I. Dirección Nacional del Servicio Geológico.

Arenas, P. 1981. Etnobotánica, Lengua Maskoy, Bs.As.

Arista, M., P.L. Ortiz y S. Talavera. 1999. Apical patterns of fruit production in the racemes of *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinioideae). American Journal of Botany 86(12):1708-1716.

Barchuk, A.H., E.B. Campos, C. Oviedo y M.D.P. Díaz. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. Ecología Austral 16:47-61.

Bassett, J.R. 1964. Tree growth ac affected by soil moisture availability. Proc.Soli.Sci.Am. 28:463-438.

Bawa, K.S. 1983. Pattern of flowering in tropical plants, in Jones, C.E and Little, R.J. Eds.), "Handbook of experimental pollination biology", New York, Van Nostrand-Reinhold. pp 394-410.

Bawa, K.S. y C.J. Webb. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* 71(5):736-751

Bazzaz, F.A. 1997. Allocation of resources in plants: state of the science and critical questions. En *Plant resource allocation*. Editado por F.A. Bazzaz y J. Grace. Academic Press, 1-37.

Bazzaz, F.A., D.D. Ackerly y E.G. Reekie. 2000 Chapter 1: Reproductive Allocation un plants. *Seed: The ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edition (Ed. M. Fenner)

Bazzaz, F.A. y D.D. Acker. 1992. Reproductive allocation and reproductive effort in plants. Pages 1-26 in Fenner, M. ed. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, U.K.

Becker, R. 1982. The nutritive value of *Prosopis* pods. In *Mesquite utilization*. 1982. M1-M9 Published by Coll. Agric. Sci. Texas Univ. Lubbock. TX.

Becker, R. y Ok-Koo k. Grosjean. 1980. A compositional study of pods of two varieties of mesquite (*Prosopis glandulosa*, *P. velutina*). *J. Agric. Food Chem.* 28:22-25.

Beeskow, A.M., H. F. Del Valle y C.M., Rostagno 1987. Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la provincia del Chubut. CENPAT-CONICET SECyT. 144 pp.

Belsky, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127:870-892.

Bergelson, J. y M.J. Crawley. 1992. The effect of grazers on the performance of individuals and populations of scarlet gilia, *Ipomopsis aggregate*. *Oecologica* (Heidelberg) 90, 425-444 in Sepight, M.R., M.D. Hunter y A.D., Watt. 1999. *Ecology of insects. Concepts and applications*. Blackell Science Ltd., Oxford.

Bertiller, M., M. Mazzarino, A. Carrera, P. Dile, P. Satti, M. Gobbi y C. Sain. 2006. Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. *Oecologia* 148: 612-624.

Biloni, J. 1990. Árboles Autóctonos Argentinos. Tipográfica Editorial Argentina. Buenos Aires, pp: 89-99

Black, Ch. 1984. Development of News Crops: Needs, Procedures, Strategies and Options. Cast, Report N° 102 .

Bloom, A.J., F.S. Chapin y H.A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants –An economic analogy. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 16:363-392.

Boege, K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. American Journal of Botany 92(10):1632-1640.

Boege, K. 2005. Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. Oecologia 143:117-125.

Bond, W.J. y J.J. Midgley. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. Trends in Ecological Evolution 16:45–51.

Bowen, B.J. y J.S. Pate. 1993. The significance of root starch in post-fire shoot recovery of the resprouter *Stirlingia latifolia*. Annals of Botany 72:7-16.

Bowen, B.J. y J.S. Pate. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. Trends in Ecology and Evolution 16:45-51.

Bowers, J.E. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus, *Opuntia engelmannii*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 123:34-40

Bravo, L., N. Grados y F. Saura-Calixto. 1994. Characterization of syrups and dietary fiber obtained from mesquite pods (*Prosopis pallida*, L). Journal Agricultural Food Chemistry 46: 1727-1733.

Brown, J.H. y M.V. Lomolino. 1998. Biogeography. Ed. Singuer, Sunderland-Massachusetts, Second Edition, 691 pp.

Burghardt, A.D. y R.A. Palacios. 1998. Variabilidad intraespecífica en *Prosopis ruscifolia* Grisebeac (Leguminosae). Phycis. (Buenos Aires), Secc C, 56 (130-131): 49-57.

Burghardt, A.D., S.M. Espert y R.A. Palacios. 2004. La electroforesis de proteínas seminales como evidencia del origen híbrido de *Prosopis abbreviata* Benth (Mimosaceae): Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 39(1-2):83-87.

Burkart, A. 1937. Estudios morfológicos y biológicos en el género *Prosopis*. Darwiniana 3(1): 27-48.

Burkart, A. 1940. Materiales para una monografía del género *Prosopis*. Leguminosae. Darwiniana 4(1): 57-128.

Burkart, A. 1952. Las Leguminosas Argentinas, Silvestres y Cultivadas., Acme Agency Soc. de Resp. Ltda. Buenos Aires, Segunda Edición

Burkart, A. 1956. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae, Subfam., Monosoideae). Journal of the Arnold Arboretum 57 (3): 217-246 y 57(4): 450-525.

Burkart, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (leguminosae, subfam. Mimosoideae). Journal of the Arnold Arboretum 57: 217-246; 57:450-455.

Cabrera, A.L. 1984 Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería, Tomo II, Fascículo 1: Regiones Fitogeográficas Argentinas. Editorial Acme S.A.C.I.

Cabrera, A.L. 1947. La estepa patagónica, en Geografía de la República Argentina. Tomo VIII: 249-273. Sociedad Argentina de Estudios Geográficos. GAEA. Coni Editorial Bs. As. 346 pp.

Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería, (2da.ed.), Tomo II, Fase 1 ACME, Bs. As. 85pp.

Cabrera, A.L. 1994. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería, Fascículo 1: Regiones fitogeográficas argentinas. Tomo II

Canals Frau, S. 1953. Las poblaciones indígenas de la Argentina. Bs.As

Canham, C.D., R.K. Kobe, E.F. Latty y R.L. Chazdon. 1999. Interspecific and intraespecific variation in tree seedling survival: affects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. Oecologia 121: 1-11.

Cardenas, M. 1969. Manual de las plantas económicas de Bolivia Cochabamba.

Cariaga, R., P.R. Agüero, A.E. Vilela y D.A. Ravetta. 2005. Differences in production and mortality of reproductive structures in two *Prosopis* L. (Mimosaceae) shrub species from Patagonia Argentina. *Journal of Arid Environments* 63:696-705.

Castro-Diez, P. y J. Navarro. 2007. Water relations of seedlings of three *Quercus* species: variations across and within species grown in contrasting light and water regimes. *Tree Physiology* 27:1011-1018.

Cates, R.G. y D.F. Rhoades. 1977. Patterns in the production of anti-herbivore chemical defenses in plant communities. *Biochemical Systematics and Ecology* 5:185-193.

Cavagnaro, F.P., D.F. Goluccio, D.F. Wassner y D.A. Ravetta. 2003. Caracterización química de arbustos patagónicos con diferentes preferencias por parte de la herbivoría. *Ecología Austral* 13:215-222.

Cerezo, A.S. 1969. Lactone rings in a polysaccharide isolated from *Ceredium australe*. *Association Química Argentina* 55:169-172.

Chapin, F.S., y M. Slack. 1979. Effects of defoliation upon root growth, phosphate absorption and respiration in nutrient-limited tundra graminoids. *Oecologia* 42:67-79.

Chapin, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 11:233-260.

Chapin, F.S., A.J. Bloom, C.B. Field y R.H. Waring. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience* 37:49-57.

Chapin, F.S., E.D. Schulze y H.A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* Vol. 21:423-447
Chapin, F.S. 1991. Integrated responses of plants to stress. *Bioscience* 41:29-36.

Ciano, N. 1997. Plantación de especies arbustivas en Patagonia. PRODESAR. Convenio INTA-GTZ. EEA Chubut. Centro Regional Patagonia Sur. 22 pp.

Ciano, N. 2004. Producción de plantines de arbustos nativos para recuperación de áreas degradadas de la Patagonia Exrandina. *Patagonia Forestal*, Año X N° 2:3-5

Cobb, N.S., R.T. Trotter y T.G. Whitham. 2002. Long-term sexual allocation in herbivore resistant and susceptible pinyon pine (*Pinus edulis*). *Oecologia* 130:78-87.

Coleman, J.S., K.D. McConnaughay y D. Ackerly. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trend in Ecological Evolution* 9:187-191.

Coleman, J.S. y K.D. McConnaughay. 1995. A non-functional interpretation of a classical optimal-partition example. *Functional Ecology* 9:951-954.

Cony, M. 1995. Reforestación racional de zonas áridas y semiáridas con árboles multipropósitos. *Interciencia* 20(5): 249-253.

Cooper, S.M. y T.F. Ginnett. 1998. Spines protect plants against browsing by small climbing mammals. *Oecologia* 113:219-221.

Correia, E., C. Moutinho-Pereira, J. Gonçalves, B. Lopes y J. Torres-Pereira. 2004. Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology* 24:233-239.

Crawley, M.J. 1985. Reduction of oak fecundity by low-density herbivore population. *Nature* 314:163-164 in Shoonhoven, L.M., Jemy, T. and Van Loon, J.J.A.

Cruz, A. y J.M. Moreno. 2001. Seasonal course of total non-structural carbohydrates in the lignotuberous Mediterranean an-type shrub *Erica australis*. *Oecologia* 128:343-350

Cruz Alcedo, G.E. 1999. Production and characterization the *Prosopis* seed galactomannan. A dissertation submitted to the Swiss federal Institute of Technology Zurich, for the degree of Doctor of Technical sciences.

Cunninham, S.A. 1997. The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. *Oecologia* 111:36-44

Cyr, D.R., J.D. Bewley y E.B. Dumbroff. 1990. Seasonal dynamics of carbohydrate and nitrogenous components in the root of perennial weeds. *Plants, Cell and Environ* 13:359-365.

D'Antoni, H.L. y O.T. Solbrig. 1977. Algarrobos in South American cultures past and present. En Simpson, B.B. (Ed) Mesquite, its biology in two desert scrub ecosystems. Dowmen, Hutchigson y Ross, Inc. Stroudsburg Pennsylvania 190-199.

Dalmasso, A., M. Horno y J. Candia. 1988. Utilización de especies nativas en la fijación de medanos, In: Fundación Cargil (esd.), Erosión: Sistemas de producción, manejo y conservación del suelo y del agua, pp. 221-289. Fundación Cargil, Bs. As.

Dea, I.C.M. y A. Morrison. 1975. Chemistry and intereactions of seed galactomannas. Carbohydrate Chemistry and Biochemistry 31:241-312

Del Valle, F.R., M. Escobedo, M.J. Muñoz, R. Ortega y H. Bourges. 1983. Chemical and nutritional Studies on Mesquite beans (*Prosopis justiflora*). Journal of food Sciecens 48:914-919.

Del Valle, F.R., E. Marco, R. Becker y R.M. Saunders. 1986. Preparation of a mesquite (*Prosopis spp.*) pod enhanced protein fiber fraction. J. Food Sci. 51:1215-1217

Del Valle, F.R., E. Marco, R. Becker y R.M. Saunders. 1987. Development and evaluation of a procedure to produce mesquite (*Prosopis spp*) pod protein concetrate. Journal of Food Processing Preservation 11:237-246.

Del Valle, F.R., E. Marco, R. Becker y R.M. Sauders. 1988. Evaluation of an industrial process for producing protein enriched Mesquite pod (*Prosopis species*) flour. Journal of Food Processing and Preservation 12:179-185

Del Valle, F.R., E. Marco, R. Becker y R.M. Saunders. 1989. Development of products containing mesquite (*Prosopis spp*) pod flour and their nutritional and organoleptic evaluation. Journal of Food Processing and Preservation 13:447-456.

Días, P., W. Araújo, G. Morales, R. Barrios y F. DaMatta. 2007. Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availabilities. Journal of Plant Physiology 164:1639-1647.

Dieggle, P.K. 1995. Arquitectural effects and floral morphology: the effects of architecture and resource limitation. International Journal of Plant Sciences 158 (supplement): S99-S107.

Diemer, M. 1998. Life span and dynamics of leaves of herbaceous perennials in high-elevation environments news from the elephant's leg. *Functional Ecology*. 12:413-425.

Dimarco, R., G. Russo y A.G. Farji-Brener. 2004. Patrones de herbivoría en seis especies lañosas del bosque templado de América del Sur: evidencia preliminar a favor de la hipótesis del balance carbono-nutrientes. *Ecología Austral* 14:39-43.

Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. In R. Dirzo y J. Sarukhan (Eds), *Perspectives on plant ecology*, 141-165. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.

Doughty, P. y R. Shine. 1997. Detecting life history trade-offs: measuring energy stores in "capital" breeders reveals cost of reproduction. *Oecologia* 110:508-513.

Ehrlén, J. 1991. Why do plants produce surplus flowers? A reservoir model. *American Naturalist* 138:918-933.

Ehrlén, J. 1993. Ultimate functions of non-fruiting flowers in *Lathyrus vernus*. *Oikos* 68:45-52

Ehrlen, J. y J. Van Groenendael. 2001. Storage and the delayed costs of reproduction in the understory perennial *Lathyrus vernus*. *Journal of Ecology* 89:237-46.

Ericsson, T. 1995. Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil* 168:205-214.

Escobar, J. 1997. Desertificación en Chubut. Convenio INTA-GTZ, Trelew

Estiarte, M. y J. Peñuelas. 1999. Excess carbon: the relationship with phenotypical plasticity in storage and defenses functions of plants. *Orsis* 14:159-203.

Evans, G.C. 1972. *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. University of California Press, Berkeley, CA, USA.

Fagg, C.W. y J.L. Stewart. 1994. The value of *Acacia* and *Prosopis* in arid and semi-arid environments. *Journal of Arid Environment* 27:3-25.

Felger, R.S. 1977. Mesquite in Indian cultures of Southwestern North America. In: Mesquite, its biology in two desert scrub ecosystems. Chapter 8 (151-176), Simpson, B.B. pp250

Felker, P. 1979. Mesquite. An all-purpose leguminous arid and tree. In: Richtie, G.A. (Ed.), New Agricultural Crops. American Association for the Advancement of Science Symposium Proceeding 38:89-132.

Felker, P. y R.S. Bandurski. 1979. Uses of leguminous trees for minimum energy input agriculture. Economic Botany 33:172-184

Felker, P., P.R. Clark, P.A. Lagg y P. Pratt. 1980. Salinity tolerance of tree legumes: mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *torreyana*, *P. vetuliana* and *P. articulate*), kiawe (*P. pallida*) and tamarugo (*P. tamarugo*) grown in sand culture free media. Plant and Soil 61:311-317.

Felker, P. 1981. Uses of tree legumes in semiarid regions. Economic Botany 35:174-186.

Felker, P. 1984. Legume Trees in Semi-arid and Arid Areas. Pesq. Agrop. Bras, Brasilia 19 s/n: 47-59.

Felker, P. 1999. Oportunidades de Inversiones en el Algarrobo (*Prosopis alba*). En: Secretaría de Producción y Medio Ambiente (eds). Santiago del Estero, Argentina, 13pp. 431

Felker, P., N. Grados, G. Cruz y D. Prokopiuk. 2003. Economic assessment of production of flour from *Prosopis alba* and *P. pallida* pods for human food applications. Journal of Arid Environments 53:517-528.

Fernández, R.J. y J.F. Reynolds. 2000. Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: Lack of a trade-off? Oecologia 123:90-98.

Ferreira, R. 1987. Estudio sistemático de los algarrobos en la industria tintórea. Primer Reunión Soc. Arg. De C. Nat. Phycis, Tucumán.

Figueredo, A.A. 1990. Mesquite: history, composition and food uses. Food Technology 44 (11):118-128.

Fishler, M., E.E. Goldschmidt y S.P. Monselise. 1983. Leaf area and fruit size in girdled grapefruit branches. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 108:218-221.

Folliott, P.F. y J.L. Thames. 1983. Recolección, manipuleo, almacenaje y pretratamiento de las semillas de *Prosopis* en América Latina. FAO, Roma. Pp.43

Forshey, C.G. y D.C. Elfving. 1989. The relationship between vegetative growth and fruiting in apple trees. *Hort. Rev.* 11:229–287.

Fredericksen, T.S., M.J. Justiniano, B. Mostacedo, D. Kennard y L. Mc Donald. 2000. Comparative regeneration ecology of three leguminous timber species in a Bolivian tropical dry forest. *New Forest* 20:45-64.

Gadgil, M. y W.H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist* 102:52-64.

Galera, F.M. 2000. Las especies del genero *Prosopis* (Algarrobo) de América Latina con especial énfasis en aquellas de intereses económicos. En: *Los Algarrobos*, FAO

García, M.B. y J. Ehrlen. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Ecology* 89(8):1295-1302.

