



FISIOLOGÍA DE *PROSOPIS* SPP.

PHYSIOLOGY OF PROSOPIS SPP.

CARLOS B. PASSERA

Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA-CONICET)
Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo

RESUMEN

El área de distribución del género *Prosopis* está caracterizada por ambientes xéricos donde estos vegetales han debido desarrollar especiales mecanismos fisiológicos para lograr su sobrevivencia.

Estas plantas poseen una gran variedad de adaptaciones y tipos biológicos, que le confieren amplias ventajas ecológicas competitivas a través de las cuales logran tener, en algunos casos, una alta cobertura vegetal, por lo que caracterizan fisonómicamente territorios en los cuales el déficit hídrico confiere su principal impronta.

El objetivo de este trabajo es hacer una revisión general de los principales aspectos ecofisiológicos del género *Prosopis*, mediante el análisis crítico de los trabajos científicos realizados en diferentes lugares del mundo.

La germinación es una etapa delicada en la vida de todos los vegetales, en función de los trabajos existentes sobre este aspecto, se puede observar que las semillas de *Prosopis* ssp. poseen la capacidad de germinar en condiciones de elevado estrés hídrico y salino e incluso de alta concentración sódica. Las temperaturas óptimas de germinación indican una adaptación de las diferentes especies a condiciones ambientales de relativas altas temperaturas (de 25 a 40°C), verificándose el proceso germinativo para *Prosopis flexuosa* aun en condiciones de potenciales agua de -2,2 MPa (Cony y Trione, 1998). Existe además interacción entre la temperatura y la disponibilidad hídrica, siendo mayor la necesidad de agua en la medida que las temperaturas sean sub-óptimas.

En la mayoría de los casos la fuerte cubierta seminal determina que los procesos de escarificación natural (paso por el tracto ruminal) o los métodos artificiales mejoren el poder germinativo.

El estado de plántula constituye el momento crítico respecto de la vulnerabilidad de este género para sobrevivir a condiciones adversas. El hábito de enraizamiento, caracterizado por un amplio crecimiento radicular aun cuando el vástago tiene un escaso desarrollo, confiere ventajas. Esto afirma la condición freatófita o de freatófita facultativa de los *Prosopis*, lo cual permite el desarrollo de bosques abiertos aun en lugares donde el balance hídrico del clima no lo permitiría.

El género *Prosopis* presenta ejemplos de altas tasas fotosintéticas para los ambientes que habita. Se han determinado valores de Intercambio Neto de Carbono (INC) de hasta 30 y 40 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹, que son superiores a los de cualquier otro vegetal del desierto y semejante al de especies cultivadas del tipo fotosintético C3 e incluso de las especies del tipo C4. Trabajos realizados en *Prosopis glandulosa* indican que en ellos no se verifica saturación lumínica hasta valores de irradiancia de 1780 μmol m⁻² s⁻¹, lo que indica su acentuada condición heliófita.

La alta eficiencia fotosintética también se basa en un ajustado balance hídrico, aspecto que se verifica por el mantenimiento de altos valores de turgencia aun luego de prolongados períodos de sequía (Cavagnaro y Passera, 1993). Para ello realizan ajuste osmótico (Nilsen *et al.*, 1983) y en condiciones extremas solamente hacen fotosíntesis en tempranas horas de la mañana cuando la demanda atmosférica de agua aún no es elevada.

El último aspecto importante de destacar sobre la fisiología de *Prosopis* es el transporte de fotoasimilados, estos vegetales priorizan sus funciones reproductivas, pero en momentos que no existe floración ni fructificación almacenan sus reservas en troncos y raíces, de esta manera pueden mantener determinadas estructuras, como un eficiente sistema radicular y otras adaptaciones morfofisiológicas que les confieren ventajas para poder enfrentar las extremas condiciones ambientales en las que viven.

Palabras clave: Germinación, estrés hídrico, potencial agua, potencial osmótico.

SUMMARY

The distribution area of Prosopis genus is characterized by the aridity. Prosopis shows a high variety of adaptations and life forms in these territories with hydric deficit. The aim of this paper is to make a general revision on the principal ecophysiological aspects of Prosopis analysing different scientific papers from many parts of the world.

Key words: Germination, hydric stress, water potential, osmotic potential.

INTRODUCCIÓN

El género *Prosopis* posee una amplia distribución, principalmente en las zonas áridas y semiáridas del mundo, en ellas se pueden contabilizar 44 diferentes especies ubicadas principalmente en América del Sur, América del Norte, este de Asia y centro y norte de África.

