



# ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LOS ALGARROBALES ARGENTINOS

*ECOLOGY OF THE PROSOPIS WOODLANDS FROM ARGENTINA*

PABLO E. VILLAGRA

Departamento de Dendrocronología e Historia Ambiental.  
IANIGLA-CRICYT. CC.330. 5500 Mendoza. Argentina.  
E-mail: villagra@lab.cricyt.edu.ar

## RESUMEN

La capacidad de las especies del género *Prosopis* de tolerar sequía y condiciones edáficas adversas, como la salinidad y alcalinidad, así como su adaptación a la herbivoría, son las principales razones de su posición dominante en la vegetación leñosa de zonas áridas y semiáridas de América. Los estudios sobre la ecología de las especies de este género se pueden agrupar en: a) los que analizan el control que ejercen los factores ambientales bióticos y abióticos sobre la estructura y dinámica de las poblaciones de algarrobos, y b) los que estudian el efecto de los algarrobos sobre las condiciones ambientales y, consecuentemente, sobre el resto de la comunidad.

En Argentina, la estructura diamétrica, la regeneración y el crecimiento de distintas poblaciones de algarrobos han sido estudiadas en la región Chaqueña, del Espinal y del Monte. El clima (humedad y temperatura), el suelo, la profundidad de la freática, los disturbios y las interacciones biológicas (predación y dispersión de semillas, herbivoría, y competencia) han sido señalados por diversos autores como los factores que determinan la estructura y dinámica de los algarrobales. La importancia de cada uno varía según las regiones. En general, en las regiones más xéricas las variaciones climáticas (condicionantes de la disponibilidad de agua) son las que determinan las posibilidades de establecimiento y el crecimiento de las distintas poblaciones de algarrobos. En cambio, en las zonas más húmedas la competencia y el disturbio aparecen como los factores principales. En todos los casos la dispersión de semillas por herbívoros aparece como indispensable para el establecimiento, ya que rompe la dormición y disminuye la predación de semillas por granívoros (principalmente brúquidos, roedores y hormigas). El ganado doméstico ejerce un doble efecto de dispersión y predación cuyo resultado depende de la carga ganadera.

Las especies del género *Prosopis* son componentes importantes en el hábitat de otros organismos. Estas especies generan heterogeneidad espacial que modifica la distribución espacial de especies de los estratos arbustivos y herbáceos. Entre los mecanismos que generan esta heterogeneidad encontramos la modificación de las condiciones climáticas bajo su cobertura a través de la moderación de temperaturas extremas, disminución de evaporación, redistribución de las precipitaciones y de la intensidad lumínica; el incremento de la fertilidad a través de la acumulación de nutrientes; los efectos físicos y químicos del mantillo; la provisión de perchas para el asentamiento de aves dispersoras de frutos de otras especies y la competencia por luz y agua. Las consecuencias sobre la vegetación dependen del resultado de la interacción de todos estos procesos y debemos interpretarlo como una síntesis de los mecanismos facilitadores y los de interferencia para cada forma de vida. Los mecanismos facilitadores prevalecen sobre los de interferencia cuando el estrés ambiental (p. ej. estrés hídrico, sobrepastoreo) es mayor. En todos los casos, la presencia de especies del género *Prosopis* provoca un reemplazo de especies bajo su cobertura que aumenta la diversidad de las comunidades.

Palabras clave: Dinamismo, herbívoros, dispersión, mantillo.

## SUMMARY

*The ability of Prosopis species to tolerate drought and adverse edaphic conditions is the reason for their dominant position in the woody vegetation of the arid and semi-arid zones of America. Studies on the ecology of these species can be grouped as: a) those analyzing the biotic and abiotic environmental factors that control the structure and dynamics of the Prosopis populations and, b) those studying the effect of Prosopis over the environmental conditions and, consequently, over the remaining community. In Argentina the regeneration and growth of different Prosopis populations have been studied in several regions: Chaco, Espinal and Monte. The climate (humidity and temperature), soils, the water table depth, biological disturbances and interactions (predation and seed dispersal, herbivory and competence) have been pointed at by diverse authors as the factors determining the structure and dynamics of the Prosopis woodlands. The importance of each factor depends on the regions. The species of the Prosopis genus generate a spatial heterogeneity modifying the species distribution of shrubs, grass and forbs. The mechanisms that generate this heterogeneity include: the modification of climatic conditions under their cover by moderation of extreme temperatures, evaporation decrease, precipitation redistribution, and modification of light intensity; the increase of fertility through nutrients accumulation; physical and chemical effects of litter; the provision of perching structures for birds that disperse seeds from other species; and the competence for light and water.*

*Key words: Dynamisms, herbivory, dispersion, litter.*

## INTRODUCCIÓN

El género *Prosopis* (Fabaceae, Mimosoideae) consta de 44 especies distribuidas principalmente en zonas áridas y semiáridas de América del Sur y del Norte, el este de Asia y el norte de África, 28 de las cuales se encuentran en Argentina (Burkart, 1976; Solbrig *et al.*, 1977; Fagg y Stewart, 1994). El género *Prosopis* incluye árboles, arbustos y, raramente, sub-arbustos. La capacidad de las especies del género de tolerar sequía y condiciones edáficas adversas, como la salinidad y alcalinidad, así como su adaptación a la herbivoría, son las principales razones de su posición dominante en la vegetación leñosa de zonas áridas y semiáridas de América (Fagg y Stewart, 1994).

Debido a su abundancia y comportamiento ecológico, las especies del género *Prosopis* son de gran importancia ecosistémica en zonas áridas y semiáridas del mundo, y de vital importancia en la economía rural de las mismas. En América del Sur, la relación del hombre con las especies del género se remonta a épocas precolombinas, constituyendo el principal alimento de humanos y de animales. Como ejemplo de esto, se puede citar a los huarpes de Mendoza para quienes eran tan importantes que las poblaciones se establecían donde había algarrobos, manteniendo cada tribu la propiedad sobre un algarrobal (D'Antoni y Solbrig, 1977; Roig, 1993). Ecológicamente, las especies del género *Prosopis* constituyen un importante recurso alimentario y de hábitat para un gran número de organismos (Mares *et al.*, 1977).