García-Luís, A., F. Fornes, A. Sanz y J.L. Guardiola. 1988. The regulation of flowering and fruit set in *Citrus*: relationship with carbohydrate levels. *Israel Journal of Botany*, Vol. 37

Garnier, E., B. Shipley, C. Roument y G. Laurent. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and dry matter content. *Functional Ecology* 15:688-695.

Gedroc, J., K. McConnaughay y J. Coleman. 1996. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology* 10: 44-50.

Geng, Y.P., X.J. Pan, C.Y. Xu, W.J. Zhang, B. Li y J.K. Chen. 2006. Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecologica* 30:380-385.

Geng, Y.P., X.J. Pan, C.Y. Xu, W.J. Zhang, B. Li y J.K. Chen. 2007. Plasticity and ontogenetic drift of biomass allocation in response to above- and below-ground resource availabilities in perennial herbs: a case study of *Alternanthera philoxeroides*. *Ecological Research* 22:255-260.

Genise, J., R.A. Palacios, P. Hoc, R. Carrizo, L. Moffat, M.P. Mom, M.A. Aguiló, P. Picca y S. Torregrosa. 1990. Observaciones sobre la biología flora de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). II, Fases floreales y visitantes en el distrito chaqueño serrano. *Darwiniana* 30(1-4):71-85.

Genise, J., R. Palacios, P. Hoc, M. Agulló, y P. Picca. 1991. Some new aspects of the floral biology of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae): Behavior of the main insect visitors in West-Chaco (Argentina). *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 19:130-145

Goheen, J.R., T.P. Young, F. Keesing y T.M. Palmer. 2007. Consequences of herbivory by native ungulates for the reproduction of a savanna tree. *Journal of Ecology* 95:129-138

Goldschmidt, E.E. y S.P. Monselise. 1977. Physiological assumptions toward the development of citrus fruiting model. *Proc. International Society Citriculture* 2:668-672.

Goldschmidt, E.E. y A. Golmb. 1982. The carbohydrates balance of alternate-bearing Citrus trees and significance of reserves for flowering and fruiting. *Journal American Society Science* 107(2):206-208

Goldschmidt, E.E., N. Aschkenazi, Y. Herzano, A.A. Schaffer y S.P. Monseliese. 1985. A role for carbohydrate levels in the control of flowering in citrus. *Science Horticultural* 26:159-166.

Goldschmidt, E.E., A. Harpaz, D. Rabber y E. Gelb. 1992. Simulation of fruitlet thinning effects in citrus by a dynamic growth model. Proc. International Society Citriculture 1:515-519.

Goldschmidt, E.E. y K.E. Koch. 1996. Citrus in: Photoassimilate distribution on plants and crops. E. Zamski and A.A. Schaffer (eds.). Marcel Dekker Inc. New York, pp. 797-823.

Goldchmidt, E.E. 1997. Basic and practical aspects of citrus trees carbohydrate economy. In: Citrus flowering and fruiting short course citrus research and education canter late alfred, IFAS, Univ. of Florida, pp. 93-97

Golubov, J., M.C. Mandujano, M. Franco, C. Montaña, L.E. Eguiarte y J. Lopez-Portillo. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). Journal of Ecology 87:955-962.

Gowda, J. H. 1996. Spines of *Acacia tortilis*: what do they defend and how? – Oikos 77:279-284.

Gowda, J. H. 1997. Physical and chemical response of juvenile *Acacia tortilis* trees to browsing. Experimental evidencie. Functional Ecology 11:106-111.

Gowda, J.H., B.R. Albrechtsen, J.P. Ball, M. Sjoberg y R.T. Palo. 2003. Spines as a mechanical defence: the effects of fertiliser treatment on juvenile *Acacia tortilis* plants. Acta Oecologica-International Journal of Ecology 24:1-4

Gratani, L. y L. Varone. 2004. Leaf key traits of *Erica arborea* L., *Erica multiflora* L. and *Rosmarinus officinalis* L. co-occurring in the Mediterranean maquis. Flora 199: 58-69.

Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111:1169-1194.

Grime, J.P., K. Thompson y R. Hunt. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. Oikos 79:259-281.

Guitian, J. 1993. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits. American Journal of Botany 80:1305-1309.

Guitian, J. 1994. Selective fruit abortion in *Prunus mahaleb* (Rosaceae). *American Journal of Botany* 81:1555-1558.

Guitian, J. y L. Navarro. 1996. Allocation of reproductive resources within inflorescences of *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae). *Canadian Journal of Botany* 74:1482-1486.

Guo, W., B. Li, X. Zhanga y R. Wang. 2007. Architectural plasticity and growth responses of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* seedlings to simulated water stress. *Journal of Arid Environments* 69:385-399.

Gur, A. 1985. Rosaceae-deciduous fruit trees. In: Halevy, A.H. (Ed.), *Handbook of flowering*, vol. 1. CRC Press, Boca Raton, pp. 355–389.

Hanley, M.E., B.B. Lamont, M.M. Fairbanks y C.M. Rafferty. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:157-178.

Harper, J.L. 1985. Modules, branches, and the capture of resource. In “Population Biology and Evolution of Clonal Organism” (J.B. Jackson ed.) pp. 681-698. Cambridge Univ. Press. Cambridge and New York.

Hartgerink, A.P. y F. Bazzaz. 1984. Seedling-Scale environment heterogeneity influences individual fitness and population structure. *Ecology* 65:198-206

Hartmann, H.T. y D.E. Kester. 1987. Propagación de plantas. Principios y prácticas. Compañía Editorial Continental, S.A. de C.V., México, pp: 760.

Haukioja, E., V. Ossipov, J. Koricheva, T. Honkanen, S. Larsson y K. Lempa. 1998. Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology* 8:133-139.

Haukioja, E. y J. Koricheva. 2000. Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evolutionary Ecology* 14:551-562.

Herms, D. y W.J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* 67:283-335

Hirose, T. 1987. A vegetative plant growth model: adaptive significance of phenotypic plasticity in matter partitioning. *Functional Ecology* 1:195-202.

Hoffman, A.J. y M.C. Alliende. 1984. Interactions in the patterns of vegetative growth and reproduction in woody dioecious plants. *Oecologia* 61:109-114

Hunziker, J., H. Poggio, C. Naranjo, R.A. Palacios y A.B. Andrada. 1975. Cytogenetics of some species and natural hybrids in *Prosopis* (Leguminosae). *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 17:253-262.

Hunziker, J.H., B.O. Saidman, C.A. Naranjo, R.A. Palacios, L. Poggio, y A.D. Burghardt, 1986. Hybridisation and genetic variation of Argentin in species of *Prosopis*. *Forest Ecology and Management* 16:301-315.

Infostat V. 1.0. 2001. Departamento de estadística y biometría, Facultad de Cs. Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba.

James, C.D., M.T. Hoffman, D.C. Lightfoot, G.S. Forbes y W.G. Whitford. 1994. Fruit abortion in *Yucca elata* and its implications for the mutualistic association with yucca moths. *Oikos* 69:207-216

Janzen, D.H. 1971. Escape of *Cassia grandis* beans from predators in time and space. *Ecology* 52:664-679

Janzen, D.H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *American Naturalist* 111:365-371

Jarvis, B.C. 1986. Endogenous control of adventitious rooting in root formation plant and cuttings. Martinus Nischoff Publishers-Dordrecht, The Netherlands, pp556

Jones, M.B. y H.M. Laude. 1960. Relation between sprouting in chamise and the physiological condition of the plant. *Journal of Range Manage* 13:210-214

Kabeya, D. y S. Sakai. 2005. The Relative Importance of Carbohydrate and Nitrogen for the Resprouting Ability of *Quercus crispula* Seedlings. *Annals of Botany* 96: 479-488.

Kaitaniemi, P., P.M. Room y J.S. Hanan. 1999. Architecture and morphogenesis of grain sorghum, *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Field Crops Research* 61: 51-60

Kalman, D.M. 2000. "Variabilidad interespecífica e interpoblacional en el contenido de gomas en frutos de *Prosopis* L. (Mimosaceae) y su relación con el ataque de insectos". Tesis presenta para optar al título de Ingeniero Agrónomo en la Facultad de Agronomía (UBA).

Karban, R. y I.T. Baldwin. 1997. Induced responses to herbivory. University of Chicago Press, Chicago.

Kays, J.S. y C.D. Canham. 1991. Effects of time and frequency of cutting on hardwood root reserves and sprout growth. *Forests Science* 37:524-539

Kobe, R.K. 1997. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos* 80:226-233.

Koslowzki, T.T. 1992. Carbohydrates sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review* Vol. 58 No. 2:107-222.

Koslowzki, T.T. y S.G. Pallardy. 1997. Growth control in woody plants. Academic Press, California.

Kramer, P.J. y T.T. Kozlowski. 1979. Physiology of woody plants. Academic Press, New York.

Lambers, H. y H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187-261.

Landhausser, S.M. y V.J. Lieffers. 2003. Seasonal changes in carbohydrate reserves in mature northern *Populus tremuloides* clones. *Trees* 17:471-476.

Lee, T.D. y F.A. Bazzaz. 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology* 63:1364-1373

Lee, T.D. 1988. Patterns of fruit and seed production. *In* J. Lovett Doust y Lovett Doust (eds), *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*, 179-202. Oxford University Press, New York, USA.

Lehtila, K y S. Strauss. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80:116-124.

León de Pinto, G., M. Martínez y C. Rivas. 1994. Chemical and spectroscopic studies of *Cercidium praecox* gum exudates. *Carbohydrate Research* 260:17-25.

León, R.J.C., D. Bran, M. Collantes, J.M. Paruelo y A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8:125-144.

Lewis, J.P. y E. Pire. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco. INTA. Ser. Fitogeográfica N° 18. Bs.As.

Loescher, W.H., T. McCammant y J.D. Keller. 1990. Carbohydrate reserves, translocation and storage in woody plants roots. *Journal HortScience* Vol. 25(3):

Lumbres, A.E. y N.L. Christensen 1986. Intraseasonal variation in seed production among flowers and plants of *Thalictrum thalictroides*. *American Journal of Botany* 73:190-203.

Lubbers, A.E. y M.J. Lechowics. 1989. Effects of leaf removal on reproduction vs. belowground storage in *Trillium grandiflorum*. *Ecology* 70(1):85-96

Madriñan Polo, C., J.H. Hunziker y P. Cattaneo. 1976. Aceites de semillas de especies de *Prosopis* y *Prosopidastrum* (Legumionosas). *Anales Asoc. Quim. Argentina* 64:127-138.

Mares, M.A., F.A. Enders, J.M. Kingsolver, J.L. Neff, y B.B. Simpson. 1977. *Prosopis* as a niche component. In: B.B. Simpson (Ed.). *Mesquite. Its biology in two Desert Scrub Ecosystems*. U.S./ibp synthesis series 4. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 123-149.

Márquez, M.R., L.M.B. Albuquerque y J. Xavier-Filho. 1992. Antimicrobial and insecticidal actives of cashes trees gum exudates. *Annals of Applied Biology* 121: 371-377.

Marquis, R.J. 1992. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 567-546.

Marquis, R.J., E.A. Newell y A.C. Villegas. 1997. Non-structural carbohydrates accumulation and use in an understorey rain-forest shrub and relevance for the impact of leaf herbivory. *Functional Ecology* 11:636-643.

Martínez Crovetto, R. 1964. Estudios Etnobotánicos I. Nombres de plantas y sus utilidades según los indios Tobas del E. del Chaco. *Bonplandia* 1:279-333, Corrientes.

Martínez Crovetto, R. 1968. Estudios Etnobotánicos III. Nombres de plantas y sus utilidades según los indios araucanos-pampas del W de Buenos Aires, Rep. Argentina. Etnobiología, No. 12.

Martinez Crovetto, R. 1987. El algarrobo sagrado de los indios pampas. Bs As.

Maschinski, J. y T.G. Whitham. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability and timing. American Naturalist 134:1-19

McNaughton, S.J. 1986. On plants and herbivores. American Naturalist 128:765-770.

McAllister, R.S. y L.C. Haderlie. 1985. Seasonal variations in Canada Thistle (*Cirsium arvense*) root bud growth and root carbohydrate reserves. Weed Science 33:44-49.

McConnaughay, K.D. y J.S. Coleman. 1998. Can plants track changes in nutrient availability via changes in biomass partition?. Plant and Soil 202:201-209.

McConnaughay, K.D. y J.S. Coleman. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality. A test along three resource gradients. Oecologia 113:447-455.

McLaughlin, S.P. 1985. Economic prospects for news crops in the southwester United Sates. Economic Botany 39(4):473-481.

Mclaughlin S.P. y R.R. Williams. 2000. Carbohydrates and flowering in *Hesperaloe funifera* (Koch) *Trel* (Samandoque). Boletin de la Sociedad Botanica de Mexico 66:67-72

McPherson K. y K. Williams. 1998. The role of carbohydrate of reserves in the growth, resilience, and persistence o cabbage palm seedlings (*Sabal paletto*). Oecologia 117:460-468.

Mehouachi, J., D. Serna, S. Zaragoza, M. Agusti, M. Talon y E. Primo-Millo. 1995. Defoliation increases fruit abscission and reduces carbohydrate levels in developing fruits and woody tissues of *Citrus unshiu*. Plant Science 107:189-197.

Méndez, A. y J.R. Obeso. 1993. Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). Canadian Journal of Botany 71:309-314.

Miller, M.F. 1996. Acacia seed predation by bruchids in an African savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 33:1137-1144.

Miyazaki, Y., T. Hiura, E. Kato y R. Funada. 2002. Allocation of resources to Reproduction in *Styrax obassia* in a masting year. *Annals of Botany* 89:767-772.

Mollard, F.P.P., P.S. Hoc y R.A. Palacios. 2000. *Prosopis abbreviata* (Mimosaceae), y su presunto origen híbrido. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 35(3-4):305-313.

Mooney, H.A., J. Hummerow, W. Johnson, D.J. Parsons, S. Keeley, A. Hoffmann, R.I. Hays, J. Gilberto y C. Chu. 1977. The producers, their resource and adaptive responses. In: Money, H.A: (Eds), *Convergent Evolution in Chile and California. Mediterranean Climate Ecosystems* Dowden/Hutchison/Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, pp 85-143

Mooney, H.A. y S.L. Gulmon. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* 32:198-206.

Mooney, H.A. y R.I. Hays. 1973. Carbohydrate storage cycles in two Californian Mediterranean climate trees. *Flora* 162S:295-304.

Mooney, H.A., B.B. Simpson y O.T. Solbrig. 1982. Mesquite. In: Simpson, B.B. (Ed.) "US/lbs Synthesis Series 4th edition". Stroudsburg Pennsylvania. 259 pp.

Morello, J. 1958. La Provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* II 2:5-115.

Morello, J. y J. Adámoli. 1967. Vegetación y ambiente del NE del Chaco argentino. Guía de viaje del tramo Resistencia-Pilcomayo. IX Jornadas Botánicas Argentinas Nota Offset, 75 pp

Morello, J., N.E. Crudell y M. Sarraceno. 1971. Los vinalares de Formosa (República Argentina). (La colonizadora leñosa *Prosopis ruscifolia* Gris.). INTA Serie Fitogeográfica 11.

Moriuchi, K. y A. Winn. 2005. Relationships among growth, development and plastic response to environment quality in a perennial plant. *New Phytologist* 166:149-158.

Mundell, T.L., S.M. Landhausser y V.J. Lieffers. 2008. Root carbohydrates and aspen regeneration in relation to season of harvest and machine traffic. *Forest Ecology and Management* 255:68-74.

Neff, J.L., B.B. Simpson y A.R. Moldenke. 1977. Flowers-flower visitor system. In: G.H. Orinas and O.T. Solbrig (Eds) *Converget Series* Cap. 6: 204-223. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg.

Nelson, D.W. y L.E. Sommers. 1973. Determination of total nitrogen in plant material. *Agronomic Journal* (65): 109-112.

Neter, J., M.H. Kutner, C.J. Nachtsheim y W. Wasserman. 1996. *Applied lineal statistical Models*. 4th edition.

Obeso, J.R. 1993. Does defoliation affect reproductive output in herbaceous perennials and woody plants in different way?. *Functional Ecology* 7:150-155

Obeso, J.R. 1997. Costs of reproduction in *Ilex aquifolium*: effects at tree, branch and leaf levels. *Journal of Ecology* 85:159-166.

Obeso, J.R. 1998. Effects of defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. *Functional of Ecology* 12:486-491.

Orozco-Villafuerte, J., F. Cruz-Sosa, E. Ponce-Alquiciera, y E.J. Veron-Carter. 2003. Mesquite gum: fractionation and characterization of the gum exuded from *Prosopis laevigata* obtained from plant tissue culture and from wild trees. *Carbohidrates Polymers* 54:327-333.