Estos vegetales constituyen una importante fuente de madera, leña, sombra, forraje y alimento directo para el hombre.

Dentro del género podemos encontrar variados tipos biológicos, es decir subarbustos, arbustos y árboles que en su gran mayoría se comportan como oportunistas respecto del uso del agua, es decir manteniendo pulsos de crecimiento en momentos de disponibilidad hídrica y entrando en receso vegetativo durante las etapas de sequía.

Podemos encontrar en estos vegetales múltiples adaptaciones morfofisiológicas que les confieren especiales características para vivir en ambientes xéricos. Por ejemplo desarrollan tanto procesos fisiológicos como el ajuste osmótico (gruesas cutículas y células epidérmicas de gran volumen para evitar la pérdida de agua).

Otra característica de los *Prosopis* es la gran variedad de ecotipos y biotipos que muestran, bajo unas características morfológicas semejantes, diferentes respuestas fisiológicas.

El objetivo del presente trabajo ha sido analizar los diferentes aspectos de la fisiología de este género, de forma de ir tratando sistemáticamente los principales procesos vitales que han sido estudiados en los últimos años por gran variedad de autores.

GERMINACIÓN

Efecto de la temperatura

Las semillas del género *Prosopis*, como la de la mayoría de este tipo de leguminosas, poseen potentes cubiertas seminales que dificultan la germinación de las mismas; a la vez esta cubierta otorga a las semillas gran resistencia para soportar condiciones adversas. Por otra parte, está debidamente comprobado que los resultados de germinación obtenidos en laboratorio pueden ser usados para predecir la germinación a campo (Manga y Sen, 1995).

La temperatura es un factor que afecta el proceso germinativo, de manera que cada especie posee un rango de temperaturas óptimas y temperaturas cardinales a las que la germinación no se verifica. Cony y Trione (1996) (Figura 1), trabajando con semillas de *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis* determinaron como temperaturas óptimas de germinación entre 20 y 25°C y 25 a 40°C para cada una de las especies respectivamente.

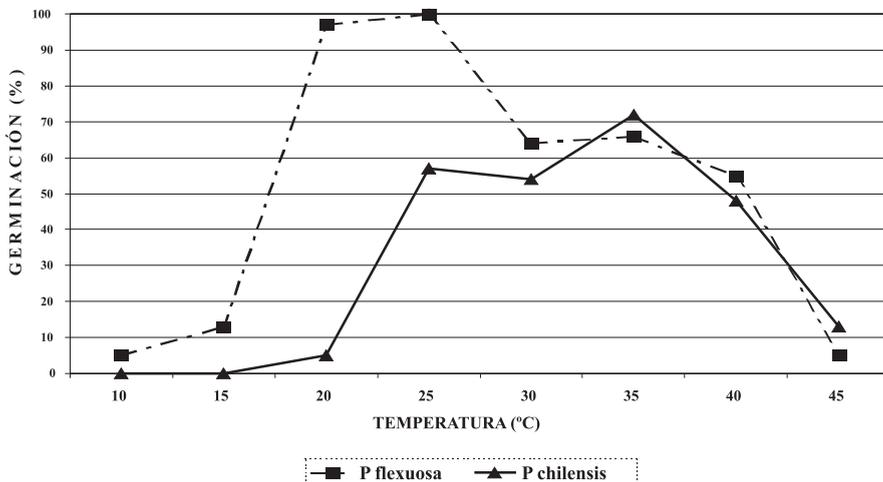


Figura 1. Porcentaje de germinación (%) de *Prosopis flexuosa* y *Prosopis chilensis* en función de la temperatura (Cony y Trione, 1996)

Figure 1. Germination percentage (%) of *Prosopis flexuosa* and *P. chilensis* in function of the temperature (Cony and Trione, 1996)

Es importante destacar que en estas especies la germinación se produce en un amplio espectro de temperaturas que oscilan entre los 25 a los 40°C. Ensayos realizados con *Prosopis glandulosa* y *P. vetulina*, indican que la temperatura óptima para la germinación de estas especies es de 30°C (Sosebee y Wan, 1987).

Efecto del potencial agua

El efecto que la disponibilidad hídrica tiene sobre la germinación fue estudiado por Cony y Trione (1998). Estos autores trabajaron con *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis* a una temperatura de 25°C. En dicho ensayo las semillas germinan aun con potenciales agua de -2,00 MPa, siendo *P. flexuosa* el más resistente (Figura 2).