En Argentina, el género *Prosopis* ha sufrido un proceso adaptativo desde el Chaco subhúmedo hacia zonas más áridas y frías al oeste y al sur. Este proceso ha ocurrido a través de la adquisición de adaptaciones morfológicas y fisiológicas, como el paso de bioformas arbóreas a arbustivas, reducción foliar, ajuste osmótico, etc. Esto hace que la distribución del género abarque una gran variedad de condiciones ambientales, entre las que se pueden destacar dos gradientes muy claros: uno latitudinal de temperatura (más cálido al norte y frío al sur) y uno longitudinal de humedad (más húmedo al este y más seco al oeste). Esta variedad de condiciones ambientales lleva a que los factores que controlan la dinámica de los algarrobales sean distintos en cada región y en cada condición ambiental, dificultando el análisis general de estos aspectos.

En esta revisión se analizan principalmente dos aspectos de la ecología de las especies de *Prosopis*: a) el control que ejercen los factores ambientales bióticos y abióticos sobre la estructura y dinámica de las poblaciones de algarrobos y b) el efecto de los algarrobos sobre las condiciones ambientales y, consecuentemente, sobre el resto de la comunidad.

## ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LAS POBLACIONES DE ALGARROBO

La estructura y la dinámica poblacional de una especie está determinada por las características propias de la especie (heliófila o no, de rápido o lento crecimiento, etc),

los factores ambientales bióticos y abióticos y por la historia del sitio donde se desarrolla (Hutchings, 1997). Estos factores controlan la regeneración, el crecimiento y la mortalidad de las poblaciones de algarrobos.

### **Regeneración: ¿control climático o biológico?**

Hay dos etapas clave en el establecimiento de los algarrobos caracterizadas por una gran mortalidad. La primera ocurre entre producción de semillas y el establecimiento de la plántula y la segunda en el pasaje de plántula a renoval (Bush y Van Auken, 1991). Una vez superada la etapa de plántula la supervivencia es probablemente alta. Entonces, los factores que regulan estos dos procesos son clave en la dinámica del bosque.

### **Biología reproductiva**

La fenología de la floración y fructificación de las especies de *Prosopis* parecería predecible ya que el mecanismo que provee agua para la supervivencia y reproducción es la gran profundidad que alcanza su sistema radical (Mooney *et al.*, 1977). Sin embargo, el momento y la cantidad de precipitaciones puede afectar la producción de flores y frutos. Según Solbrig y Cantino (1975) menos del 3% de las miles de flores producidas inician el desarrollo de frutos y solo la mitad o un tercio lo completan. Money *et al.* (1977) y Peinetti *et al.* (1991) en otras especies del género coinciden en que el momento de floración es relativamente constante, pero solo una muy baja proporción de flores desarrollan frutos, y que la producción de frutos es muy variable entre años según la humedad del suelo. Las condiciones hídricas del suelo superficial parecerían tener incidencia en procesos fisiológicos, pues, en *Prosopis*, a pesar de considerarse freatófita, la actividad fotosintética depende de la disponibilidad de agua en el horizonte superior del suelo. La raíz principal es funcional recién cuando se agota el agua en superficie (freatófita facultativa) (Sosebee y Wan, 1987). En particular en el Monte, la fenología de *P. flexuosa* ha sido estudiada en ecosistemas naturales por Mooney *et al.* (1977) para Andalgalá (Catamarca) y por B. E. Rossi (comunicación personal) en Ñacuñán (Mendoza), y se ha mostrado que el inicio de sus etapas fenológicas no presenta grandes variaciones entre años, independientemente de las precipitaciones.

Con respecto al sistema reproductivo de *Prosopis*, diversos autores (Simpson *et al.*, 1977; Massuelli y Balboa, 1989; Genise *et al.*, 1990) caracterizan el sistema reproductivo de varias especies de *Prosopis* como autoincompatible, aunque difieren en cuanto a la existencia de protoginia.

### **Producción de semillas**

Existe una amplia discusión acerca de qué factores son importantes en la producción de frutos de *Prosopis*. El clima seguramente es un factor importante pero no está claro

cómo actúa. Según Karlín y Díaz (1984) las lluvias primaverales disminuyen la producción de frutos, principalmente si ocurren en el momento de la floración. El viento y las heladas tardías podrían ser perjudiciales durante la floración. Privitello *et al.* (2000) encuentran que la producción de frutos de *P. caldenia* se relaciona positivamente con la temperatura máxima de octubre y negativamente con la humedad relativa de diciembre-febrero.

Toro *et al.* (1993), en un estudio en zonas áridas de Chile, sugieren que los insectos tienen un importante papel en la reproducción de *Prosopis* y atribuyen el éxito en la producción de frutos, entre otros factores, a la existencia de un adecuado sistema de polinización. Los Apoidea y dentro de éstos las abejas solitarias (Andrenidae, Halictidae, Colletidae, algunos Apidae) constituyen el grupo más importante que efectúa la polinización (Simpson *et al.*, 1977).

Por su parte, los predadores predispersivos pueden disminuir la producción de semillas entre un 25 y 70%. Entre éstos, los brúquidos son sin duda los más importantes (Smith y Ueckert, 1974; Solbrig y Cantino, 1975; Kingsolver *et al.*, 1977; Agrawal, 1996). Entre los vertebrados, los loros barranqueros (*Cyanoliseus patagonus*) también pueden afectar la producción de semilla antes de que éstas terminen de formarse.

La fructificación de árboles del género *Prosopis* presenta una gran variabilidad interanual. La producción de semillas de *P. flexuosa* en el desierto del Monte podría ser de entre 80.000 y 800.000 semillas  $\text{ha}^{-1}$  (Ffolliot y Thames, 1983; Dalmasso y Anconetani, 1993). En Ñacuñán se observó una gran variabilidad entre años y entre árboles en la fructificación y producción de semillas de *P. flexuosa* aunque la floración había sido bastante homogénea. Habiéndose realizado observaciones entre 1985 y 1989, y entre 1994 y 1999, *P. flexuosa* sólo presentó una notable fructificación y dispersión de semillas en 1987, 1995 y 1998 (L. Marone, comunicación personal).

Estos valores llevan a pensar que, a pesar de esta variabilidad y de los factores limitantes, la producción de frutos es suficiente para asegurar una regeneración natural si las condiciones climáticas y biológicas fueran las adecuadas.

### **Destino de las semillas producidas**

Teniendo en cuenta esta producción de frutos, nos preguntamos cuál es el destino de la producción de frutos. ¿Termina realmente formando una nueva población de Algarrobos? Los posibles destinos son la formación de un banco de semilla, la predación, la descomposición o la germinación.