Ortiz, P.L., M. Arista y S. Talavera. 1999. Distance-independe fruit-set pattern in a dioecious population of *Ceratonia siliqua* (Caesalpiniceae). *Flora* 194:277-280.

Paige, K.N. y T.G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129:407- 416.

Palacios, R.A. y L.D. Bravo. 1974. Estudio morfológico de las semillas de algunos *Prosopis* del nordeste argentino. *Darwiniana* t.18, 3-4:435-452.

Palacios, R.A. y L.D. Bravo. 1975. Estudio morfológico de las semillas de algunos *Prosopis* del nordeste argentino. *Darwiniana* t.19, 2-43:57-372.

Palacios, R.A. y L.D. Bravo. 1981. Hibridación natural en *Prosopis*: evidencias morfológicas y cromotográficas. *Darwiniana* 23(1):3-35.

Palacios, R.A., M.A. Aguillo, M.A. Mom, S. Torregosa y P. Picca. 1988. Especies del género. Taxonomía. In: *Prosopis* en Argentina. Primer Taller Internacional sobre Recurso Genético y Conservación de Germoplasma en *Prosopis*. pp. 15-190. Universidad Nacional de Córdoba-Universidad Nacional de Buenos Aires.

Palacios, R.A., P.S. Hoc, D.A. Burghardt y A.E. Vilela. 2000. *Prosopis* L. Biodiversidad y clasificación, estrategias adaptativas, reproductivas e importancia económica. En: Frías-Hernández, V. Olalde-Portugal y E.J. Vernon (Eds), El mezquite árbol de usos múltiples. Estado actual del conocimiento en México. Universidad de Guanajuato, México Pp. 13-35.

Palacios, R. y M.M. Brizuela. 2005. *Prosopis*, Fabaceae. Catalogo de la Flora Fanerogámica Argentina. Fascículo 92, 128. Fabaceae parte 13. Missouri Botanical Garden, CONICET Paruelo, J.M.; E.G. Jobbágy; O.E. Sala, W.K. Laurenroth y Burke I.C. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8:194-206.

Palacio, S., P. Millard y G. Montserrat-Martí. 2006. Aboveground biomass allocation patterns within Mediterranean sub-shrubs: a quantitative analysis of season dimorphism. *Flora* 201:612-622.

Palacio, S., M. Maestro y G. Montserrat-Martí. 2007. Relationship between Shoot-rooting and Root-sprouting Abilities and the Carbohydrate and Nitrogen Reserves of Mediterranean Dwarf Shrubs. *Annual Botany* 100(4):865 - 874.

Parizek, B., M. de la Reta, L. Catalan, M. Balzarini y U. Karlin. 2000. Observaciones fenológicas del algarrobo negro (*P. flexusa* D.C) y del algarrobo blanco (*P. chilensis*) en el Chaco árido. *Multequina* 9:135-146.

Paruelo, J.M., E.G. Jobbágy, O.E. Sala, W.K. Lahuenroth y I.C. Burke. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8:194-206.

Pawsey, C.K. 1960. Cone production reduced, apparently by drought, in the southeast (of South Australia). *Australian Forestry* 24:74-75.

Picca, P.I., P.S. Hoc, M.A. Agulló y R.A. Palacios. 1990. Pollen vitality and morphology in three *Prosopis* species. *Bull. IGSM (Int. Group for the study of Mimosoideae)*. 18:124-134.

Pinto, M. y E. Riveros, 1989. Variation of fruit production and quality of different ecotypes of chilean algarrobo *P. chilensis* (Mol.) En *New crops for food and industry*. Editado por G.E. Wickens, N. Haq. y P. Day. Chapman and Hall 280-287.

Poorter, H. 1989a. Growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiologia Plantarum* 75:237-244

Poorter, H. 1989d. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. Academic P. pp. 45-68.

Poorter, H., C. Van de Vijver, R. Boot y H. Lambers. 1995. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil* 171:217-227

Poorter, H. y O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27:595-607.

Potvin, C., M.J. Lechowicz y S. Tardif. 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71:1389-1400.

Primack, R.B. y P. Holl. 1990. Cost reproduction in the pink lady's slipper orchid: a four year experimental study. *American Naturalist* 136:638-656.

Primack, R.B., S.L. Miao y K.R. Becker. 1994. Costs of reproduction in the pink lady's Slipper orchid (*Cypripedium acaule*): defoliation, increased fruit production, and fire. *American Journal of Botany* 81(9):1083-1090.

Ramírez, N. 1993. Production and cost of fruits and seeds among life forms. *Biotropica* 25:46-60

Ravetta, D.A. y A. Soriano. 1998. Alternatives for the development of new industrial crops for Patagonia. *Ecología Austral* 8:297-307.

Reekie, E.G. y F.A. Bazzaz, 1987a. Reproductive effort in plants: carbon allocation to reproduction. *American Naturalist* 129:879-896

Reekie, E.G. y F.A. Bazzaz, 1987b. Reproductive effort in plants: Does carbon reflect the allocation to reproduction?. *American Naturalist* 129:897-906.

Reekie, E.G. y F.A. Bazzaz, 1987c. Reproductive effort in plants: effect of reproduction on vegetative activity. *American Naturalist* 129:907-919.

Reekie, E.G. 1998. An explication for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major*. *Canadian Journal of Botany* 76:43-50.

Reich, P.B., M.B. Walters y D.S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365- 392.

Reid, J.S.G. y M.E. Edwards. 1995. Galactomannans and other cell wall storage polysaccharides in seeds, In: A.M. Stephen (Ed.). *Food polysaccharides*. Marcel Dekker, Inc. New York, 155-186.

Roig, F. 1987. Árboles y Arbustos en *Prosopis flexuosa* y *P. alata*. *Parodiana* 5(1):49-64.

Roig, F.A. 1993a. Aportes a la etnobotánica del género *Prosopis*. In: U.d.B.y.F.V. (IADIZA) (Ed.). *Contribuciones Mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y el Caribe de la Red de Forestación del CIID. Conservación y Mejoramiento de Especies del Género *Prosopis**. Mendoza, Argentina 99-119.

Roig, F.A. 1993b. Informe Nacional para la Selección de Germoplasma en Especies del Género *Prosopis* de la República Argentina. In: U.d.B.y.F.V. (IADIZA) (Ed.). *Contribuciones Mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y el Caribe de la Red de Forestación del CIID. Conservación y Mejoramiento de Especies del Género *Prosopis**. Mendoza, Argentina 1-36.

Rosenthal, J.P. y P.M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9:145-148.

Rosenthal, J.P. y P.M. Kotanen. 1988. Terrestrial plant tolerant to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9:145-148.

Sacchi, C.F. y E.F. Connor (1999). Changes in reproductions and architecture in flowering dog-wood, *Cornus florida*, after attack by the dogwood club gall, *Resseliella clavula*. *Oikos* 86:138-146.

Sakai, A. y S. Sakai. 1998. A test for the resource remobilization hypothesis: tree sprouting using carbohydrates from above-ground parts. *Annals of Botany* 82:213-216.

Sala, O. E., M. E. Biondini y W. K. Lauenroth. 1989. Bias in estimates of primary production: an analytical solution. *Ecological Modelling* 44:43-55.

Salvo, B., C. Botti, y M. Pinto. 1988. Flower induction and differentiation in *Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz and their relationship with alternate fruit bearing. In: Habit, M.A y J.V. Saverdra (Ed.) "The current state of knowledge of *Prosopis juliflora*, pp. 269-275, Rome, FAO.

Saunders, R.M., R. Becker, D. Meyer, F.R. Del valle, E. Marco y M.E. Torres. 1986. Identification of commercial milling techniques to produce high sugar, high fiber, high protein, and high galactomannan gum fractions from *Prosopis* pods. *Forest Ecology and Management* 16:169-180.

Saunders, R.M. y R. Becker, 1989. Development of *Prosopis* species leguminous tree as an agricultural crop. Pp. 288-302, In: Wickens, G, N. Haq y P. Day (eds.). *New Crops for food and industry*. Chapman and Hall, London.

Schemske, D.E. 1977. Flowering phenology and seed set in *Claytonia virginica* (Portulacaceae). *Bulletin of Torrey Botany Club* 104:254-263.

Schaffer, A.A., E.E. Goldschmidt, R. Goren y D. Galili. 1985. Fruit set and carbohydrate status in alternate and non-alternate bearing citrus cultivars. *Journal American Society for Horticultural Science* 110: 574-578.

Shea, M.M. y M.A. Watson. 1989. Patterns of leaf and flower removal: their effects on fruit growth in *Chamaenerion angustifolium* (Fireweed). *American Journal of Botany* 76(6):884-890.

Shi, P., C. Corner y G. Hoch. 2006. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China. *Basic and Applied Ecology* 7:370-377

Siegel, S. 1974. *Estadística No Paramétrica*. Editorial Trillas. México

Siemens, D.H., B.E. Ralston y C.D. Johnson. 1994. Alternative seed defense mechanism in a palo verde (Fabaceae) hybrid zone: effects on bruchid beetle abundance. *Ecological Entomology* 19:381-390.

Simpson, B.B. 1977. Breeding systems of the dominant perennial plants of two disjunct warm desert ecosystems. *Oecologia* 27:203-226.

Simpson, B.B. y O.T. Solbrig. 1977. Introduction. In: B.B. Simpson (Ed.). *Mesquite. Its biology in two Desert Scrub Ecosystems*. U.S./ibp synthesis series 4. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 1-26.

Solbrig, O. y P.D. Cantino. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae Mimosoideae). *Journal of Arnold Arboretum* 56:185-210

Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas* X(4):323-347.

Soriano, A. 1983. Deserts and semideserts of Patagonia, In: West N.E. *Temperate Deserts and Semideserts*. Elsevier Scientific, Amsterdam. P: 423-460.

Souza, S.M. y C.E.S. Nascimento. 1984. Propagación vegetativa de algarroba a través de estacas. EMBRAPA-CPATSA, Petrolina 3p.

Stearns, S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3:259-268.

Stephenson, A.G. 1979. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Evolution* 33:200-209

Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:253-279.

Stephenson, A.G. y J. A. Winsor. 1986. *Lotus corniculatus* regulate offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution* 40:453-458.

Sterans, S.C. 1976. Life history tactics: a critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 8:145-450.

Susko, D.J. y L. Lovett-Doust. 2000. Plant-size and fruit position effects on reproductive allocation in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *Canadian Journal of Botany* 78:1398-1407.

Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flowers ratios in plants? *Evolution* 40:117-128.

Sweet, G.B. 1973. Shedding of reproductive structures in forest trees. *In*: Kozlowski, T.T. (Ed.) "Shedding of Plant Parts". pp 341-382. New York: Academic Press

Teixeira, E.I., D.J. Moot y M.V. Mickelbart. 2007. Seasonal patterns of root C and N reserves of Lucerne crop (*Medicago sativa* L.) grown in a temperate climate were affected by defoliation regime. *European Journal of Agronomy* 26:10-20.

Thalman, C., J. Freise, W. Heitland y S. Backer. 2003. Effects of defoliation by horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) on reproduction in *Aesculus hippocastanum*. *Trees* 17:383-388.

Thomson, J.D. 1989. Deployment of ovules and pollen among flowers within inflorescences. *Evolutionary Trends in Plants* 3:65-68

Tissue, D.T. y S.J. Wright. 1995. Effects of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrates cycle of tropical forest shrubs. *Oecologia* 102:518-527.

Udovic, D. y C. Aker. 1981. Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. *Oecologia* 49:245-248

Vallejos, L.L. 1991. Las formaciones vegetales del NE del departamento de Curuzú Cuatiá (Corrientes) y sus relaciones con el suelo. *Paradonia* 6:323-335.

Van Noordwijk, A.J. y T. de Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist* 128:137-142

Vanderklein, D.W. y P.B. Reich. 1999. The effects of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespan and growth habits. *New Phytologist* 144:121-132.

Vega, C.R.C., V.O. Andrade, F.H. Andrade y S.A. Uhart. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany* 85:461-468.

Vega, M.V., G. Castillo de Meler, V. Perez y O.A. Bovo. 1999. Obtención de plantas de *Prosopis alba* (Leguminosae) mediante acodos aéreos. *Pitón* 65:83-86

Vega, M.V., G. Castillo de Meler, A. Russo de Bordoy y O.A. Bovo. 2002. Enraizamiento de acodos aéreos realizados de árboles adultos de *Prosopis alba*. *Novenas Jornadas de Técnicas Forestales*. INTA-FCF-MEYRNRYT. El dorado, Misiones, Argentina.

Vilela, A.E. 1993. Anatomía foliar de *Prosopis*, estrategias adaptativas en *P. nigra*. *Darwiniana* 32(1-4):99-108.

Vilela, A.E. y R.A. Palacios. 1995. Anatomía foliar de *Prosopis* (Leguminosae-Mimosidae): estrategias adaptativas en *P. ruscifolia*. *Arnaldoa* 3(1):19-28.

Vilela, A.E. y R.A. Palacios. 1998. Nueva clave para la identificación de especies sudamericanas del genero *Prosopis* (Mimosaceae). *Arnaldoa* 5(1):57-66

Vilela, A.E. y D.A. Ravetta. 2001. The effect of seed scarification and soil media on germination, growth, storage and survival of seedlings of five species of *Prosopis*. *Journal Arid Environments* 48:171-184.

Vilela, A.E., M.J. Rennella y D.A. Ravetta. 2003. Responses of tree-type and shrub-type *Prosopis* (Mimosaceae) taxa to water and nitrogen availabilities. *Forest Ecology and Management* 186:327-337.

Vilela, A.E. y D.A. Ravetta. 2005. Gum exudation in south-American species of *Prosopis* L. (Mimosaceae). *Journal of Arid Environments* 60:389-395.

Vilela, A.E., M.L. Bolkovic, P. Carmanchahi, M. Cony, D. de Lamo y D. Wassner. 2009. Past, present and potential uses of native flora and wildlife of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments* 73:238-243

Villagra, P.E. 1996. Efecto de la Salinidad en el Establecimiento, Crecimiento y Relaciones Hídricas en *P. argentina* y *P. alpataco* en Distintos Tipos de Suelos. I Jornadas de la Asociación Argentina de *Prosopis*.

Villagra, P.E. 1998. Comparación del comportamiento fitosociológico y ecofisiológico de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Fabaceae, Mimosoideae). Tesis doctoral. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. 130 pp.

Villagra, P.E. y F.A. Roig. 2002. Distribución y fitosociología de *Prosopis argentina* y *Prosopis alpataco* (Fabaceae, Mimosoideae). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 37(1-25):99-106.

Villar, R., P. Ruíz-Robledo, J.L. Quero, H. Porter, F. Valladares y T. Marañón. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas, aspectos funcionales e implicaciones funcionales. Capítulo 7: Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Pág.191-227.

Vir, S. 1996. Bruchid infestation of leguminous trees in the Thar desert. Tropical Science 36:11-13

Wagner, F. 1981. Resins, water soluble. B.F. Goodrich Chemical Company. ECT 2nd ed. Vol. 17, 391-410 pp.

Wan, C. y R.E. Sosebee. 1990. Relationship of photosynthetic rate and edaphic factors to root carbohydrate trends in honey mesquite. Journal of Range Management 43: 171-176.

Wang, R., L. Chen, Y. Bai y Ch. Xiao. 2008. Seasonal dynamics in resource partitioning to shoot and storage in response to drought in a perennial rhizomatous grass, *Leymus chinensis*. Journal of Plant Growth Regulation 27:39-48

Waterman, P.G. y S. Mole. 1994. Analysis of phenolic plant metabolites. Ed. J.H. Lawton & G.E. Likens. Oxford, Blackwell Scientific Publications, pp. 238.

Weih, M., A. Rönnberg-Wästljung y C. Glynn. 2006. Genetic basis of phenotypic correlations among growth traits in hybrid willow (*Salix dasyclados* x *S. viminalis*) grown under two water regimes. New Phytologist 170: 467-477

Weiner, J. 1988. Variation in the performance of individuals in plant populations. In: *Plant population Ecology*. Dary, A.J., Hutchings, M.J., and Watkinson, A.R. (Eds.). pp 18, 59-81. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6/4:207-215.

Whigham, D. F. 1990 The effects of experimental defoliation on the growth and reproduction of a woodland orchid, *Tipularia discolor*. *Canadian Journal of Botany* 68: 1812-1816

Williams, M.J. 1994. Crop ecology, production y management: Reproductive-resource allocation in rhizome peanut. *Crop Science* 34:477-482.

Willson, M.F. y B. Rathcke. 1974. Adaptative design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. *American Midland Naturalist* 92:47-57.