Efecto de la salinidad y del potencial agua

Considerando los suelos donde crecen las plantas de este género, podemos inferir que éstas deben exhibir una capacidad especial para instalarse en ambientes de alta salinidad y baja disponibilidad hídrica. Los ensayos que a continuación se muestran indican los resultados de germinación frente al efecto combinado de estos factores.

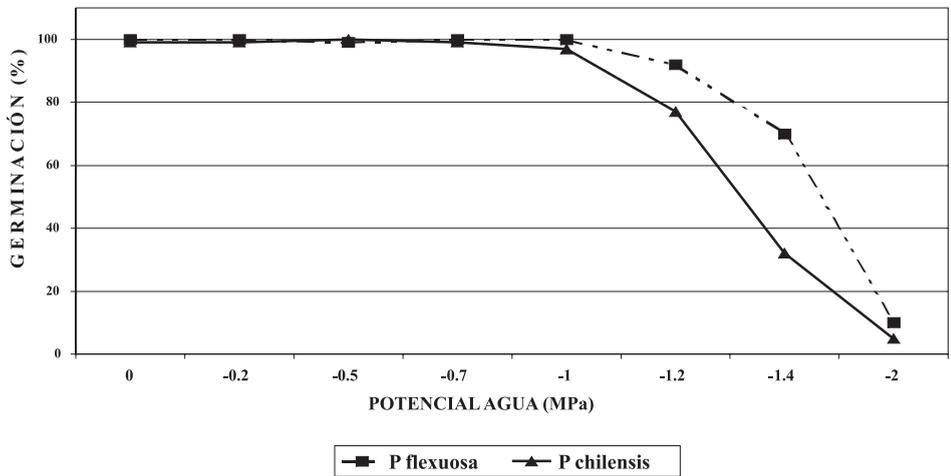


Figura 2. Porcentaje de germinación (%) de *Prosopis flexuosa* y *Prosopis chilensis* en función del potencial agua (Cony y Trione, 1998)

Figure 2. Germination percentage (%) of *Prosopis flexuosa* and *P. chilensis* in function of the water potential (Cony and Trione, 1996)

Bazzaz (1973), trabajando con diferentes procedencias de *Prosopis farcta* nativa de Iraq, encontró que en bajas concentraciones de ClNa y hasta potenciales agua de -0,8 MPa hay aumento del poder germinativo (106 %), pero a mayores concentraciones de sal (-1,8 MPa = 2 % ClNa) se afecta el proceso, pero en forma diferencial según cada procedencia siendo la de Basra la menos afectada (Figura 3). Estos resultados son muy importantes ya que indican una tendencia adaptativa para lograr mayor germinación en ambientes levemente salinos respecto de aquellos no salinos o muy salinizados. Dafni y Negbi (1978) trabajando con diferentes procedencias (de sitios con diferente salinidad de suelos) de la misma especie encontraron que no hay correlación entre la tolerancia a salinidad (medida a través del poder germinativo) y el crecimiento de plántulas con salinidades diferentes en sus hábitats de origen.

Arce *et al.* (1987) trabajaron con *Prosopis alba* y lograron resultados de hasta un 80% de poder germinativo, aun en condiciones de gran estrés hídrico equivalente a -3,0 MPa.

Semillas de *Prosopis strombulifera*, provenientes de diferentes localidades con suelos con salinidad creciente, demostraron un mayor poder germinativo en la medida que las mismas provinieran de zonas salinas (Lopez Villagra y Galera, 1992).

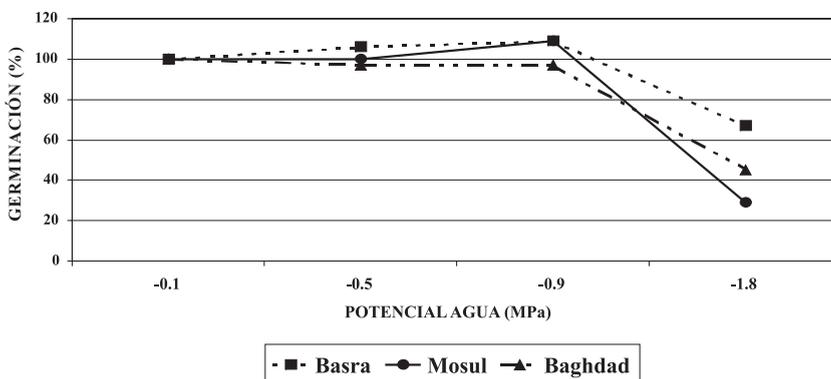


Figura 3. Porcentaje de germinación (%) respecto del testigo de semillas escarificadas de tres procedencias de *Prosopis farcta* sometidas a distintas concentraciones de NaCl (Bazzaz, 1973)