Poco se sabe del tamaño y dinámica del banco de semillas de *Prosopis*. La dormición física que presentan las semillas lleva a pensar en éstas como potenciales formadoras de un banco de semillas persistentes. Lerner y Peinetti (1996) desarrollaron un modelo empírico de longevidad de semillas de *P. caldenia* que sugiere que dicha especie podría formar bancos de semillas moderada a escasamente persistentes en La

Pampa, aunque no han realizado mediciones a campo. En Pipanaco, se ha observado que en plantaciones de olivos o algarrobos bajo riego han surgido plantines de *P. flexuosa* (observaciones personales), lo que lleva a pensar en la existencia de al menos algunas semillas en el banco. Sin embargo, en Ñacuñán, la gran variabilidad interanual observada en el número de semillas que llegan al suelo no se ha reflejado en las mediciones del banco de semillas y no se ha encontrado un banco de semillas de *P. flexuosa* ni siquiera moderadamente persistente (Marone y Horno, 1997; Marone *et al.*, 1998). Lewis *et al.* (1999) no encuentran un banco de semillas permanente en el chaco húmedo santafesino, aunque sí un banco de plántulas. La ausencia de banco de semillas persistentes es algo común entre los árboles y arbustos de zonas áridas, sobre todo aquellos que tienen semillas grandes.

Según Lerner y Peinetti (1996), el porcentaje de germinación no fue importante en *P. caldenia* en La Pampa, pero el ataque por brúquidos fue una causa importante de pérdidas predispersivas y posdispersivas alcanzando al 35% de las semillas (las pérdidas posdispersivas ocurrirían recién durante la primavera siguiente). Sin embargo, el diseño experimental usado no les permitió evaluar el impacto de otros predadores posdispersivos como hormigas y roedores. Villagra *et al.* (en prensa-b) estimaron la germinación y las pérdidas posdispersivas a corto plazo (máximo 15 días) de semillas de *P. flexuosa* en los algarrobales de Ñacuñán (Fig. 1). La germinación de semillas en artejos sanos o sujetos a escarificación mecánica alcanzó, en promedio, el 7% a los 15

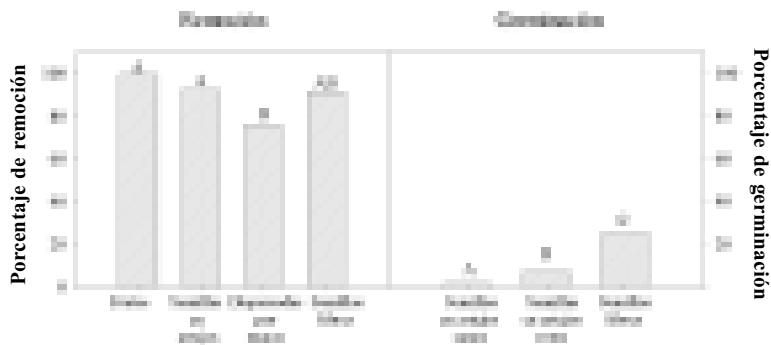


Figura 1. Tasas de remoción y germinación de semillas de *Prosopis flexuosa* en la Reserva de Ñacuñán (Mendoza). Letras diferentes indican diferencias significativas a  $P < 0,05$ . (Adaptado de Villagra *et al.*, en prensa-b.)

Figure 1. Removal and germination rates of *Prosopis flexuosa* seeds at the Reserva Ñacuñán (Mendoza). Different letters indicate significant differences at  $P < 0.05$  (Adapted from Villagra *et al.*, in press-b.)

días de iniciado el ensayo; mientras que después de 24 hs de iniciado el mismo, más del 90% de las semillas habían sido consumidas o removidas por hormigas y pequeños roedores, tanto las ofrecidas dentro de frutos, de artejos o como semillas libres. Estos resultados indican que la predación de las semillas apenas llegan al suelo podría explicar la ausencia de un banco de semillas persistente de *P. flexuosa*.

La descomposición no debería ser un factor importante de pérdidas ya que la escasa humedad que caracteriza a las zonas áridas y semiáridas no favorecería el desarrollo de hongos y bacterias. Ortega Baez *et al.* (2001) señalan que algunas vainas de *P. ferox* en Salta pueden permanecer 6 años sin presentar signos de descomposición, pero el 99% de las semillas son predadas por brúquidos.

Entonces, podemos concluir que la predación es un destino importante, quizás el principal, para las semillas de las especies de *Prosopis*. Las evidencias sugieren que no es común que formen bancos de semillas permanentes y que la descomposición no es una forma importante de pérdida de semillas. La germinación tampoco sería un destino importante, por lo que la mayor parte de las semillas producidas no germinan produciendo una plántula.

### **Importancia de la dispersión**

Las semillas de *Prosopis* son dispersadas frecuentemente por animales domésticos y silvestres y sus frutos presentan una serie de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que permiten la dispersión endozoica (Peinetti *et al.*, 1993; Campos y Ojeda, 1997). Estas adaptaciones incluyen la presencia de un mesocarpo dulce con altas proporciones de azúcares y proteínas y una cutícula seminal dura e impermeable que impide el ingreso de agua y la destrucción del embrión dentro del tracto digestivo de los herbívoros (Kingsolver *et al.*, 1977). La dispersión de semillas es interpretada como un ejemplo de mutualismo entre plantas y animales donde los animales obtienen energía mientras rompen la dormición de las semillas permitiéndoles germinar. El aumento en la germinabilidad depende del dispersor, particularmente del grado de escarificación en que cada dispersor libera las semillas (Campos y Ojeda, 1997). Estos autores encontraron que semillas de *P. flexuosa* provenientes de heces de maras (*Dolichotis patagonum*) y vacas presentaron la mayor capacidad germinativa (Fig. 2). En el otro extremo se encuentra el jabalí europeo que destruye todas las semillas que consume (viabilidad cercana a cero), siendo considerado un predador y no un dispersor.