Willson, M.F. y W. Schemske. 1980. Pollinator limitation, fruit production and floral display in Paw paw (*Asimina triloba*). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107:401-408.

Willson, M. F. y N. Burley. 1983. Mate choise in plants: tactics, mechanisms, and consequences. Princeton University Press. Princeton NJ.

Wilson, S.L. y G.L. Kerley. 2003. The effect of plant spinescence on the foraging efficiency of bushbuck and boergoats: browsers of a similar body size. *Journal of Arid Environments* 55:150-158.

Wink, M. 1988. Plant breeding: Importance of plant secondary metabolites for protection against pathogens and herbivores. *Theoretical and Applied Genetics* 75:225-233.

Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* 64:47-53.

Wright, I.J. y M. Westoby. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87:85-97.

Wright, G.C. 2000. Girdling "Fairchild" Mandarins and "Lisbon" Lemons to improve fruit size Kilby, M. (2000), In: Wright, G.C & Kilby, M., (Eds), *Deciduous fruit and nut research report*. pp 40-47. College of Agriculture and Life Series, Tucson: University Arizona. 123 pp.

Wright, I.J. y M. Westoby. 2004. The economics of leaves. *Australian Science* 25:34-38.

Wright, S.D. y D.M. McConnaughay. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* 14:119-131

Würth, M.K.R., S. Pelaez-Riedl, S.J. Wright y Ch. Koner. 2005. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* 143:11-24

Wyatt, R. 1981. The biology reproductive of *Asclepias tuberosa* II. Factors determining fruit-set. *New Phytologist* 88:375-385.

Wyatt, R. 1982. Inflorescences architecture: how flowers number, arrangement, and phenology affects pollination and fruit-set. *American Journal of Botany* 69:585-594.

Wyka, T. 1999. Carbohydrates storage and use in a population of the perennial herb, *Oxytropis sericea*. *Oecologia* 120:198-208.

Yemm, E.W. y A.J. Willis. 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemistry Journal* 57:508-514.

Young, T.P., M.L. Stanton y C.E. Christian. 2003. Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya. *Oikos* 101:171-179.

Zahner, R. 1968. Water deficits and growth of tree in "Water deficit and plant growth" (T.T. Koslowski, ed.) Vol. 2, pp 191-254 Academic Press. New York.

Zitzer, S.F., S.R. Archeer y T.W. Boutton. 1996. Spatial variability in the potential for symbiotic N₂ fixation by woody plants a subtropical savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 33:1125-1136.



ELSEVIER

Journal of Arid Environments 63 (2005) 696–705

www.elsevier.com/locate/jnlabr/yjare

Journal of
Arid
Environments

Differences in production and mortality of reproductive structures in two *Prosopis* L. (Mimosaceae) shrub species from Patagonia, Argentina

R.E. Cariaga^a, P.R. Agüero^{a,b}, D.A. Ravetta^{b,c}, A.E. Vilela^{a,c,*}

^aMuseo Egidio Feruglio, Av. Fontana 140, U9100GYO Trelew, Chubut, Argentina

^bCultivos Industriales, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina

^cCONICET, Argentina

Received 10 September 2004; received in revised form 3 March 2005; accepted 13 March 2005

Available online 27 April 2005

Abstract

Prosopis L. pods have been proposed as a source of gum (galactomannans), with potential applications as a thickening agent in the food industry. The objective of this work was to compare, under field conditions, the production and mortality of reproductive structures in two sympatric shrub species of *Prosopis*: *P. alata* Phillipi and *P. denudans* Bentham. Our results indicate that fruit production in *Prosopis denudans* and *P. alata* is very low and erratic in non-irrigated lands. Although large quantities of flowers (15,000–25,000 flowers*0.40 m⁻²) can be found in one flowering season, 70–80% are shed before they reach anthesis and 20–28% are aborted between anthesis and fruit set. We conclude that the utilization of native populations of *Prosopis denudans* and *P. alata* for fruit production in Patagonian steppe, could not guarantee a consistent supply for the food industry.

© 2005 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Reproduction; Mesquite; Abortion; Bruchids; Flower production; Fruit shed

*Corresponding author. Museo Egidio Feruglio, Av. Fontana 140, U9100GYO Trelew, Chubut, Argentina. Tel./fax: + 54 2965 432100.

E-mail address: avilela@mef.org.ar (A.E. Vilela).

1. Introduction

There are several socio-economical as well as ecological reasons that justify the search and development of new crops (Knowles et al., 1984). In areas such as the Patagonian steppe, with an inherent low net primary productivity due to annual precipitation below 200 mm year^{-1} , strong winds that cause high evaporation rates, low mean annual temperature, and extreme winter temperature (Cabrera, 1994), there are few possibilities for the cultivation of traditional crops. One of the ways to obtain economic returns in these areas has been to search and domesticate plant species native to the arid lands and with the potential for yielding products with industrial, medicinal or food/feed uses. In particular in Patagonia, candidate species have been selected for two different conditions: irrigated valleys and non-irrigated steppe. In river valleys, new crop species can be put into a more traditional production with irrigation (Ravetta and Soriano, 1998). In non-irrigated lands, native stands of target species can be harvested and manipulated to increase their productivity.

This study was carried out in the ecotone Monte-Patagonia, where two *Prosopis* shrubs are dominant: *P. alpataco* Bentham and *P. denudans* Phillipi (León et al., 1998). Seed oil content of 3–14%, with major components of palmitic, oleic and linoleic acids (Madriñan Polo et al., 1976), and mesocarp gum content of 7–10%, have been reported for these species (Kalman, 2000). *Prosopis* pod gum (galactomannans), has potential applications as thickening agent in the food industry (Cruz Alcedo, 1999).

One of the main problems faced when harvesting native stands or cultivating *Prosopis* is that very little knowledge is available on its reproductive biology. Most *Prosopis* species produce abundant flowers at a predictable time of the year, since they can bloom more or less independently of yearly fluctuation in rainfall (Simpson et al., 1977), responding in fact to photoperiod, and to the length of the growing season (Solbrig and Cantino, 1975). Despite the predictability with which *Prosopis* species bloom, a great variability in fruit production has been observed (Salvo et al., 1988). Some species may bear a large amount of fruits in one season whereas in others its production may be nil (Mooney et al., 1982).

The objective of this work was to evaluate the production and loss of reproductive structures, during two growing seasons, in *Prosopis denudans* and *P. alpataco*. Here, we divided the period between flower initiation and seed maturation into stages, we compared flower production and mortality rate, fruit initiation, flower:fruit ratio and seed set and predation under field conditions during two growing seasons for both woody perennials.

2. Materials and methods

2.1. Study site and species

The study was conducted in the Department of Rawson, Province of Chubut, Argentina. Mean annual precipitation at Chubut coast is ca. 170 mm, with a

homogenous distribution throughout the year. This rainfall regime results in a strong summer water deficit. As some *Prosopis* tend to reproduce asexually in Patagonia, specially *Prosopis denudans*, individuals chosen for the study were at least 100 m apart one from the other.

Prosopis pods are consumed by native fauna (fox, choique, guanaco, etc), domestic livestock (mainly sheep and horses) and insects (mainly bruchid beetles, Coleoptera: Bruchidae; Kingsolver et al., 1977). Predation by most part of native animals and domestic cattle can be prevented by fencing *Prosopis* plots, but pods cannot be isolated from seed feeders (Kingsolver et al., 1977), that prevent further use of seeds as a source of gum or oil. During our study, all fauna and domestic cattle were excluded from the experiment, but insect herbivores were not. Seeds were visually examined for bruchid attack using a stereoscopic microscope. Seeds with bruchid holes were considered to be infested.

2.2. Inflorescence production, fruit initiation and abortion

The number of inflorescences located on the surface of the canopy of each individual was counted on a 0.40 m² area (3 reps/individual; 10 individuals/species in each population), with the aid of a frame, for two growing seasons (2000–2001 and 2002–2003), for two populations. The dimension of the area used to compare flower and fruit production was selected because both species differ in size, and 0.40 m² was the maximum area suitable for *P. denudans*. The selection of a bigger area should have excluded from our study several individuals of the stand, with a surface of canopy not big enough for three replicated measures of 0.40 m². In order to determine inflorescence abortion, three branches per individual (10 reps/species) were labeled and the number of inflorescences per branch counted once a week for an 8-week period. A total of 269 inflorescences for *P. denudans* and 189 inflorescences for *P. alpataco* were monitored.

The number of flowers per inflorescence (5 reps/individual; 10 individual/species) and the fruit:flower (FR:FL) ratio were recorded during two growing seasons for both species (2000–2001 and 2002–2003) in two populations.

Flower mortality within an inflorescence was calculated as the decrease in the number of flowers per inflorescence 5–10 days after anthesis (10 reps/individual; 10 individuals/species; Genise et al., 1990). We were able to differentiate between flower abortion and flower predation by observing either a scar (abortion) or the remains of the flower (predation). Flower predation was negligible for both species in the studied populations, although it may be common in other populations (Vilela and Agüero, pers. obs.).

Fruit initiation was determined when the enlarged ovary protruded 2 mm from the perianth. Fruit set, was considered when fruits were observed to be turning from green to yellow or brown (Montgomery et al., 2001). Fruit initiation, throughout the paper, refers to immature pods. The timing of flower and fruit mortality was documented from flower opening until fruit had reached mature size in the two species. FR:FL ratio was calculated as the number of fruits initiated in each inflorescence related to the average number of flowers of the individual.

Fruit set was determined in a total of 30 infructescences per species. Seed set, abortion and predation were determined in 30 fruits per species.

2.3. Data analysis

Normal distributed variables were compared through *t*-test for independent samples. Data from non-Gaussian populations were compared through non-parametric tests: Mann–Whitney rank sum test to compare independent samples and Wilcoxon test for paired samples.

3. Results

3.1. Flower production and mortality

3.1.1. Pre-anthesis

The number of inflorescences per unit area (0.40 m^2) did not differ between species ($p = 0.38$; Table 1). The number of inflorescences per branch was significantly higher in *P. denudans* than in *P. alpataco* ($P < 0.01$), although after 23 days, no differences were found between species (Fig. 1). The number of flowers per inflorescence in *P. alpataco* was significantly higher than in *P. denudans* ($p < 0.01$; Table 1). This larger number of flowers per inflorescence found in *P. alpataco* resulted in a significantly larger total number of flowers per unit area of canopy in this species compared to *P. denudans* (Table 1).

The rate of pre-anthesis flower mortality indicated in Table 1 is comprised by two variables: inflorescence abortion and flower mortality within an inflorescence. The rate of inflorescence abortion did not differ between species ($p = 0.13$), although *P. denudans* showed a trend to abort more inflorescences ($50.84 \pm 7.35\%$) than *P. alpataco* ($36.16 \pm 6.6\%$). The proportion of initiated flowers shed in each inflorescence was higher ($p = 0.01$) in *P. alpataco* ($43.1 \pm 5.6\%$) than in *P. denudans*

Table 1
Mean values (\pm S.E.) of reproductive components in two shrub species of *Prosopis*

	<i>Prosopis alpataco</i>	<i>Prosopis denudans</i>
Pre-anthesis number of inflorescences $*0.40 \text{ m}^{-2}$	199.1 \pm 55.4a	309.4 \pm 71.4a
Pre-anthesis number of flowers per inflorescence	131.1 \pm 5.6a	55.0 \pm 2.0b
Pre-anthesis number of flowers $*0.40 \text{ m}^{-2}$	25,589.6 \pm 2472.3a	16,378.1 \pm 3518.3b
Pre-anthesis flower mortality (% number of flower $*0.40 \text{ m}^{-2}$)	71.4 \pm 1.3b	80.4 \pm 0.7a
Anthesis number of flowers per inflorescence	75.8 \pm 8.6a	52.67 \pm 2.4b
Anthesis number of flowers $*0.40 \text{ m}^{-2}$ (13/12/02)	7506.7 \pm 1252.8a	3,308.0 \pm 763.0b
Flower mortality between anthesis and fruit set (% flower $*0.40 \text{ m}^{-2}$)	28.4 \pm 1.3a	19.5 \pm 0.7b

Different letters between columns indicate statistical differences at $p < 0.05$.

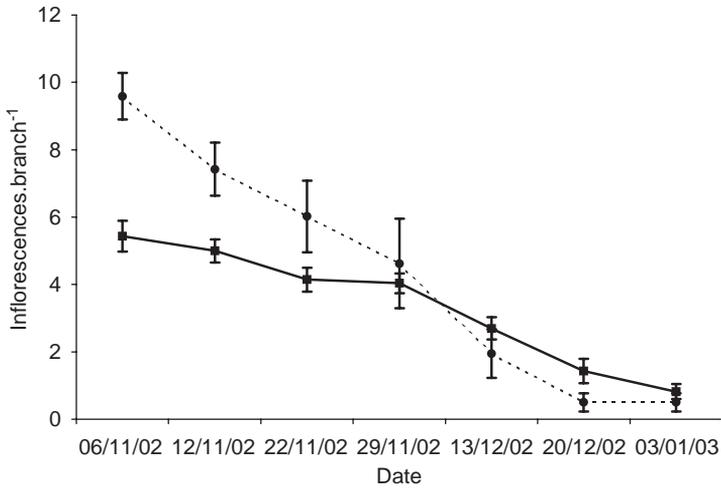


Fig. 1. Decline in the mean number (\pm S.E.) of inflorescences per branch over a single flowering season in *P. alpataco* (■) and *P. denudans* (●), two shrub species native to Patagonia, Argentina.

($7.4 \pm 2.6\%$). The overall mortality of initiated flowers was higher ($p < 0.01$) in *P. denudans* than in *P. alpataco* (Table 1).

3.1.2. Anthesis

The number of initiated flowers per inflorescence that reached anthesis in *P. denudans* was similar to that in pre-anthesis ($p = 0.44$) while for *P. alpataco*, this number was significantly lower than in pre-anthesis ($p < 0.001$). The number of flowers per inflorescence and per unit area was greater ($p < 0.01$) in *P. alpataco* than in *P. denudans* (Table 1).

3.2. Fruit initiation, fruit:flower ratio and fruit mortality

Average fruit initiation (in December) per inflorescence was significantly higher in *P. alpataco* than in *P. denudans* ($p = 0.007$; Fig. 2), while from mid-January on, due to the shedding of green fruits, no significant differences ($p = 0.17$) were found between species in the number of fruits. The overall FR:FL ratio was higher ($p < 0.01$) for *P. denudans* than for *P. alpataco* in December 2000 and January 2001, while for the 2002–2003 growing season no differences were found between species ($p = 0.49$ for December and $p = 0.77$ for January; Fig. 3). FR:FL ratio varied between years: *P. denudans* had a significant greater ratio the first year of observations than the second one ($p = 0.01$; Fig. 3) while no differences were found for *P. alpataco* ($p = 0.92$ for December and $p = 0.33$ for January).

When comparing the number of flowers required to set one fruit, we found a significant decrease between 2000–2001 and 2002–2003 on *P. denudans* (45.5 ± 4.9 vs 8.2 ± 0.8 flowers per fruit, respectively; $p < 0.01$) while no differences were found in *P. alpataco* (46.5 ± 10.5 vs 65.7 ± 12.0 , respectively; $p = 0.29$).

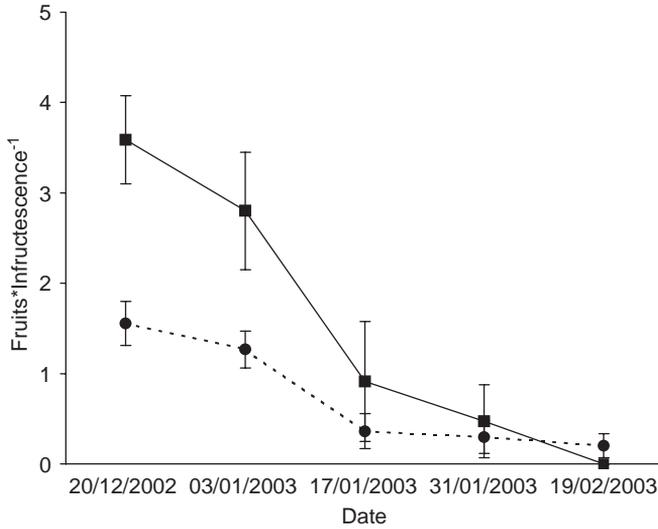


Fig. 2. Decline in the mean number (\pm S.E.) of fruits per infructescence in *P. alpataco* (■) and *P. denudans* (●), two shrub species native to Patagonia, Argentina.

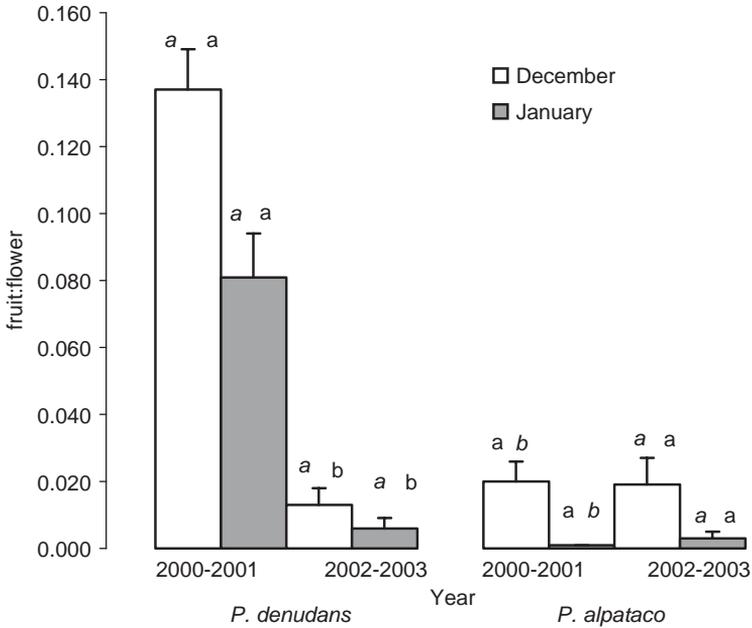


Fig. 3. Fruit:flower ratio for two *Prosopis* species. The ratio was calculated under field conditions at the end of December and January during two growing seasons: 2000–2001 and 2002–2003. Each pair of variables were compared using Mann–Whitney *U*-test. Different *italic* letters indicate significant differences at $p < 0.05$ between species for the same month and year, while similar normal letters indicate non-significant differences ($p > 0.05$) between years, for the same month and species.

3.3. Seed set and predation

The total number of seeds per pod was significantly higher ($p < 0.01$) in *Prosopis alpataco* than in *P. denudans* (11.5 ± 0.61 vs 9.12 ± 0.64 , respectively). The proportion of undamaged seeds per pod was significantly higher ($p < 0.01$) in *P. denudans* ($61.1 \pm 5.6\%$) than in *P. alpataco* ($11.45 \pm 3.9\%$). Most parts of *P. alpataco* seeds ($87 \pm 0.04\%$ vs $24.2 \pm 4.8\%$ in *P. denudans*) were attacked by bruchids (*Rhipibruchus prosopis*, Bruchidae, Coleoptera). Seed abortion was higher ($p < 0.01$) in *P. denudans* ($14.7 \pm 3.7\%$) than in *P. alpataco* ($1.55 \pm 0.006\%$).

4. Discussion and conclusions

The main goal of our study was to determine and compare the pattern of production and loss of reproductive structures in two *Prosopis* species native to Patagonia. The production of surplus flowers had been considered by many authors as a way of giving a plant advantages in terms of increased pollinator attraction and a higher degree of fertilization (Stephenson, 1979; Schemske, 1977) or, by others, as a way of increasing the male function of the flower (Willson and Rathcke, 1974). The overall pattern of flower mortality for both *Prosopis* species was that more than 70% of the flower buds that were initiated failed to reach anthesis. The abortion of inflorescences and flowers prior to anthesis precludes both the attraction of pollinators and the possibility of flowers functioning only as pollen donors, because in *Prosopis*, pollinators do not visit the flowers and pollen is not transported by them, until the moment in which the flower opens completely and nectar appears (Genise et al., 1990, 1991). Similar patterns of flower-bud abortion, before either pollen donation or pollination is possible, has been described for other perennials by Siemens et al. (1994) and Bowers (1996), among others.

Ehrlén (1991) proposed that surplus flowers are an expression of the plant's being selected to maintain enough ovaries to match the resources available for reproduction after predation, non-fertilization, and other mortality causes that are not maternally regulated. In this context, the overproduction of inflorescences can be explained as a buffer against loss due to early damage of flowers by herbivores (Bawa, 1983), a very common phenomenon in Patagonia (Agüero et al., unpubl. data).

When considering the pattern of flower mortality separately for each species, we observed that inflorescence abortion was the main mechanism responsible for pre-anthesis mortality in *P. denudans*, while intra-inflorescence flower abortion was the mechanism for *P. alpataco*. Stephenson (1981) stated that flower and fruit development depend, specially in perennials, on stored resources, and that the resources available to a given flower or fruit are a function not only of the reserve content of the branch, but also of the number of reproductive structures. According to this, inflorescence abortion observed in *P. denudans* could be the result of the competition among sinks for carbohydrate reserves within a branch. This point requires further manipulative investigation. The other mechanism, the abortion of

flowers within an inflorescence, has been explained in other species as a strategy to avoid the energetic and mechanical costs of maturing several offspring at one site (Stephenson, 1981) or to avoid direct herbivory by insects (Siemens et al., 1994).

Only between 0.05–0.25% of the flowers buds initiated fruits. Stephenson (1981) found similar results for other South American species of *Prosopis*. Only 20–45% of initiated fruits reached a full-size. A number of adaptive roles for fruit abortion have been suggested (Janzen, 1971, 1977; Udovic and Aker, 1981). Among them, the abortion of fruits as a physiological response to severe environmental stress such as drought (Pawsey, 1960), seems to be the most likely explanation to our observations in Patagonia. This response would increase the probability of survival of the plant by reducing its metabolic costs. Although it is obvious that resource availability can limit fruit and seed production, it is not clear how natural selection would favor genotypes that bear excess flowers, fruits and seeds, unless there is uncertainty in the availability of resources (Lee and Bazzaz, 1982). In harsh environments, such as Patagonia, while some uncertainty in resource availability (mainly water) cannot be ruled out, the investment of a large amount of resources in sexual reproductive structures does not seem to be justified by the probability of receiving an extra pulse of water in Summer, when water deficit is at a maximum (Cabrera, 1994).

Other explanations such as a selective elimination of fruits containing many aborted seeds (Sweet, 1973) are not probable, considering that in *Prosopis*, seed abortion (1–15% of the total number of seeds per pod) is not an important phenomena as it is in other leguminous species, in which seed abortion ranges from 40% to 84% (Bawa and Webb, 1984).

Predation is the last step of seeds loss. Bruchid beetles are major pests of fresh and stored leguminous seeds (Miller, 1996; Vir, 1996, among others). This phenomenon accounted for the destruction of most part of *P. alpataco* seeds (87%), while only 25% of *P. denudans* seeds found to be infested by bruchids. The reason for the preference of bruchids for *P. alpataco* seeds has not been established yet. Aizen (1991) found that pods of *Acacia aroma* with a greater number of seeds were preferred by female bruchids because this minimizes the energetic cost of searching for seeds and predation risks. Considering that *P. alpataco* has two or three times more seeds per pod than *P. denudans*, this explanation might be appropriate for our data.

Our evidence suggests that resource limitation is the main cause for the erratic production of *Prosopis denudans* and *P. alpataco* fruits in rain-fed lands. Although flower production is abundant, 70–80% of flowers are aborted before anthesis and 20–28% between anthesis and fruit set. The utilization for fruit production of native populations of *Prosopis denudans* and *P. alpataco*, in Patagonia steppe, could not guarantee a consistent supply for food industry.

Acknowledgements

Research was funded by Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PID 009). The authors want to thank Mr. Arevalo and Estancia Santa Isabel for providing field facilities.

References

- Aizen, M., 1991. Predación de semillas de Acacia aroma por el brúchido *Pseudopachumerina grata* en función de la posición de las semillas y el número de semillas por vaina. *Ecología Austral* 1, 17–23.
- Bawa, K.S., 1983. Pattern of flowering in tropical plants. In: Jones, C.E., Little, R.J. (Eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand-Reinhold, New York, pp. 394–410.
- Bawa, K.S., Webb, C.J., 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* 71 (5), 736–751.
- Bowers, J.E., 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus, *Opuntia engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123, 34–40.
- Cabrera, A., 1994. Regiones fitogeográficas argentinas Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Fascículo 1. ACME, Buenos Aires.
- Cruz Alcedo, G., 1999. Production and characterisation of *Prosopis* seed galactomannan. Doctorate Thesis, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, 113pp.
- Ehrlén, J., 1991. Why do plants produce surplus flowers? A reservoir model. *American Naturalist* 138, 918–933.
- Genise, J., Palacios, R., Hoc, P., Carrizo, R., Moffat, L., Mom, M., Agulló, M., Picca, P., Torregrosa, S., 1990. Observaciones sobre la biología floral de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae).II. Fases florales y visitantes en el distrito chaqueño serrano. *Darwiniana* 30 (1–4), 71–85.
- Genise, J., Palacios, R., Hoc, P., Agulló, M., Picca, P., 1991. Some new aspects of the floral biology of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae): behavior of the main insect visitors in West-Chaco (Argentina). *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 19, 130–145.
- Janzen, D.H., 1971. Escape of *Cassia grandis* beans from predators in time and space. *Ecology* 52, 664–679.
- Janzen, D.H., 1977. A note on optimal mate selection by plants. *American Naturalist* 111, 365–371.
- Kalman, D.M., 2000. Variabilidad interespecifica e interpoblacional en el contenido de goma en frutos de *Prosopis L.* (Mimosaceae) y su relación con el ataque de insectos. Tesis para optar al título de Ingeniero Agrónomo, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Kingsolver, J.M., Johnson, C.D., Swier, S.R., Teran, A., 1977. *Prosopis* fruits as a resource for invertebrates. In: Simpson, B.B. (Ed.), *Mesquite. Its biology in two desert ecosystems*. Pennsylvania, Dowden, Hutchinson and Ross Inc., Stroudsburg, pp 108–122.
- Knowles, P.F., Lessman, J., Bemis, W., Glase, M., Burns, E., Burrows, W., Copp, J., Creesch, R., Fike, W., Garret, R., Hill, L., Idso, S., Joliff, G., Jones, Q., Miller, J., Purcell, J., Robinson, R., Sampson, L., Sumner, D., Thompson, A.E., Voss, R., Wedin, W., Wolff, I., 1984. Development of new crops: needs, procedures, strategies, and options. Council for Agricultural Sciences and Technologies. Report No. 102, Ames IA, USA.
- Lee, T.D., Bazzaz, F.A., 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology* 63, 1364–1373.
- León, R., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J., Soriano, A., 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8, 125–144.
- Madriñan Polo, C., Hunziker, J., Cattaneo, P., 1976. Aceite de semilla de especies de *Prosopis* y *Prosopidastrum* (Leguminosae). *Anales de la Asociación Química Argentina* 64, 127–138.
- Miller, M.F., 1996. Acacia seed predation by bruchids in an African savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 33, 1137–1144.
- Montgomery, B.R., Kelly, D., Ladley, J., 2001. Pollinator limitation of seed set in *Fuchsia perscandens* (Onagraceae) on Banks Peninsula, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 39, 559–565.
- Mooney, H.A., Simpson, B.B., Solbrig, O.T., 1982. Phenology, morphology, physiology. In: Simpson, B.B. (Ed.), *Mesquite, Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, PA, pp. 26–43.

- Pawsey, C.K., 1960. Cone production reduced, apparently by drought, in the southeast (of South Australia). *Australian Forestry* 24, 74–75.
- Ravetta, D.A., Soriano, A., 1998. Alternatives for the development of new industrial crops for Patagonia. *Ecologia Austral* 8 (2), 297–307.
- Salvo, B., Botti, C., Pinto, M., 1988. Flower induction and differentiation in *Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz and their relationship with alternate fruit bearing. In: Habitat, M.A. (Ed.), *The current state of knowledge of Prosopis juliflora*. FAO, Rome, pp. 269–275.
- Schemske, D.E., 1977. Flowering phenology and seed set in *Claytonia virginica* (Portulacaceae). *Bulletin of Torrey Botany Club* 104, 254–263.
- Siemens, D.H., Ralston, B.E., Johnson, C.D., 1994. Alternative seed defense mechanism in a palo verde (Fabaceae) hybrid zone: effects on bruchid beetle abundance. *Ecological Entomology* 19, 381–390.
- Simpson, B.B., Neff, J.L., Moldenke, A.R., 1977. *Prosopis* flowers as a resource. In: Simpson, B.B. (Ed.), *Mesquite, Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, PA, pp. 84–107.
- Solbrig, O., Cantino, P.D., 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae Mimosoideae). *Journal of Arnold Arboretum* 56, 185–210.
- Stephenson, A.G., 1979. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Evolution* 33, 1200–1209.
- Stephenson, A.G., 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 253–279.
- Sweet, G.B., 1973. Shedding of reproductive structures in forest trees. In: Kozlowski, T.T. (Ed.), *Shedding of Plant Parts*. Academic Press, New York, pp. 341–382.
- Udovic, D., Aker, C., 1981. Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. *Oecologia* 49, 245–248.
- Vir, S., 1996. Bruchid infestation of leguminous trees in the Thar desert. *Tropical Science* 36, 11–13.
- Willson, M.F., Rathcke, B., 1974. Adaptative design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. *American Midland Naturalist* 92, 47–57.

1 **Ontogenetic Drift and Environmentally-Induced Phenotypic Changes in a**
2 **Perennial Shrub**

3
4 ALEJANDRA VILELA*, PAOLA AGÜERO, LUCIANA GONZÁLEZ-PALEO and
5 DAMIÁN RAVETTA

6
7 Museo Egidio Feruglio, CONICET. Av. Fontana 140, 9100 Trelew, Chubut, Argentina

8
9 Running Title: Plasticity in Prosopis

10
11
12 *For correspondence. E-mail: avilela@mef.org.ar

13
14
15

- 1 • Background and Aims Plants respond to variations in resource availability by
2 adjustments in biomass partition. At the same time, many phenotypic traits change
3 in a predictable way over the normal course of plant growth and development
4 (ontogenetic drift). The objective of this study was to examine the impact of water
5 stress on growth and allocation patterns of juvenile *Prosopis alpataco*, a perennial
6 shrub native to Patagonia Argentina, and to determine whether these adjustments
7 were a response to variable resource availability (true plasticity) or a consequence
8 of ontogenetic drift (apparent plasticity).
- 9 • Methods Plants were field-grown under two regimes of water availability (control
10 and water-stress) during five years. We compared phenotypic expression
11 throughout the vegetative phase of plant growth. Spinescence, carbohydrate storage
12 and biomass allocation, as a function of time and plant size, and allometric
13 relationships among various biomass components were studied.
- 14 • Key Results Alpataco showed a true adjustment in allocation to defence (spine mass
15 ratio) and to storage (stem carbohydrates). The optimal partitioning model did not
16 apply to the other variables considered in this experiment. Apparent plasticity was
17 found in root:shoot ratio, stem- and root-mass ratio and root carbohydrates content.
18 Root mass accumulation was lower under water-stress but changes occurred along
19 a fixed ontogenetic program. Root reserves increased over time in control and
20 stressed plants.
- 21 • Conclusions Low water availability induced a reduction in growth rate and true
22 plasticity in allocation to defence (spinescence) and to storage (stem
23 carbohydrates). As a function of normal growth (apparent plasticity) the allometry
24 of alpataco shifted belowground with increased age and the total carbon storage
25 pool increased.

1
2 Keywords: *Prosopis alpataco*, plasticity; carbohydrate reserves; defence; spinescence;
3 optimal partitioning, ontogenetic drift, perennial, allometry.

4

5 INTRODUCTION

6

7 Allocation is a central concept in life history theory (Stearns, 1992), and the analysis of
8 allocation patterns is the best available tool to investigate plants' priorities (Weiner, 2004).
9 Optimal partitioning theory suggests that plants respond to variations in resource
10 availability by partitioning biomass among various organs to optimize the capture of
11 resources in a manner that maximizes plant growth rate (Bloom et al., 1985; Hirose, 1987).
12 Therefore, plants that grow in environments of different quality are expected to differ in
13 traits such as size (Grime, 1977; Chapin, 1980, 1991; Hartgerink and Bazzaz, 1984;
14 Weiner, 1988; Lambers and Poorter, 1992; Grime et al., 1997;), root: shoot ratio
15 (McConnaughay and Coleman, 1999; Fernández and Reynolds, 2000; Poorter and Nagel,
16 2000;), leaf mass area (Poorter, 1989; Poorter et al., 1995; Reich et al., 1992), specific leaf
17 area (Wright and Westoby, 1999), root mass ratio (Ericsson, 1995; Weiner 2004) and
18 relative growth rate (Dias et al., 2007). In addition, in unfavorable environments, plants are
19 adapted to low levels of resources (Escós et al., 2000) and show adaptive mechanisms that
20 directly contribute to stress resistance, such as allocation to storage (Chapin et al., 1990)
21 and defence (Herms and Mattson, 1992).