Sin embargo, los beneficios para la planta no se limitarían a la ruptura de la dormición, sino que se han estudiado otros efectos indirectos de la dispersión por herbívoros. Por ejemplo hay datos que sugieren que el paso por el tracto digestivo del herbívoro aumenta la longevidad de las semillas a través de la disminución de la predación por parte de brúquidos (Lerner y Peinetti, 1996), o de otros granívoros (Villagra *et al.*, en prensa-b). Los mecanismos de este proceso no han sido estudiados pero es posible que la digestión del herbívoro elimine los azúcares que rodean la semilla

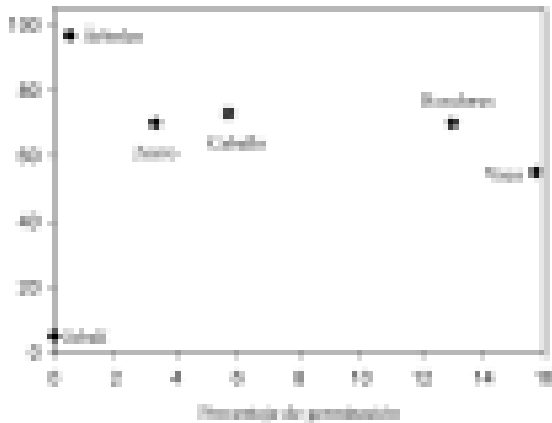


Figura 2. Relación entre la viabilidad y el porcentaje de germinación en semillas provenientes directamente de los árboles o dispersadas por diferentes herbívoros (tomado de Campos y Ojeda, 1997)

Figure 2. Relation between viability and germination percentage in seeds proceeding directly from trees or dispersed by different herbivores (taken from Campos y Ojeda, 1997)

y la hagan menos atractiva o detectable a los predadores (Miller, 1993).

Además, otro efecto que puede ser importante es la relocalización de las semillas en micrositios más o menos favorables, aunque no hay estudios sobre este tema en los algarrobales argentinos.

### **Establecimiento**

Los factores que determinan el establecimiento de los algarrobales en condiciones naturales no están totalmente aclarados. Entre los factores físicos, el estrés hídrico, la salinidad, el tipo de suelo han sido tradicionalmente citados como reguladores de la germinación y el establecimiento de las especies de *Prosopis*; hay numerosos trabajos al respecto (Felker *et al.*, 1981; Sosebee y Wan, 1987; Arce y Balboa, 1988; Van Auken y Bush, 1989; López Villagra y Galera, 1992; Catalán *et al.*, 1994; Villagra, 1995; Cony, 1996; Cony y Trione, 1996; Vilela, 1996; Van Auken y Bush, 1997; Villagra, 1997; Cony y Trione, 1998; Villagra y Cavagnaro, 2000).

Sin embargo, hay otros factores que pueden también regular el establecimiento. Catalán (2000) presenta un análisis de la importancia de la competencia a través del



patrón espacial en *P. flexuosa* en el Chaco Árido y encuentra que la competencia con los adultos disminuye el crecimiento mientras que la competencia con arbustos no. Lerner *et al.* (2000) obtiene resultados semejantes en *P. caldenia*. Por su parte, Distel *et al.* (1996) señalan que el establecimiento de esta especie se ve disminuido por la competencia con gramíneas. En las llanuras mendocinas, *P. flexuosa* presenta una distribución al azar lo cual indica que la competencia entre individuos no es importante durante el establecimiento; tampoco hubo indicios de competencia con otras especies arbóreas como *Bulnesia retama* y *Geoffroea decorticans* (Villagra, Villalba y Boninsegna, datos no publicados). Es posible que los efectos de la competencia sean más importantes en zonas con menor estrés ambiental, ya que en sitios más áridos otros factores pasan a ser los principales y los enmascaran (Callaway y Walker, 1997).

Varios autores sugieren que la ganadería es una de las causas del aumento de las poblaciones de *Prosopis* en Texas (Archer, 1995a; Archer, 1995b) y en La Pampa (Dussart *et al.*, 1998). En estos casos, el efecto positivo del ganado (por dispersión de semillas y reducción de la competencia por pastos) sería mayor que el efecto negativo de la herbivoría y el pisoteo. Por el contrario, el pastoreo es un factor limitante en la regeneración del bosque en el Chaco Árido (Saravia Toledo y del Castillo, 1988), mientras que Barchuk *et al.* (1998) encuentran que el pastoreo no afecta la supervivencia de *P. chilensis*. Es muy probable que el efecto dependa de la carga ganadera.

Por último, otro aspecto que debe tenerse en cuenta es la aptitud de los distintos microsítios en el establecimiento. Barchuk *et al.*, (1998) encuentran en *P. chilensis* mayor supervivencia en áreas expuestas que bajo *Larrea divaricata*. Por el contrario, observan que *Larrea divaricata* y *Mimozyanthus carinatus* tienen un efecto nodriza sobre *P. flexuosa* (Barchuk y Carranza, 2000). El entendimiento de este punto necesita de nuevos estudios ya que es un campo poco explorado en Argentina.

### ***¿Banco de plántulas?***

Hay datos que indican que las plántulas de algunas especies de *Prosopis* pueden permanecer con un crecimiento nulo o muy pequeño y llegar a formar bancos de plántulas. En el Chaco sub-húmedo, Lewis *et al.* (1999) encuentran que se forma un banco de juveniles y en Ñacuñán encontramos que las plantas jóvenes tienen un crecimiento diamétrico muy bajo y mucho menor que las plantas adultas (por ejemplo, plantas 1,5 cm de DAB llegan a tener 34 años de edad) (Villagra, Villalba y Boninsegna, datos no publicados).

¿Cuáles son los factores que afectan el desarrollo de estas semillas y que llevan a que las plántulas permanezcan mucho tiempo sin crecer? Si tenemos en cuenta el gradiente de humedad, es de esperar que en las regiones más xéricas las variaciones climáticas (condicionantes de la disponibilidad de agua) sean las que determinan las posibilidades de establecimiento y el crecimiento de las distintas poblaciones de algarrobos. En cambio, en las zonas más húmedas la competencia y el disturbio

aparecen como los factores principales. En el Monte, nuestra hipótesis es que sobreviven mucho tiempo con un crecimiento aéreo muy bajo pero desarrollando su sistema radical hasta que consiguen una fuente suplementaria de agua subterránea. Algunos datos apoyan esta hipótesis, ya que se ha observado en *P. flexuosa* que desarrollan un sistema vascular seguro (vasos pequeños y agrupados) durante los primeros años mientras que en años posteriores desarrollan un sistema más eficiente en el transporte del agua aunque menos seguro (vasos grandes y solitarios) (Villalba y Boninsegna, 1989).

Seguramente, en el Chaco sub-húmedo la formación de un banco de plántulas está determinada por el sombreado del estrato superior. En estas zonas, los disturbios podrían ser un factor positivo para el desarrollo de esas plántulas, provocando una liberación del crecimiento por disminución de la competencia. En los sitios más secos, en cambio, un disturbio, como el fuego, puede eliminar la plántula pequeña aumentando la mortalidad.