22 Environmentally induced phenotypic changes (plasticity) may be either a dynamic
23 change that takes place during the lifespan of a single individual (Miner et al., 2005) or an
24 adaptation, expressed across generations, to patterns of resource availability in the habitat
25 in which a particular species evolved (Coleman et al., 1994). Those adjustments associated

1 with gaining the relatively limiting resource in a fluctuating environment are considered to
2 be true plasticity (McConnaughay and Coleman, 1999), while the predictable change of a
3 certain phenotypic trait over the course of plant growth and development (apparent
4 plasticity) was defined by Evans (1972) as ontogenetic drift. Ontogeny may account for
5 the many morphological and physiological changes which occur in traits related to
6 resource acquisition, allocation and partitioning (Coleman et al., 1994). For that reason,
7 when comparing phenotypic responses to resource availability, it is critical to determine
8 the degree to which optimal partitioning occurs and the degree to which ontogenetic
9 constraints limit or regulate any plant responses (Gedroc et al., 1996; Wright and
10 McConnaughay, 2002). Unfortunately few studies sift out ontogenetic differences from
11 environmentally-induced phenotypic changes. Furthermore, most experiments on the
12 relationship between resource availability and allocation patterns are short-term studies,
13 conducted in annual plants (i.e. Gedroc et al., 1996) whereas only a limited number of
14 studies with woody perennials is available, and generally carried out under controlled
15 conditions (i.e. Vilela et al., 2003; Weih et al., 2006; Dias et al., 2007).

16 In this paper we compared phenotypic expression of several traits throughout the
17 vegetative phase of plant growth for *Prosopis alpataco* (vernacular name: alpataco;
18 Mimosaceae), a woody perennial, field-grown under two regimes of water availability.
19 This shrub is a dominant species in the southern Monte Desert (Burkart, 1976; Palacios
20 and Brizuela, 2005) and, like most plants characteristic of low-resource environments,
21 shows a suite of traits that enables survival in a stressful ecosystem (Villagra and
22 Cavagnaro, 2006). The objective of this study was to test the impact of water deficit on
23 growth and allocation pattern of juvenile *P. alpataco* and to determine whether the
24 expected adjustments in the allocation pattern are a response to resource availability,
25 according to the optimal partitioning models (true plasticity), or a consequence of

1 ontogenetic drift (apparent plasticity). We predict that: i) low-water availability will induce
2 a change in growth rate and thus, biomass partition (i.e. root- and stem mass ratio) will
3 differ between treatments when compared at a common time but will be identical when
4 compared at a common size (apparent plasticity) because the pattern of change in biomass
5 partition throughout the vegetative phase is fixed and, ii) allocation to processes enhancing
6 survival, i.e. storage of non-structural carbohydrates and plant structural defences will
7 show treatment-induced changes that will be revealed by comparison at common plant size
8 (true plasticity)

9 In order to test these predictions we examined changes in allocation patterns in
10 response to water availability over the course of pre-reproductive growth of alpataco,
11 during five years. We studied plant allocation to spinescence, carbohydrate storage and
12 biomass partition, as a function of time and plant size, and allometric relationships among
13 various biomass components. Most work dealing with ontogenetic drift and allocational
14 plasticity uses biomass partition and leaf morphological traits as response variables
15 (Moriuchi and Winn, 2005; Gedroc et al., 1996; Weiner, 2004; McConnaughay and
16 Coleman, 1998; among others). Notwithstanding the importance of total non-structural
17 carbohydrates as regulators of the physiological adjustments to drought (Bond and
18 Midgley, 2001; Kabeya and Sakai, 2005; Wang et al., 2007; Palacio et al., 2006), we are
19 not aware so far, of the existence of any previous work that examines the changes of
20 carbohydrates reserves as a function of normal plant growth at the same time as a
21 functional adjustment to resource availability.

22

23

MATERIALS AND METHODS

24

Plant material, study site and experimental design

1 *Prosopis alpataco* is a spiny shrub, 0.2-3 m tall, with aerial shoots commonly thin, erect,
2 and flexuous, with geminated spines. Bulk seeds were collected from a native population
3 located in Villa El Chocón, Neuquén, Argentina. Mechanical scarification was applied to
4 promote germination (Vilela and Ravetta, 2001). Seeds were sown in germination trays
5 filled with peat moss and sand in equal proportions in October 2000. One year later,
6 seedlings were transplanted to the field. The experiment was conducted in the ecotone
7 between Monte Desert and Patagonia phytogeographical regions, in a farm named Bod
8 Amlwg, located in Treorci, Chubut River Valley, Patagonia Argentina (43° 16' 57'' S; 65°
9 24' 47'' W). In this area the mean annual precipitation is 179 mm, mean low temperature
10 of the coldest month (June and July) is 1° C, and absolute minimum air temperature is -
11 10.8°C.

12 A single-factor (water availability) field experiment, with a completely randomized
13 design was conducted. Experimental units consisted of plots (3 plots per treatment, 25
14 plants per plot, for a total of 75 plants per treatment). Rows and plants within a row were
15 1.5 m apart. Plants were randomly assigned to a plot and irrigation treatments were
16 randomly applied to plots. Water availability had two levels: low water availability (water-
17 stress) and full irrigation (control). Control plants were irrigated every seven days from
18 transplant (October 2001) to final harvest (May 2005). Plants under water-stress treatment
19 were irrigated every 21 days. The criteria for determining the moment of irrigation in
20 plants under low water availability was when significant differences were found in CO₂
21 assimilation between these and control plants (Vilela et al., 2003). Irrigation was applied,
22 for both treatments, from September to April, when plants are in full-leaf. During the
23 winter time, dormant plants were not irrigated. Weed control was done by hand pulling.
24 Plants were harvested 18, 30, 42 and 54 months after sowing (3 reps/plot; 3

1 plots/treatment). All plant material was oven-dried to constant weight at 80°C before
2 weighing.

3

4 Morphological and allocation variables

5 Three categories of traits were calculated: (a) four growth variables: total biomass,
6 root mass ratio (root mass / total biomass), stem mass ratio (stem mass / total biomass) and
7 root to stem ratio (root biomass /stem biomass; R: S); (b) two defence variables:
8 spinescence (spine mass ratio= spine mass/total biomass) and sclerophylly (leaf mass area=
9 leaf mass/leaf area), and, (c) two storage variables: total non-structural carbohydrates
10 content in root (root TNC) and stem (stem TNC).

11 Leaf mass was not included in the analysis because harvests were done in mid-Fall,
12 when leaf shedding provoked by freezing temperatures, normally occurs. Spine mass ratio
13 and leaf mass area (LMA) were calculated according to Hanley et al. (2007). Leaf area
14 was determined according Garnier et al., (2001) using UTHSCA Image Tool for Windows,
15 Version 2.02. After scanning, leaves were oven-dried until constant weight.

16 The term “storage” is confusing because it has been used differently in various
17 disciplines, but following Chapin et al., 1990, we define it as resources that build up in the
18 plant and can be mobilized in the future to support biosynthesis for growth or other plant
19 functions, specifically carbohydrate accumulation and reserve formation. Total non-
20 structural carbohydrates (TNC) were determined by autoclaving (0.1 Mpa, 15 min) 50 mg
21 of biomass in 100 ml of distilled water. Dissolved sugars were determined by the anthrone
22 method (Yemm and Willis, 1954).

23

24 Data analysis

1 To examine variations between control and water-stress treatments, second-order
2 polynomial regression equations were used (Gedroc et al., 1996 and McConnaughay and
3 Coleman, 1999) for comparisons of: a) natural logarithm of total biomass vs. plant age; b)
4 natural logarithm of root mass vs. natural logarithm of stem mass; and c) natural logarithm
5 of root: shoot ratio, root TNC and stem TNC vs. plant age. Biomass variables were
6 transformed to their natural logarithms before analysis to meet the assumptions of
7 normality and homoscedasticity associated to regression models and ANCOVA. For each
8 trait included in Table 1, ANCOVA for the effects of treatment, (with total biomass as a
9 covariate) was used to evaluate plasticity and ontogenetic variation. A significant treatment
10 effect indicates a plastic response to resource treatment and a significant biomass effect
11 indicates that the trait changes as plants grow. Non-significant interactions indicate that the
12 trajectories of development do not differ between treatments (Moriuchi and Winn, 2005).
13 Fitted curves in Figure 1 were statistically compared using methods described by Potvin et
14 al (1990). Briefly, the goodness-of-fit of a single line (two levels of water availability
15 lumped together, 24 points per curve) was compared to the goodness-of-fit of two separate
16 lines (one line for each level of water availability, 12 point per curve). Analysis of variance
17 statistics (F) were computed from type III residual sums of squares according to Potvin et
18 al. (1990)

19

20

RESULTS

21 *Prosopis alpataco* showed a significant plasticity in growth rates (Fig.1a and Table I).
22 Biomass allocation traits (stem and root mass ratio) varied with total biomass, indicating
23 ontogenetic changes (Table I, biomass column). These ontogenetic trends did not differ
24 between water treatments, as indicated by non-significant interactions (Table I, BxT
25 column). Root: shoot ratio increased with age in water-stressed plants, while control-plants

1 did not adjust their biomass partition as a consequence of plant growth (Fig.1b). As plants
2 grew larger in both groups, R: S increased (slopes of the allometric plot of ln root mass vs.
3 ln stem mass >1 , $t_{10} = 1.81$, $p < 0.01$, as depicted in Fig 1c). A comparison of the response
4 curves indicates that changes occur along a fixed ontogenetic program (i.e. fitted curves
5 did not differ between treatments; Fig.1c). The significant variation of R: S ratio with total
6 biomass (Table I) denotes that changes in this variable occurred throughout the five-year
7 period, as a consequence of normal plant growth.

8 Plants grown under both resource levels showed neither true plasticity nor
9 ontogenetic drift in leaf mass area (Table I).

10 Spine mass ratio and stem TNC content showed true plasticity, i.e. significant
11 differences between the water-stress and control treatments were consistent even when
12 differences in biomass were accounted for (Table I, size-corrected means). Stem
13 carbohydrates decreased in control plants over time while this variable remained constant
14 in water-stressed plants (Fig.2a).

15 Same-aged plants comparison of root carbohydrate content indicates that this
16 variable was significantly affected by resource availability (Fig 2b). Control plants
17 accumulated more TNC than water-stressed plants. Root reserves increased over time in
18 both groups. Alternatively, same- size plants comparison (Table I) revealed that root
19 reserves accumulation varied significantly with biomass, indicating that plant growth was
20 responsible for the observed adjustments in reserves accumulation.

21

22

DISCUSSION

23

24 The classical definition of plasticity is the ability of a genotype to produce different
25 phenotypes, depending upon the environment in which it grows (Weiner, 2004). Our

1 objective was to determine whether adjustments in the allocation pattern that occur
2 throughout the vegetative phase of *P. alpataco* were a response to resource availability,
3 according to the optimal partitioning models (true plasticity), or a consequence of
4 ontogenetic drift (apparent plasticity).

5 *Prosopis alpataco* showed true plasticity in (a) biomass allocation to defence and,
6 (b) storage of stem carbohydrates. This shrub species has highly nutritious foliage which is
7 consumed predominantly by vertebrate grazers (Vilela et al., in press) and rarely by insects
8 (Cates and Rhoades, 1977) which prefer to feed on flowers and seeds (Cariaga et al.,
9 2005). The presence of structural defences (spines) restricts leaf accessibility and hence the
10 potential rate of nutrient ingestion by the browser (Wilson and Kerley, 2003). The efficacy
11 of spinescence as an herbivore deterrent has been demonstrated in a number of studies
12 (Gowda, 1996; Obeso, 1997; Cooper and Ginnett, 1998, among others). Our results
13 indicate that *Prosopis* plants grown under low-resource conditions allocated 7-fold more
14 resources to spines than control plants. These findings are consistent with the growth
15 differentiation balance hypothesis (Herms and Mattson, 1992) and with the idea that poor
16 resource environments, such as the Monte Desert, will favor plants that invest a high
17 fraction of resources into structural defence (Hanley et al., 2007). Despite sclerophylly
18 (LMA, another herbivory-avoidance mechanism based on a structural trait), is expected to
19 increase under poor-resource conditions (Wright et al., 2004; Bacelar et al., 2004), *P.*
20 *alpataco* leaves were irresponsive to drought. Most likely the high investment in spines
21 found in water-stressed plants provides an adequate amount of defence to reduce vertebrate
22 herbivores pressure. Other possible explanations are that *P. alpataco* may have a low
23 capacity to adjust its morphological traits to drought, as it has been previously described
24 for other perennials (Castro-Diez and Navarro, 2007) or that water is not efficient in
25 triggering morphological responses in leaf traits (Bertiller et al., 2006).

1 Usually, plants grown under low-resource availability allocate more resources to
2 storage than non-stressed plants. In our experiment, the opposite pattern was found:
3 control plants showed higher stem TNC content than stressed plants. These data suggest
4 that the deposit of carbohydrates in shoots might be considered a temporary accumulation
5 of compounds rather than reserve storage (i.e. the increase of stem carbohydrates occurs
6 because resource supply exceeds demands for growth and maintenance; Millard, 1988;
7 Chapin et al., 1990).

8 As predicted, the optimal partitioning model did not apply for biomass partition
9 variables considered in this experiment, i.e. “true” adjustments in biomass allocation
10 patterns were negligible in response to inadequate water availability. *Prosopis alpataco*
11 modified R: S ratio, stem mass ratio, root mass ratio and root TNC as a function of normal
12 plant growth (apparent plasticity). Ontogenetic drift can only be ignored when the
13 relationship between biomass accumulation in various components (i.e. root biomass vs.
14 stem biomass) is isometric (slope=1) and linear (McConnaughay and Coleman, 1999).
15 Despite the fact that plants are expected to increase allocation to roots under water stress
16 (Chapin et al., 1987; Geng et al, 2006; Guo et al., 2007) in our experiment, root allocation
17 was irresponsive to drought. Control and stressed plants showed a slope >1 indicating that,
18 irrespective to water availability, plants increased their allocation to root biomass over
19 time. This is consistent with the results found for other shrub species of *Prosopis* (Vilela
20 et al., 2003) and other perennials (Geng et al., 2007). Concomitant with shifts in the
21 allometry of *P. alpataco* belowground with increasing age, TNC content increased with
22 size. Considering that roots are the main storage organ in perennials (Kozlowski and
23 Pallardi, 1997; Palacio et al., 2006), we assume that the total carbon storage pool of *P.*
24 *alpataco* increased during the juvenile phase, regardless resource availability. This is
25 consistent with the high levels of carbohydrates required for leaf flushing, vegetative

1 growth, to achieve the adult stage (i.e. reproductive phase; Chapin et al., 1990), the ability
2 of resprout in case of severe disturbance (Palacio et al., 2007) and to support future
3 growth without threatening survivorship (Marquis et al., 1997; Kobe, 1997)
4 In conclusion, low-water availability induced a reduction in alpataco growth rate and a
5 concomitant increase in allocation to spinescence and to stem carbohydrates. These
6 responses are considered to be true plasticity. As a function of normal plant growth, during
7 the juvenile phase, the allometry shifted belowground and root TNC content increased,
8 indicating an increase in the total carbon storage pool of the shrub. These responses are
9 considered to be apparent plasticity.

10

11

ACKNOWLEDGEMENTS

12

13 The authors are grateful to Dr. Yupeng Geng for valuable comments on earlier version of
14 the manuscript. This work was funded by Agencia Nacional de Promoción Científica y
15 Tecnológica (PID 363 y PID 009) and Ministerio de la Producción de la Provincia del
16 Chubut, Argentina.

17

18

LITERATURE CITED

- 1
2
- 3 **Bacelar E, Correia C, Moutinho-Pereira J, Gonçalves B., Lopes J., Torres-Pereira J.**
4 **2004.** Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars
5 growing under drought conditions. *Tree Physiology* 24, 233–239.
- 6 **Bertiller M, Mazzarino M, Carrera A, Dile P, Satti P, Gobbi M, Sain C. 2006.** Leaf
7 strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. *Oecologia*
8 148, 612-624.
- 9 **Bloom AJ, Chapin FS, Mooney HA. 1985.** Resource limitation in plants –An economic
10 analogy. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 16, 363-392.
- 11 **Bond WJ, Midgley JJ. 2001.** Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche.
12 *Trends in Ecological Evolution* 16, 45–51.
- 13 **Burkart A. 1976.** A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae
14 *Sufam.Mimosoideae*). *Journal of the Arnold Arboretum* 57, 217-249 and 450-525.
- 15 **Cariaga RE, Agüero PR, Ravetta DA, Vilela AE. 2005.** Differences in production and
16 mortality of reproductive structures in two *Prosopis* L. (Mimosaceae) shrub species
17 from Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 63, 696-705.
- 18 **Cates RG, Rhoades DF. 1977.** Patterns in the production of anti-herbivore chemical
19 defenses in plant communities. *Biochemical Systematics and Ecology* 5,185-193.
- 20 **Castro-Diez P, Navarro J. 2007.** Water relations of seedlings of three *Quercus* species:
21 variations across and within species grown in contrasting light and water regimes.
22 *Tree Physiology* 27, 1011-1018.
- 23 **Chapin FS. 1980.** The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology,*
24 *Evolution and Systematics* 11, 233-260.
- 25 **Chapin FS. 1991.** Integrated responses of plants to stress. *Bioscience* 41, 29–36.