Por último, la herbivoría puede ser un factor muy importante en el no crecimiento de las plántulas. En Telteca, encontramos 100% de ataque de la liebre de castilla en un ensayo de forestación, en el cual todo lo que sale fuera de los protectores de la planta es consumido por la liebre, provocando la disminución de la productividad de la planta (Cony, Mantován y Villagra, datos no publicados). En Ñacuñán, observé una planta de 34 años que tenía apenas 5 cm de altura ya que había sido consumida año a año por tunduques (*Ctenomys mendocinus*).

## **Crecimiento**

¿Qué pasa con los factores que afectan el crecimiento? No lo vamos a desarrollar demasiado aunque hay algunos trabajos que abordan el tema (Calzon Adorno, 1995; Perpiñal *et al.*, 1995; Villagra *et al.*, en prensa-a). Podemos decir que las precipitaciones y la profundidad de la freática afectan el crecimiento de los algarrobos del Monte. *Prosopis* crece más en la Reserva Telteca a pesar de tener MUCHO MENOS precipitaciones y esto se debe a que la freática está a 10 m mientras que en Ñacuñán se encuentra a 70 m de profundidad. La disponibilidad extra de agua es la que está determinando el crecimiento en las plantas en este caso (Villagra *et al.*, en prensa-a). Por su parte, el crecimiento radial de *P. ferox* se relaciona positivamente con las precipitaciones de verano y negativamente con la temperatura de verano en la prepuna, indicando de esta manera que el factor que controla el crecimiento sería el balance hídrico (Morales *et al.*, 2001).

## **Mortalidad**

Los factores que afectan la mortalidad también pueden afectar la dinámica de los algarrobales. Por ejemplo, *P. flexuosa* es una especie sensible al anegamiento y es eliminada sistemáticamente de la zona de inundación del río Mendoza. Por el contrario, *P. alpataco*, con adaptaciones que le permiten tolerar el anegamiento, se vuelve

dominante en este tipo de ambientes (Roig, 1987; Villagra, 1998; Villagra y Roig, 1999). Sin embargo, las causas de mortalidad de las distintas especies de *Prosopis* es un tema que no ha sido abordado para los algarrobales argentinos.

## EFFECTO DE LOS ALGARROBOS SOBRE LAS CONDICIONES AMBIENTALES

### Efectos sobre estratos arbustivos y herbáceos

Consideraremos aquí un gradiente de estrés ambiental (cualquier factor ambiental) en el cual las interacciones entre dos especies vegetales tienen un interjuego entre interferencia y facilitación. En zonas donde el estrés ambiental es mayor, la facilitación es más importante que la interferencia, y en zonas donde el estrés es menor, la interferencia se vuelve más importante que la facilitación (Callaway, 1997; Callaway y Walker, 1997).

La presencia del algarrobo modifica la distribución de las especies que integran los estratos arbustivos y herbáceos. En zonas muy áridas se encuentra mayor diversidad debajo de la cobertura, y en zonas húmedas la diversidad no es diferente sino simplemente un cambio en la composición de especies. Así, Rossi y Villagra (2000), al analizar la frecuencia y composición de especies entre sitios bajo la cobertura de los árboles y en áreas expuestas en Ñacuñán, encuentran especies que prefieren la cobertura de *P. flexuosa* (e.g. *Ephedra triandra*, *Capparis atamisquea*, *Lycium tenuispinosum*, *Setaria leucopila*, *Chenopodium papulosum*) y otras especies que prefieren las áreas expuestas (e.g. *Sporobolus cryptandrus*, *Heliotropium mendocinum*, *Larrea divaricata*, *Parthenium hysterophorus* y *Pappophorum caespitosum*). El reemplazo de especies se da según las formas de vida y adaptaciones de las distintas especies. Bajo la cobertura de *P. flexuosa* aumenta el número de especies arbustivas y enredaderas respecto de las áreas expuestas, mientras que en estas últimas aumenta el número de especies de gramíneas anuales y perennes y de herbáceas perennes.

El efecto que puede tener el algarrobo varía según la intensidad de disturbios como el pastoreo. Steinaker *et al.* (2000) encuentran especies asociadas a *P. flexuosa* en San

Tabla 1. Porcentajes de cobertura bajo *Prosopis flexuosa* y en áreas expuestas de tres gramíneas palatables en un campo con 25 años de clausura (Ñacuñán, Mendoza) (Rossi y Villagra, 2000) y uno pastoreado (San Luis) (Steinaker *et al.* 2000)

Table 1. Coverage under the canopy of *Prosopis flexuosa* and exposed areas of three palatable grasses in a field closed for 25 years (Ñacuñán, Mendoza) (Rossi & Villagra, 2000) and in a grazed field of San Luis (Steinaker *et al.*, 2000)

	ÑACUÑÁN		SAN LUIS	
	Bajo <i>Prosopis</i>	Áreas expuestas	Bajo <i>Prosopis</i>	Áreas expuestas
<i>Pappophorum caespitosum</i>	13	45	81	62
<i>Digitaria californica</i>	22	47	56	19
<i>Trichloris crinita</i>	28	40	34	6

Luis que en Ñacuñán prefieren áreas expuestas (Rossi y Villagra, 2000) (Tabla 1). Estas diferencias pueden deberse al pastoreo ya que las especies que muestran este comportamiento son pastos altamente palatables como *Pappophorum caespitosum* y *Aristida mendocina*.

### Mecanismos de interacción

Una serie de ensayos (en el cual incluimos pluviómetros, evaporímetros, medimos humedad del suelo y temperatura, composición química del suelo, etc.) permitieron describir las modificaciones en el microclima que ocurren bajo la cobertura de *P. flexuosa* en Ñacuñán. Esta especie crea un gradiente área expuesta/bajo cobertura en el que aumenta la humedad y disminuyen las temperaturas máximas y la intensidad de luz. Además, las temperaturas mínimas del suelo en el invierno son mayores que en las áreas expuestas y nunca fueron menores a 0 °C (Villagra *et al.*, 2000). Esta moderación de las condiciones térmicas puede ser importante para el establecimiento de otras especies.