- 1 **Chapin FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH. 1987.** Plant responses to multiple
2 environmental factors. *Bioscience* 37, 49-57.
- 3 **Chapin FS, Schultze ED, Mooney HA, 1990.** The ecology and economics of storage in
4 plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 21, 423-447.
- 5 **Coleman JS, McConnaughay KD, Ackerly D. 1994.** Interpreting phenotypic variation in
6 plants. *Trends in Ecological Evolution* 9, 187-191.
- 7 **Cooper SM, Ginnett TF. 1998.** Spines protect plants against browsing by small climbing
8 mammals. *Oecologia* 113, 219-221.
- 9 **Dias P, Araujo W, Moraes G, Barros R, DaMatta F. 2007.** Morphological and
10 physiological responses of two coffee progenies to soil water availabilities. *Journal*
11 *of Plant Physiology* 164: 1639-1647.
- 12 **Ericsson T. 1995.** Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient
13 availability. *Plant and Soil* 168/169, 205-214.
- 14 **Escos J, Alado CL, Pugnaire FI, Puigdefabregas J, Emlen J. 2000.** Stress resistance
15 strategy in an arid land shrub: interactions between developmental instability and
16 fractal dimension. *Journal of Arid Environments* 45, 325 -336.
- 17 **Evans GC. 1972.** *The Quantitative Analysis of Plant Growth.* University of California
18 Press, Berkeley, CA, USA.
- 19 **Fernández RJ, Reynolds JF. 2000.** Potential growth and drought tolerance of eight desert
20 grasses: Lack of a trade-off? *Oecologia* 123, 90-98.
- 21 **Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. 2001.** A standardized protocol for the
22 determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*
23 15, 688-695.
- 24 **Gedroc J, McConnaughay K, Coleman J. 1996.** Plasticity in root/shoot partitioning:
25 optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology* 10, 44-50.

- 1 **Geng YP, Pan XY, Xu CY, Zhang WJ, Li B, Chen JK. 2006.** Phenotypic plasticity of
2 invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability,
3 compared to its native congener. *Acta Oecologica* 30, 380-385.
- 4 **Geng YP, Pan XY, Xu CY, Zhang WJ, Li B, Chen JK. 2007.** Plasticity and ontogenetic
5 drift of biomass allocation in response to above- and below-ground resource
6 availabilities in perennial herbs: a case study of *Alternanthera philoxeroides*.
7 *Ecological Research* 22, 255-260.
- 8 **Gowda JH. 1996.** Spines of *Acacia tortilis*, what do they defend and how? *Oikos* 77, 279-
9 284
- 10 **Grime JP. 1977.** Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its
11 relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111, 1169-
12 1194.
- 13 **Grime JP, Thompson K, Hunt R. 1997.** Integrated screening validates primary axes of
14 specialization in plants. *Oikos* 79, 259-281.
- 15 **Guo W, Li B, Zhanga X, Wang R. 2007.** Architectural plasticity and growth responses of
16 *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* seedlings to simulated water
17 stress. *Journal of Arid Environments* 69, 385-399.
- 18 **Hanley ME, Lamont BB, Fairbanks MM, Rafferty CM. 2007.** Plant structural traits and
19 their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and*
20 *Systematics* 8, 157-178.
- 21 **Hartgerink AP, Bazzaz F. 1984.** Seedling-Scale environment heterogeneity influences
22 individual fitness and population structure. *Ecology* 65, 198-206
- 23 **Herms D, Mattson WJ. 1992.** The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly*
24 *Review of Biology* 67:283-335

- 1 **Hirose T. 1987.** A vegetative plant growth model: adaptive significance of phenotypic
2 plasticity in matter partitioning. *Functional Ecology* 1, 195-202.
- 3 **Kabeya D, Sakai S. 2005.** The Relative Importance of Carbohydrate and Nitrogen for the
4 Resprouting Ability of *Quercus crispula* Seedlings. *Annals of Botany* 96, 479-488.
- 5 **Kobe RK. 1997.** Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in
6 sapling survivorship and growth. *Oikos*. 80, 226–233.
- 7 **Kozlowski TT, Pallardy SG. 1997.** Growth control in woody plants. Academic Press,
8 California.
- 9 **Lambers H, Poorter H. 1992.** Inherent variation in growth rate between higher plants: a
10 search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in*
11 *Ecological Research* 23, 187–261.
- 12 **Marquis RJ, Newell EA, Villegas AC. 1997.** Non-Structural carbohydrate accumulation
13 and use in an understory rain-forest shrub and relevance for the impact of leaf
14 herbivory. *Functional Ecology* 11, 636-643.
- 15 **McConnaughay KD, Coleman JS. 1998.** Can plants track changes in nutrient availability
16 via changes in biomass partition?. *Plant and Soil* 202, 201-209.
- 17 **McConnaughay KD , Coleman JS. 1999.** Biomass allocation in plants: ontogeny or
18 optimality. A test along three resource gradients. *Oecologia* 113, 447-455.
- 19 **Miner BG, Sultán SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA. 2005.** Ecological
20 consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20:685-
21 692
- 22 **Moriuchi, K., Winn, A., 2005.** Relationships among growth, development and plastic
23 response to environment quality in a perennial plant. *New Phytologist* 166, 149-
24 158.

- 1 **Obeso JR. 1997.** Costs of reproduction in *Ilex aquifolium*: effects at tree, branch and leaf
2 levels. *Journal of Ecology* 85, 159-166.
- 3 **Palacio S, Millard P, Montserrat-Martí G. 2006.** Aboveground biomass allocation
4 patterns within Mediterranean sub-shrubs: a quantitative analysis of season
5 dimorphism. *Flora* 201, 612-622.
- 6 **Palacio S, Maestro M, Montserrat-Marti G. 2007.** Relationship between Shoot-rooting
7 and Root-sprouting abilities and the carbohydrate and nitrogen reserves of
8 Mediterranean dwarf shrubs. *Annals of Botany* 100:865-874
- 9 **Palacios R, Brizuela M. 2005.** *Prosopis* . Leguminosae, Mimosoideae. *Flora*
10 *Fanerogámica Argentina Fascículo 92, 128 parte 13.* Missouri Botanical Garden,
11 CONICET.
- 12 **Potvin C, Lechowicz MJ, Tardif S. 1990.** The statistical analysis of ecophysiological
13 response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology*.
14 71, 1389-1400.
- 15 **Poorter H. 1989.** Growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional
16 approach. *Physiologia Plantarum* 75:237-244
- 17 **Poorter H, van de Vijver C, Boot R, Lambers H. 1995.** Growth and carbon economy of
18 a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply.
19 *Plant and Soil* 171, 217-227
- 20 **Poorter H, Nagel O. 2000.** The role of biomass allocation in the growth response of plants
21 to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review.
22 *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 595-607.
- 23 **Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992.** Leaf life-span in relation to leaf, plant and
24 stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365-
25 392

- 1 **Stearns SC, 1992.** The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford.
- 2 **Vilela AE, Ravetta DA. 2001.** The effect of seed scarification and soil media on
3 germination, growth, storage and survival of seedlings of five species of *Prosopis*.
4 *Journal Arid Environment* 48, 171-184.
- 5 **Vilela, A.E., Rennella, M.J., Ravetta, D.A., 2003.** Responses of tree-type and shrub-type
6 *Prosopis* (Mimosaceae) taxa to water and nitrogen availabilities. *Forest Ecology*
7 *and Management* 186, 327-337.
- 8 **Vilela AE, Bolkovic ML, Carmanchahi P, Cony M, de Lamo D, Wassner D. In press.**
9 Past, present and potential uses of native flora and wildlife of the Monte Desert.
10 *Journal of Arid Environments*
- 11 **Villagra PE, Cavagnaro JB. 2006.** Water stress effects on the seedling growth of
12 *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *Journal of Arid Environments*
13 64, 390-400.
- 14 **Wang R, Chen L, Bai Y, Xia Ch. 2007.** Seasonal dynamics in resource partitioning to
15 shoot and storage organ in response to drought in a perennial rhizomatous grass,
16 *Leymus chinensis*. *Journal of Plant Growth Regulation* 27:39-48
- 17 **Weiner J. 1988.** Variation in the performance of individuals in plant populations. In: *Plant*
18 *population Ecology*. Dary, A.J., Hutchings, M.J., and Watkinson, A.R. (Eds.). pp
19 59-81. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- 20 **Weiner J. 2004.** Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant*
21 *Ecology, Evolution and Systematics* 6/4, 207-215.
- 22 **Weih M, Rönnerberg-Wästljung A, Glynn C. 2006.** Genetic basis of phenotypic
23 correlations among growth traits in hybrid willow (*Salix dasyclados* x *S. viminalis*)
24 grown under two water regimes. *New Phytologist* 170, 467-477

- 1 **Wilson SL, Kerley GI. 2003.** The effect of plant spinescence on the foraging efficiency of
2 bushbuck and boergoats: browsers of a similar body size. *Journal of Arid*
3 *Environments* 55, 150-158.
- 4 **Wright SD, McConnaughay DM. 2002.** Interpreting phenotypic plasticity: the
5 importance of ontogeny. *Plant Species Biology* 14:119-131
- 6 **Wright IJ, Westoby M. 1999.** Differences in seedling growth behaviour among species:
7 trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall
8 gradients. *Journal of Ecology* 87, 85-97.
- 9 **Wright I, Reich P, Westoby M, Ackerly D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J,**
10 **Chapin T, Cornelissen J, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P, Gulias J,**
11 **Hikosaka K, Lamont B, Lee T, Lusk C, Midgley J, Navas M, Niinemets U,**
12 **Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V, Roumet C,**
13 **Thomas S, Tjoelker M, Veneklaas E, Villar R. 2004.** The worldwide leaf
14 economics spectrum. *Nature*. 428, 821-827.
- 15 **Yemm EW, Willis AJ. 1954.** The estimation of carbohydrates in plant extracts by
16 anthrone. *Biochemical Journal* 57, 508-514.
- 17

1 **Figure Legends**

2

3

4 **Figure 1** Same-age comparison of (a) total biomass and (b) root/shoot allocation; (c)

5 Allometric plot of root vs. stem growth for *Prosopis alpataco* individuals, over a 54

6 months period, in response to two treatments of water availability. Levels of

7 resources are designated as follows: open symbols and dashed line (water-stressed),

8 closed symbols and solid line (control). Non- significant polynomial regression

9 curves are not represented in the figure. See Materials and Methods for description

10 of curve fitting and statistical procedures. Each point corresponds to one plot

11 (experimental unit) and is the mean of three plants.

12

13

14 **Figure 2 (a)** Same-age comparison of stem TNC content. Levels of resources are

15 designated as follows: open symbols and dashed line (water-stressed), closed

16 symbols and solid line (control); **(b)** Same-age comparison of root TNC content for

17 *Prosopis alpataco* individuals, over a 54 months period, in response to two

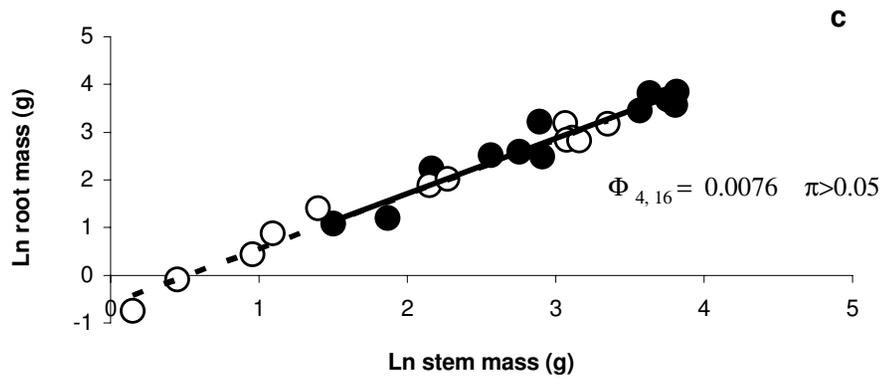
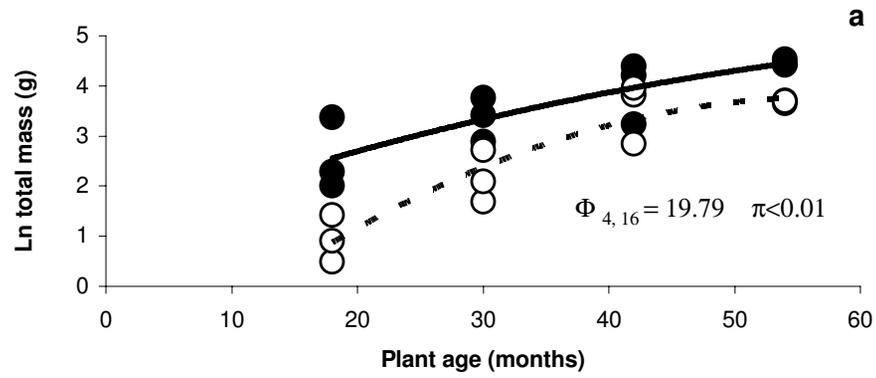
18 treatments of water availability; Only significant polynomial regression curves

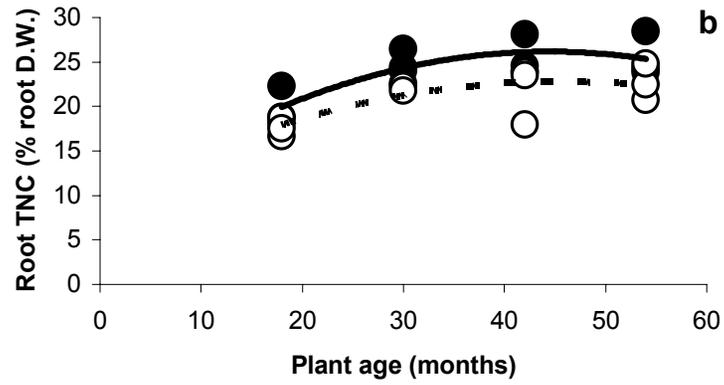
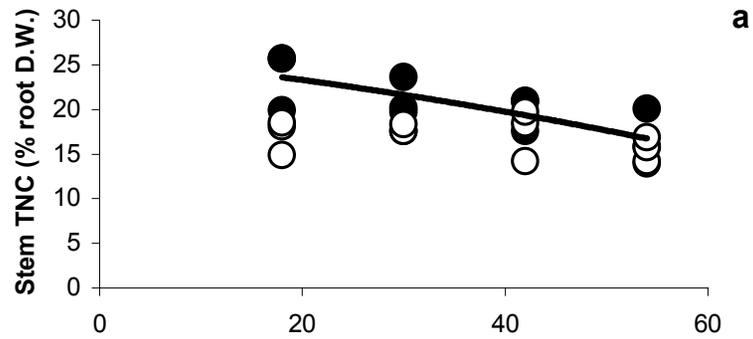
19 were drawn. See Materials and Methods for description of curve fitting and

20 statistical procedures. Each point corresponds to one plot (experimental unit) and is

21 the mean of three plants.

22





Trait	Raw means			ANCOVA			Size-corrected means		
	n	Water-stressed	Control	Biomass	Treatment	BxT	Water-stressed	Control	F-value
Total biomass (g)	12	22.60 (5.5)	47.31 (9.1)	-	-	-	-	-	-
Stem mass ratio (g.g ⁻¹)	12	0.58 (0.02)	0.53 (0.02)	7.08 ^{***}	0.66 ^{ns}	1.46 ^{ns}	0.57	0.54	0.66 ^{ns}
Root mass ratio (g.g ⁻¹)	12	0.41 (0.02)	0.47(0.02)	6.56 ^{***}	1.10 ^{ns}	1.72 ^{ns}	0.43	0.45	1.10 ^{ns}
Root:shoot ratio	12	0.76 (0.06)	0.92 (0.06)	5.33 ^{***}	0.66 ^{ns}	0.73 ^{ns}	0.80	0.88	0.47 ^{ns}
Spine mass ratio (g.g ⁻¹)	12	0.18 (0.04)	0.06 (0.02)	2.02 ^{ns}	8.99 ^{***}	0.29 ^{ns}	0.21	0.03	8.93 ^{***}
LMA (kg.m ⁻²)	12	0.11 (0.008)	0.10 (0.004)	0.00 ^{ns}	0.43 ^{ns}	1.31 ^{ns}	0.010	0.012	0.29 ^{ns}
Stem TNC (% stem D.W.)	12	16.99 (0.53)	20.33(4.03)	3.13 ^{ns}	12.27 ^{***}	1.28 ^{ns}	16.51	20.81	12.28 ^{***}
Root TNC (% root D.W.)	12	21.07(0.78)	23.94(0.09)	8.47 ^{***}	1.45 ^{ns}	1.21 ^{ns}	21.81	23.19	1.45 ^{ns}

Table 1: Trait means values (S.E.) of juvenile *Prosopis alpataco* grown under field conditions in the Chubut River Valley, before (raw) and after (size-corrected) the effects of total biomass were accounted for. ANCOVA statistics are F-values for the effects of resource treatment with total biomass (ln transformed) as a covariate, and the interaction between them. Shrubs were subjected to full irrigation (control) and water-stressed. LMA=leaf mass area. ^{ns}= non-significant. ^{***}= P<0.01.