La presencia de *P. flexuosa* también induce cambios edáficos bajo su cobertura. Elementos limitantes en el Monte, como la materia orgánica, nitrógeno y fósforo presentan mayores concentraciones bajo la cobertura que en áreas expuestas (Rossi y Villagra, datos no publicados). Esto sugiere un aumento de la fertilidad bajo *P. flexuosa*

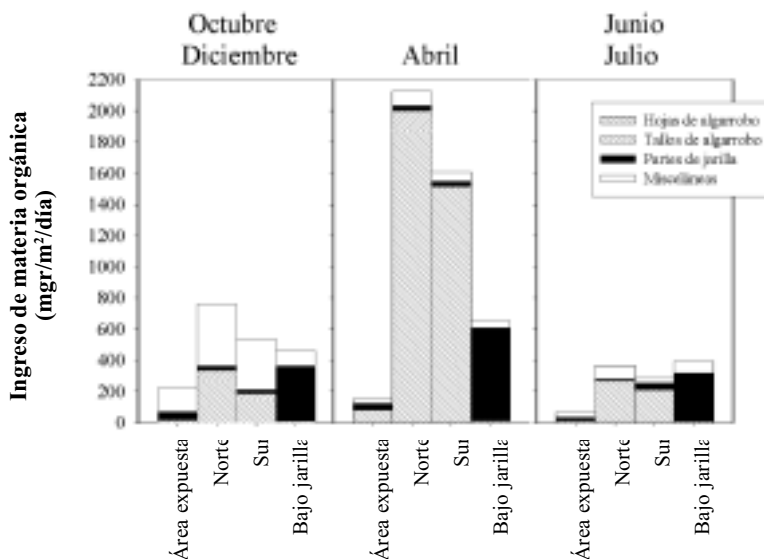


Figura 3. Ingreso de materia orgánica en distintos micrositios en la Reserva de Ñacuñán (Mendoza)  
 Figure 3. Input of organic matter at different micro-sites at the Reserva Ñacuñán (Mendoza)

a través del aporte de nutrientes, ya sea por la fijación de nitrógeno en simbiosis con bacterias del género *Rhizobium* y por modificación de la dinámica de nutrientes. Hemos observado que el mayor aporte de materia orgánica en el Monte lo realiza *P. flexuosa* y se localiza principalmente bajo su cobertura (Fig. 3) (Alvarez *et al.*, 2000).

Las modificaciones edáficas pueden ser utilizadas desde el punto de vista del manejo. Por ejemplo, Galera *et al.* (1999) encuentran que el crecimiento del maíz bajo la cobertura de *P. alba* y *P. nigra* es mayor que en áreas expuestas, posiblemente debido a los cambios edáficos antes mencionados.

Otros factores que contribuyen a la modificación de la distribución de otras especies es el apoyo que ofrece a las epífitas y enredaderas y la oferta de perchas para aves dispersoras de semillas.

Concluimos que las especies del género *Prosopis* son componentes importantes en el hábitat de otras especies, no solo de plantas sino también de distintos taxones, como puede ser nido para aves, refugio para roedores, etc. Los algarrobos generan una heterogeneidad espacial que modifica la distribución de nutrientes y de las especies del estrato arbustivo y herbáceo que prefieren la cobertura.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGRAWAL, A. A., 1996. Natural history, seed predation, and germination of *Prosopis juliflora* relative to a reforestation project in Southwestern Ecuador. *Tropical Ecology*. 37: 193-201.
- ALVAREZ, J. A., V. SAUMA, P. E. VILLAGRA & B. E. ROSSI, 2000. Aporte de materia orgánica por *Prosopis flexuosa* en el Monte Central. *Reunión Nacional del Algarrobo. Resúmenes*. Mendoza. 56.
- ARCE, P. & O. BALBOA, 1988. Some aspects of the biology of *Prosopis* growing in Chile. In: M. Habit (Ed.). *Current state of Knowledge on Prosopis juliflora*. F.A.O. 313-322.
- ARCHER, S. 1995a. Herbivory mediation on grass-woody plant interactions. *Tropical Grasslands* 29: 218-235.
- ARCHER, S. 1995b. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* 2(1): 83-99.
- BARCHUK, A. H. & C. CARRANZA, 2000. Plantas nodrizas en el establecimiento de *Prosopis flexuosa* en el Chaco Árido. *Reunión Nacional del Algarrobo. Resúmenes*. Mendoza. 54.
- BARCHUK, A. H., M. P. DÍAZ, F. CASANOVES, M. G. BALZARINI & U. O. KARLIN, 1998. Experimental study on survival rates in two arboreal species from the Argentinean Dry Chaco. *Forest Ecology and Management* 103: 203/210.
- BURKART, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum* 57: 219-249; 450-455.
- BUSH, J. K. & O. W. VAN AUKEN, 1991. Importance of time of germination and soil depth on growth of *Prosopis glandulosa* (Leguminosae) seedlings in the presence of a C4 grass. *American Journal of Botany* 78(12): 1732-1739.

- CALLAWAY, R. M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112(2): 143-149.
- CALLAWAY, R. M. & L. R. WALKER, 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958-1965.
- CALZON ADORNO, M. E. 1995. *Estudio de la productividad económica de un bosque de algarrobo en el Departamento de Cafayate. Pcia de Salta*. Tesis profesional. Universidad Nacional de Salta. Salta. 69 pp.
- CAMPOS, C. M. & R. A. OJEDA, 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environment* 35: 707-714.
- CATALÁN, L., M. BALZARINI, E. TALEISNIK, R. SERENO & U. KARLIN, 1994. Effects of salinity on germination and seedling growth of *Prosopis flexuosa* (D.C.). *Forest Ecology and Management* 63: 347-357.
- CATALÁN, L. A., 2000. *Crecimiento leñoso de Prosopis flexuosa en una sucesión post-agrícola en el Chaco Árido: efectos relaciones de distintos factores de proximidad*. Tesis Doctoral. Córdoba. 182 pp.
- CONY, M. A. 1996. Genetic variability in *Prosopis flexuosa* D. C., a native tree of the Monte phytogeographic province, Argentina. *Forest Ecology and Management* 87: 41-49.
- CONY, M. A. & S. O. TRIONE, 1996. Germination with respect to temperature of two Argentinian *Prosopis* species. *Journal of Arid Environment* 33: 225-236.
- CONY, M. A. & S. O. TRIONE, 1998. Inter- and intraspecific variability in *Prosopis flexuosa* and *P. chilensis*: seed germination under salt and moisture stress. *Journal of Arid Environments* 40(3): 307-317.
- DALMASSO, A. D. & J. ANCONETANI, 1993. Productividad de frutos de *Prosopis flexuosa* (Leguminosae), algarrobo dulce, en Bermejo, San Juan. *Multequina* 2: 173-181.
- D'ANTONI, H. L. D. & O. T. SOLBRIG, 1977. Algarrobos in South American cultures: past and present. In: B.B. Simpson (Ed.). *Mesquite. Its biology in two Desert Scrub Ecosystems. US/IBP Synthesis Series* 4. Dowden, Hutchinson y Ross, Inc. 1-26.
- DISTEL, R. A., D. V. PELAEZ, R. M. BOO, M. D MAYOR & O. R. ELIA, 1996. Growth of *Prosopis caldenia* seedlings in the field as related to grazing history of the site and in a greenhouse as related to different levels of competition from *Stipa tenuis*. *Journal of Arid Environments* 32(3): 251-257.
- DUSSART, E., P. LERNER & R. PEINETTI, 1998. Long term dynamics of 2 populations of *Prosopis caldenia* Burkart. *Journal of Range Management* 51: 685-691.
- FAGG, C. W. & J. L. STEWART, 1994. The value of *Acacia* and *Prosopis* in arid and semi-arid environments. *Journal of Arid Environment* 27: 3-25.
- FELKER, P., P. CLARK, A. E. LAAG & P. F. PRATT, 1981. Salinity tolerance of the tree legumes mesquite (*Prosopis glandulosa* var *torreyana*, *P. velutina*, and *P. articulata*) algarrobo (*P. chilensis*), Kiawe (*P. pallida*) and tamarugo (*P. tamarugo*) grown in sand culture on nitrogen free media. *Plant and Soil* 61: 311-317.
- FFOLIOT, P. F. & J. L. THAMES, 1983. *Recolección, manipuleo, almacenaje y pre-tratamiento de las semillas de Prosopis en América Latina*. F.A.O. Tucson, Arizona. 39 pp.

- GALERA, F. M., G. ÁVILA, A. ABRIL & E. ZAMORA, 1999. Efecto de leguminosas *Prosopis* sp. y *Phaseolus vulgaris* L. en intercultivo sobre la producción de *Zea mays* en el semiárido. *XIX Reunión Argentina de Ecología. Libro de resúmenes*. Tucumán. 152.
- GENISE, J., R. A. PALACIOS, P. S. HOC, R. CARRIZO, L. MOFFAT, M. P. MOM, M. A. AGULLO, P. PICCA & S. TORREGROSA, 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.
- HUTCHINGS, M. J., 1997. The structure of plant populations. En: M.J. Crawley (Ed.). *Plant Ecology. Blackwell Science* 325-358.
- KARLIN, U. & R. DÍAZ, 1984. *Potencialidad y Manejo de Algarrobos en el Árido Subtropical Argentino*. Secretaria de Ciencia y Técnica, República Argentina. 59 pp.
- KINGSOLVER, J. M., C. D. JOHNSON, S. R. SWIER & A. L. TERAN, 1977. *Prosopis* fruits as a resource for invertebrates. In: B.B. Simpson (Ed.). *Mesquite. Its biology in two Desert Scrub Ecosystems. US/IBP Synthesis Series* 4. Dowden, Hutchinson y Ross, Inc. 108-122.
- LERNER, P. & R. PEINETTI, 1996. Importance of predation and germination on losses from the seed bank of caldén (*Prosopis caldenia*). *Journal of Range Management* 49: 147-150.
- LERNER, P., R. PEINETTI, A. SOSA & A. KIN, 2000. Relaciones competitivas intraespecíficas e interespecíficas del caldén (*Prosopis caldenia* Burkart) inferidas en base al patrón espacial a escala local. *Reunión Nacional del Algarrobo. Resúmenes*. Mendoza. 52.
- LEWIS, J. P., I. M. BARBERIS, E. F. PIRE & N. J. CARNEVALE, 1999. Estructura y funcionamiento de los bosques del Chaco Húmedo santafecino. *XIX Reunión Argentina de Ecología. Libro de resúmenes*. Tucumán. 13.
- LÓPEZ VILLAGRA, G. M. & F. M. GALERA, 1992. Soil salinity-sodicity effects on germination, survival and development in four populations of *Prosopis strombulifera* (Lam) Benth (Fabaceae:Mimosoideae). In: R.W. Dutton (Ed.). *Prosopis species. Aspects of their value, research and development*. FAO-UNESCO-IPA. 219-234.
- MARES, M. A., F. A. ENDERS, J. M. KINGSOLVER, J. L. NEFF & B. B. SIMPSON, 1977. *Prosopis* as a niche component. En: B.B. Simpson (Ed.). *Mesquite. Its biology in two Desert Scrub Ecosystems. US/IBP Synthesis Series* 4. Dowden, Hutchinson y Ross, Inc. 123-149.
- MARONE, L. & M. E. HORNO, 1997. Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. *Journal of Arid Environment* 36: 661-670.
- MARONE, L., B. E. ROSSI & M. E. HORNO, 1998. Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology* 137(2): 143-150.
- MASSUELLI, R. W. & O. BALBOA, 1989. Self-incompatibility in *Prosopis flexuosa*. D.C. *Plant Cell. Incompatibility Newsletter* 21: 44-48.
- MILLER, M. F., 1993. Is it advantageous for *Acacia* seeds to be eaten by ungulates? *Oikos* 66(2): 364-368.
- MOONEY, H. A., B. B. SIMPSON & O. T. SOLBRIG, 1977. Phenology, morphology, physiology. En: B.B. Simpson (Ed.). *Mesquite. Its biology in two Desert Scrub Ecosystems. US/IBP Synthesis Series* 4. Dowden, Hutchinson y Ross, Inc. 26-43.