NOTES ON ECONOMIC BOTANY

The impact of reproductive output on *Prosopis denudans* pod partition and chemical composition: Implications for economic utilization.—

Located in southern Argentina where the climate is dry, cold, and windy, the economy of the Patagonian shrub-steppes is based almost exclusively on sheep husbandry. In this ecosystem, grazing has been identified as one of the main causes of degradation, a process that hampers the sustainability of the region (1). A sustainable alternative that could increase the economic return in this area is to harvest native stands of target species capable of yielding raw industrial materials. One of the target species identified for the Chubut province (42° S) is *Prosopis denudans* Bentham (2). *Prosopis* pods, which are rich in sugar, protein, and carbohydrates (3), are mostly consumed by wildlife and domestic herbivores (4). The importance of *Prosopis* pods for Indian cultures in North and South America has been very great in the past and is still considerable. The edible fruits are used as food in the form of meal or fermented beverages. The pod mesocarp, which is the spongy pulp between the pod exterior (exocarp) and the stony endocarp, is a source of flour and gum, both of which are suitable for human consumption (5). Because the taste and aroma of *Prosopis* flour is in the same general class as coffee/cacao/cinnamon/mocha, its greatest economic value will be achieved in flavoring/aroma applications of the food industry (5). The mesocarp of the fruits of *Prosopis denudans* also could be used as a source of gum (up to 10% of the fruit's dry weight; 6). Because the development of *Prosopis* as a crop would be enhanced if the annual pod crop is efficiently utilized, much effort has been devoted to develop products suitable for use as a food ingredient (7, 8, 9). Despite the fact that the industrial technology to produce *Prosopis* flour seems to be ready, the great variation shown both in reproductive output and fruit quality does not allow for intensive utilization (10, 11) and, at the present time, flour is not used in any commercial application on a significant scale. In this regard, the proportion of the mesocarp of

a fruit is a key factor for pod industrial utilization because it has a clear influence on the cost of the processes involved in the production of flours (5). See Figure 1.

With this in mind, we tested the hypothesis that fruit size and partition (i.e., mesocarp proportion) are strongly influenced by the number of fruits produced by the plant in a given season.

The objective of this work was to compare green and ripe pods partition into pericarp and seeds and their chemical composition in *P. denudans* individuals differing in reproductive output (high- and low-pod yield individuals). Four morphological variables (fruit dry weight, pericarp:seed ratio, number of seeds, and seed dry weight) and two chemical variables (protein and total non-structural carbohydrate content) are described for four growth stages of *Prosopis denudans* pods. The results are discussed in the context of the economic utilization of the crop.

Materials and methods: Three native populations of *Prosopis denudans*, located in the Patagonian province of Chubut (Argentina), were selected for this study. In late spring (December), individuals bearing high quantities (HY) and low quantities (LY) of green pods were identified (10 reps/population). Two groups of plants with no significant differences in height (t test; $P=0.47$) and diameter (t test; $P=0.23$) were chosen for this study. Reproductive output as measured in grams (g) of mature fruits (12) and reproductive allocation [reproductive output (g)/aerial biomass produced during the last growing season in grams of dry weight (g D.W.; 13)] significantly differed ($p<0.05$) between HY (32.9 ± 6.8 g fruit per plant and 0.053 ± 0.007 g_{fruit} / g_{biomass}) and LY (5.8 ± 0.8 g_{fruit} per plant; 0.01 ± 0.003 g_{fruit} / g_{biomass}) individuals. Green pods were harvested and oven-dried at 50°C to constant weight. Growth stages were identified according to a pod's width (stage 1 ≤ 3 mm; stage 2 = 3.1–5 mm; stage 3 ≥ 5.1 mm; and stage 4 (full size) = mature pod). Total non-structural carbohydrates (TNC) were determined by the anthrone method (14). Nitrogen determination was based



Fig. 1. One of the authors, Alejandra Vilela, and her dog examine a *Prosopis denudans* in Patagonia. Inset: *Prosopis* fruits. The dog is named Colliguay, after *Colliguaja intergerrima*, a shrub the natives used to poison arrows.

on the Kjeldahl method. Data were transformed to improve normality, and when this requirement was not met, non-parametric methods (Mann-Whitney U test and Kruskal-Wallis ANOVA) were applied.

Results. High- and low-pod yield individuals did not differ ($p=0.9$) in fruit dry weight for stage 1, while significant differences ($p<0.05$) between individuals of the two yield classes were found for stages 2, 3, and 4. For stages 3 and 4, pods from LY individuals were significantly heavier ($p<0.05$) than those from HY individuals (Figure 2).

The pericarp:seed ratio was higher in LY than in HY individuals, for every growth stage ($p<0.01$; Table 1). The proportion of pericarp increased with growth stages, i.e., the pericarp:seed ratio for stage 4 was significantly higher ($p<0.01$) than that for other stages (Table 1). The proportion of pericarp from LY individuals was significantly higher than that for HY individuals, for every growth stage ($p<0.01$; Table 1). No significant differences between

HY and LY were found in seed biomass for any growth stage ($p>0.05$; Table 1). The final number of seeds per pod did not differ ($p=0.64$) between treatments (Table 1).

The protein content of the pericarp (as a percent of dry weight, or % D.W.) did not differ between treatments for any growth stage (Stage 1 $p=0.3$, Stage 2 $p=0.78$, Stage 3 $p=0.8$, and

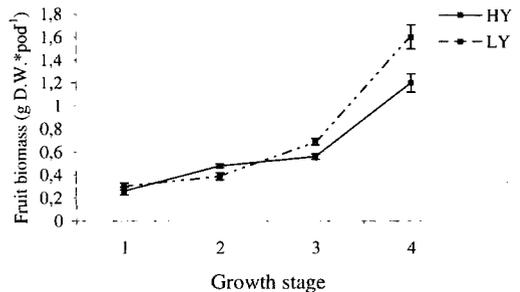


Fig. 2. Evolution of fruit biomass (1 pod dry weight in grams) with growth stage for high- and low-pod-yield individuals of *Prosopis denudans*.

TABLE 1. FRUIT ALLOCATION PATTERN IN HIGH- AND LOW-POD YIELD INDIVIDUALS OF *PROSOPIS DENUDANS*. MEANS FOLLOWED BY DIFFERENT LETTERS ARE SIGNIFICANTLY DIFFERENT AT $P < 0.05$ BETWEEN TREATMENTS; MEANS FOLLOWED BY DIFFERENT *ITALIC* LETTERS ARE SIGNIFICANTLY DIFFERENT AT $P < 0.05$ AMONG GROWTH STAGES.

Variable	Growth Stage	High pod yield	Low pod yield
Pericarp:seed	Stage 1	0.99 a a	2.68 b a
	Stage 2	1.64 a a	2.56 b a
	Stage 3	2.11 a a	2.47 b a
	Stage 4	4.58 a b	9.01 b b
Seed biomass (g. D.W.)	Stage 1	0.024 ± 0.01 a a	0.011 ± 0.01 b a
	Stage 2	0.024 ± 0.01 a a	0.021 ± 0.01 b b
	Stage 3	0.027 ± 0.01 a a	0.027 ± 0.01 a b
	Stage 4	0.027 ± 0.01 a a	0.027 ± 0.01 a b
Final number of seeds/pod		8.69 ± 0.24 a	8.64 ± 0.26 a
Pericarp protein content (% D.W.)	Stage 1	15.49 ± 1.69 a a	13.68 ± 0.55 a a
	Stage 2	13.02 ± 1.75 a a	16.66 ± 4.06 a a
	Stage 3	14.27 ± 0.72 a a	14.01 ± 0.69 a a
	Stage 4	9.56 ± 0.57 a b	9.72 ± 0.73 a a
Pericarp total non-structural carbohydrates content (% D.W.)	Stage 1	9.13 ± 0.2 a a	10.09 ± 0.19 a a
	Stage 2	9.07 ± 1.41 a a	9.36 ± 0.34 a a
	Stage 3	9.04 ± 0.27 a a	9.43 ± 0.28 a a
	Stage 4	9.94 ± 0.8 a a	9.67 ± 0.34 a a

D.W. = dry weight.

Stage 4 $p=0.86$; Table 1). For HY individuals, pericarp protein content in stage 4 was significantly lower ($p=0.02$) than that in stages 1, 2, and 3, while for LY individuals, although the same trend was found, differences among growth stages were only significant at $p=0.06$ (Table 1). Total non-structural carbohydrates content of the pericarp (% D.W.) did not differ between treatments for any growth stage ($p>0.05$; Table 1). The average content of TNC (% D.W.) was $9.3\% \pm 0.35$ and $9.6\% \pm 0.15$ for HY and LY individuals, respectively.

Discussion. The objective of this work was to determine the influence of reproductive output on pod partition and chemical composition of green and ripe pods of *Prosopis denudans*. Our results show that fruits from LY individuals were heavier and showed a higher pericarp:seed ratio than those from HY individuals. This is a relevant result for the economic utilization of pods because the mesocarp is the economically useful pod fraction utilized by the food industry

to obtain flour by various milling and sieving techniques (6) and it represents about 70% of the pericarp (6). An equivalent cost of U.S. \$0.454 per kilogram was calculated for milled flour produced in Argentina. For these cost calculations, a flour/pod recovery factor of 0.4 was used. This ratio clearly depends on the proportion of mesocarp of the fruit and, according to these estimations, 56% of the variation in cost of the milled flour (raw material returned to farmer, collection, sorting, washing, drying, and milling costs) depends on this variable, too (5). This indicates that the cost of producing flour would be lower using pods with a higher pericarp:seed ratio.

In horticulture, the thinning of fruits is one of the primary methods for improving fruit size (15). In the three native populations studied here, unmanaged, natural flower, and fruit abortion (mainly due to resource limitations) are major phenomena (16) that could be responsible for increasing the pod size and the proportion of mesocarp in *Prosopis denudans* pods.

Fruit development depends on stored resources, especially in perennials (17). The resources available to any particular fruit are a function not only of the reserves content of the branch but also of the number of "sinks" (fruits or growing shoots). In our experiment, more resources may have been available for a fruit when competition among sinks was low, which could explain, in part, why fruits coming from LY individuals were heavier than those coming from HY individuals. Because seed filling is expensive, in terms of the plant's energy, the seed weight fraction within the reproductive biomass commonly decreases when resources are limiting (12). We found the opposite pattern: competition for resources among fruits in HY individuals produced fruits with a lower proportion of pericarp, while the seed weight fraction did not change between treatments. The number of seeds per fruit was also stable, indicating that the yield of a plant should not affect the contribution of each individual fruit to future generations. Considering that the number of seeds of a fruit is set during the fertilization of ovules, prior to the moment in which resources may become a limiting factor, our observations are in accordance with previous data that indicate that seed abortion is not a frequent process in *P. denudans* (16). Chemical composition (protein and total non-structural carbohydrates contents) did not differ among high- and low-yield individuals.

Conclusions. Reproductive output affects the weight of *Prosopis denudans* pods and the pericarp:seed ratio. Low-yield individuals produced fruits with a higher proportion of mesocarp, the useful fraction for the food industry. As the cost of flour production greatly depends on this relative amount of mesocarp, during years of heavy fructification, pod thinning could be an option to decrease industrial costs. The chemical quality of flour would not be affected by this practice. Nevertheless, the seasonal availability and the cost of labor should be evaluated before the practice of thinning can be recommended.

Acknowledgments. This work was funded by PID009 (Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica) and CONICET (Subsidio de inicio de carrera A. Vilela).

Literature Cited. (1) Soriano, A. and C. Movia. 1986. Erosión y desertización en la Patagonia. In-

terciencia 11:77–83. (2) Ravetta, D. and A. Soriano. 1998. Alternatives for the development of new industrial crops for Patagonia. *Ecología Austral* 8:297–307. (3) Becker, R. and R. K. Grosjean. 1980. Composition study of pods of two varieties of Mesquite (*Prosopis glandulosa*, *P. velutina*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 28:22–25. (4) Saunders, R. and R. Becker. 1989. Development of *Prosopis* species leguminous trees as an agricultural crop. Pages 288–302 in Wickens, G. E., N. Haq, and P. Day, eds., *New crops for food and industry*. Chapman and Hall, London. (5) Felker, P., N. Grados, G. Cruz, and D. Prokopiuk. 2003. Economic assessment of production of flour from *Prosopis alba* and *P. pallida* for human food applications. *Journal of Arid Environments* 58:517–528. (6) Kalman, D. M. 2000. Variabilidad interespecífica e interboblacional en el contenido de goma en frutos de *Prosopis* L. (Mimosaceae) y su relación con el ataque de insectos. Tesis para optar al título de Ingeniero Agrónomo de la Universidad de Buenos Aires. (7) Del Valle, F. R., E. Marco, R. Becker, and R. Saunders. 1988. Evaluation of an industrial process for producing protein enriched Mesquite pod (*Prosopis* species) flour. *Journal of Food Processing and Preservation* 12:179–185. (8) Saunders, R., R. Becker, D. Meyer, F. Del Valle, E. Marco, and M. Torres. 1986. Identification of commercial milling techniques to produce high sugar, high fiber, high protein, and high galactomannan gum fractions from *Prosopis* pods. *Forest Ecology and Management* 16:169–180. (9) Cruz Alcedo, G. E. 1999. Production and characterization of *Prosopis* seed galactomannan. A dissertation submitted to the Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, for the degree of Doctor of Technical Sciences. (10) Pinto, M. and E. Riveros. 1989. Variation of fruit production and quality of different ecotypes of Chilean algarrobo *Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz. Pages 280–287 in Wickens, G. E., N. Haq, and P. Day, eds., *New crops for food and industry*. Chapman and Hall, London. (11) Salvo, B., C. Botti, and M. Pinto. 1988. Flower induction and differentiation in *Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz and their relationship with alternate fruit bearing. Pages 269–275 in *Habitat*, M., ed., *The current state of knowledge of Prosopis juliflora*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome. (12) Bazzaz, F. A. and D. D. Ackery. 1992. Reproductive allocation and reproductive effort in plants. Pages 1–26 in Fenner, M., ed., *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, U.K. (13) Reekie, E. G. 1998. An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major*. *Canadian Journal of Botany* 76:43–50. (14) Yemm, E. W. and A. J.

- Willis. 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemical Journal* 57:508–514. (15) Wright, G.C. 2000. Girdling 'Fairchild' mandarins and 'Lisbon' lemons to improve fruit size. Pages 40–47 in Wright, G. and M. Kilby, eds., *Deciduous fruit and nut research report*. College of Agriculture Series P-123. (16) Cariaga, R., P.R. Agüero, D.A. Ravetta, and A. Vilela. 2005. Differences in production and mortality of reproductive structures in two *Prosopis* L. (Mimosaceae) shrub species from Patagonia Argentina. *Journal of Arid Environments* 63:696–705. (17) Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:253–279.
- P. Agüero, R. Cariaga, and M. Ferrari (Museo Egidio Feruglio Av. Fontana 140, U9100GYO, Trelew, Chubut, Argentina) and D. Ravetta and A. Vilela, CONICET; vilela@agro.uba.ar.

A vertical bar on the left side of the page, consisting of a yellow-to-white gradient with a small red diamond at the top.

COPYRIGHT INFORMATION

TITLE: The impact of reproductive output on *Prosopis denudans* pod partition and chemical composition: Implications for economic utilization

SOURCE: Econ Bot 60 no3 Fall 2006

WN: 0628803497010

The magazine publisher is the copyright holder of this article and it is reproduced with permission. Further reproduction of this article in violation of the copyright is prohibited. To contact the publisher:
<http://www.nybg.org/>

Copyright 1982-2006 The H.W. Wilson Company. All rights reserved.