- MORALES, M. S., R. VILLALBA, H. R. GRAU, P. E. VILLAGRA, J. A. BONINSEGNA, A. RIPALTA & L. PAOLINI, 2001. Potencialidad de *Prosopis ferox* Griseb (Leguminosae, subfamilia: Mimosoideae) para estudios dendrocronológicos en desiertos subtropicales de alta montaña. *Revista Chilena de Historia Natural* 74:889-896.
- ORTEGA BAEZ, P., M. DE VIANA & M. SARAVIA, 2001. The fate of *Prosopis ferox* seeds from unremoved pods at National Park Los Cardones. *Journal of Arid Environment* 48(2): 185-190.
- PEINETTI, R., O. MARTÍNEZ & O. BALBOA, 1991. Intraspecific variability in vegetative and reproductive growth of a *Prosopis caldenia* Burkart population in Argentina. *Journal of Arid Environment* 21: 37-44.
- PEINETTI, R., M. PEREYRA, A. KIN & A. SOSA, 1993. Effects of cattle ingestion on viability and germination rate of caldén (*Prosopis caldenia*) seeds. *Journal of Range Management* 46: 483-486.
- PERPIÑAL, E., M. BALZARINI, L. CATALÁN, L. PIETRARELLI & E. KARLIN, 1995. Edad de culminación del crecimiento en *Prosopis flexuosa* D. C. en el Chaco árido argentino. *Investig. Agr.: Sist. Recur. For.* 4(1): 45-55.
- PRIVITELLO, M. J. L., E. G. GABUTTI & J. L. LEPORATI, 2000. Factores ambientales que afectan la producción de chauchas de caldén, *Prosopis caldenia* Burk. *Reunión Nacional del Algarrobo. Resúmenes*. Mendoza. 47.
- ROIG, F. 1987. Árboles y Arbustos en *Prosopis flexuosa* y *P. alata*. *Parodiiana* 5(1): 49-64.
- ROIG, F. A. 1993. Aportes a la etnobotánica del género *Prosopis*. En: IADIZA (Ed.). *Contribuciones Mendocinas a la Quinta Reunión de 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.
- ROSSI, B. E. & P. E. VILLAGRA, 2000. Efecto de la cobertura de *Prosopis flexuosa* sobre la composición de los estratos arbustivos y herbáceos en el Monte Central (Argentina). En: P. Jiménez, Talavera Delgado, C., Villegas Paredes, L., Ortega Paredes, A. y Villasante Benavides, F. (Ed.). *Memorias del IV Congreso Latinoamericano de Ecología. Ecología y Desarrollo Sostenible: Reto de América Latina para el Tercer Milenio*. Instituto Regional de Ciencias Ambientales - UNESCO. Arequipa, Perú. 163-165.
- SARAVIA TOLEDO, C. J. & E. M. DEL CASTILLO, 1988. Uso racional de bosque chaqueño semiárido. *VI Congreso Forestal Argentino*. Santiago del Estero. 848-852.
- SIMPSON, B. B., J. L. NEFF & A. R. MOLDENKE, 1977. *Prosopis* flowers as a resource. In: B.B. Simpson (Ed.). *Mesquite. Its biology in two desert ecosystems. US/IBP Synthesis Series* 4. Dowden, Hutchinson y Ross, Inc. 84-107.
- SMITH, L. L. & D. N. UECKERT, 1974. Influence of insects on mesquite seed production. *Journal of Range Management* 27: 61-65.
- SOLBRIG, O., M. A. BARBOUR, J. CROSS, G. GOLDSTEIN, C. H. LOWE, J. MORELLO & T. W. YANG, 1977. The Strategies and Community Patterns of Desert Plants. In: G.H. Orians y Solbrig, O.T. (Ed.). *Convergent Evolution in Warm Deserts. US/IBP Synthesis No 3*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc Stroudsburg, Pp. 67-106.
- SOLBRIG, O. T. & P. D. CANTINO, 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum* 56(2): 185-210.



- SOSEBEE, R. E. & C. WAN, 1987. Plant ecophysiology: a case study of honey mesquite. *Symposium on Shrub Ecophysiology and Biotechnology*. Logan, Utah. 103-117.
- STEINAKER, D. F., C. MARTÍNEZ & M. O. AGUILERA, 2000. En el ecotono Monte-Chaco Árido de San Luis, las especies de alto valor forrajero se encuentran bajo el canopeo de las leñosas. *Reunión Nacional del Algarrobo. Resúmenes*. Mendoza. 53.
- TORO, H., E. CHIAPPA, R. COVARRUBIAS & R. VILLASEÑOR, 1993. Interrelaciones de polinización en zonas áridas de Chile. *Acta Entomológica Chilena* 18: 20-29.
- VAN AUKEN, O. W. & J. K. BUSH, 1989. *Prosopis glandulosa* growth: Influence of nutrients and simulated grazing of *Bouteloua curtipendula*. *Ecology* 70(2): 512-516.
- VAN AUKEN, O. W. & J. K. BUSH, 1997. Growth of *Prosopis glandulosa* in response to changes in aboveground and belowground interference. *Ecology* 78(4): 1222-1229.
- VILELA, A. 1996. *Morfología y anatomía foliar de especies sudamericanas del género Prosopis (Leguminosae-Mimosoideae): un enfoque adaptativo*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. pp.
- VILLAGRA, P. E. 1995. Temperature effects on germination of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* (Fabaceae, Mimosoideae). *Seed Science and Technology* 23: 639-646.
- VILLAGRA, P. E. 1997. Germination of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* seeds under saline conditions. *Journal of Arid Environments* 37: 261-267.
- VILLAGRA, P. E. 1998. *Comparación del comportamiento fitosociológico y ecofisiológico de Prosopis argentina y P. alpataco (Fabaceae, Mimosoideae)*. Tesis doctoral. Mendoza. 130 pp.
- VILLAGRA, P. E. & J. B. CAVAGNARO, 2000. Effects of clayish and sandy soils on the growth of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* seedlings. *Ecología Austral* 10: 111-119.
- VILLAGRA, P. E., M. A. CONY, N. G. MANTOVÁN, B. E. ROSSI, M. M. GONZÁLEZ LOYARTE, R. VILLALBA & L. MARONE, en prensa (a). Ecología y Manejo de los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte. In: Frangi y Brown, A. (Ed.). *Ecología y Manejo de Bosques Nativos de Argentina*.
- VILLAGRA, P. E., L. MARONE & M. A. CONY, en prensa (b). Mechanism affecting the fate of *Prosopis flexuosa* seeds during secondary dispersal in the Monte desert. *Austral Ecology*.
- VILLAGRA, P. E. & F. A. ROIG, 1999. Vegetación de las márgenes de inundación del Río Mendoza en su zona de divagación (Mendoza, Argentina). *Kurtziana* 27(2): 309-317.
- VILLAGRA, P. E., B. E. ROSSI & J. A. ÁLVAREZ, 2000. Efecto de *Prosopis flexuosa* sobre las condiciones microambientales en el Monte central (Reserva de Biosfera de Ñacuñán, Mendoza, Argentina). *Reunión Nacional del Algarrobo. Resúmenes*. Mendoza. 57.
- VILLALBA, R. & J. A. BONISEGNA, 1989. Dendrochronological studies on *Prosopis flexuosa* D.C. *IWA bulletin* n.s. 10(2): 155-160.

Recibido: 01/12/2000

Aceptado: 14/12/2000