Figure 3. Germination percentage (%) of scarified seeds from three procedences of *Prosopis farcta* under different CLNa concentrations (Bazzaz, 1973), respecting samples of scarified seeds

El efecto tóxico de las sales sódicas fue verificado por Perez y Tambelini (1995), que realizaron ensayos de germinación bajo diferentes potenciales agua, generados por ClNa , Cl_2Ca , SO_4Na_2 y manitol. Los tratamientos cubrían un espectro de potenciales agua desde 0 a $-1,5$ MPa y en todos los casos la presencia de sodio afectó en mayor porcentaje la germinación, producto seguramente de su acción tóxica sobre las membranas celulares.

Cony y Trione (1998) observaron la germinación de *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis* de seis diferentes procedencias (Chilecito, Lamadrid y Chamental–La Rioja–, Tinogasta–Catamarca–, Mogna–San Juan– y Algarrobo del Águila y Limay Mahuida–La Pampa–) frente a tratamientos de salinidad provocada por soluciones de ClNa y del déficit hídrico con polietilén glicol (PEG); el ensayo demostró que *P. flexuosa* posee mayor resistencia a altas concentraciones de sal y bajos potenciales agua, en tanto de *P. chilensis* demostró mayor variabilidad entre las diferentes procedencias (Tabla 1).

Scifres y Brock (1969) realizaron ensayos de germinación para evidenciar la interacción entre temperatura y potencial agua. Los resultados indican que a mayores temperaturas el estrés hídrico afecta en mayor grado. En otro trabajo realizado en 1971, los mismos autores encontraron que a las temperaturas óptimas el proceso germinativo necesitaba menos tiempo y a veces tres veces menos disponibilidad hídrica.

Villagra (1998) midió la tolerancia a salinidad y a la hipoxia en *Prosopis alpataco* y *P. argentina*. Estas dos especies crecen en la misma zona (Lavalle, Mendoza) pero ocupan nichos diferentes, mientras el primero ocupa terrenos bajos de suelos pesados

y periódicamente anegados el segundo se ubica en médanos que nunca son inundados y de textura arenosa. El ensayo encontró una mayor resistencia de *P. alpataco* para soportar salinidad (Figura 4). Los ensayos de anegamiento se realizaron en 20 mm de agua destilada y los resultados indican que también *P. alpataco* es el más tolerante, ya

Tabla 1. Efecto de la salinidad y del estrés hídrico (-1,4 mpa) en la germinación (%) de *Prosopis* spp. (Cony y Trione, 1998)

Table 1. Salinity and hidrical stress effect (-1.4 mpa) on the germination of *Prosopis* spp. (Cony and Trione, 1998)

PROCEDENCIAS	NaCl		PEG	
	<i>P. flexuosa</i>	<i>P. chilensis</i>	<i>P. flexuosa</i>	<i>P. chilensis</i>
LAMA	70,1 A	30,9 A	71,1 A	23,5 A
TINO	42 BC	39,7 A	46 BC	18 A
MOG	46,8 BC	33,6 A	37,5 BC	17,9 A
CHAM	65,9 AB	-	52,1 AB	-
AALM	35,7 C	-	30,9 C	-
CHIL	-	46,7 A	-	15,2 A

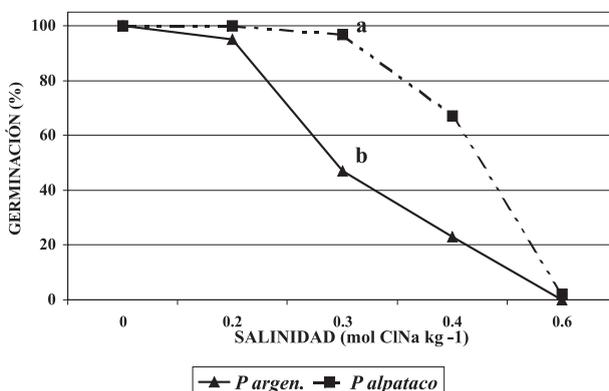


Figura 4. Efecto de la salinidad sobre la germinación de *Prosopis argentina* y *Prosopis alpataco* (Villagra, 1998)

Figure 4. Salinity effect on germination of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* (Villagra, 1998)

que logra en estas condiciones un poder germinativo del 82 % (Tabla 2). Ambos resultados indican que esta especie tiene una fuerte adaptación al hábitat que ocupa, logrando por esta razón una fuerte presencia y caracterizando fisonómicamente los lugares donde habita.

Tabla 2. Efecto del anegamiento en la germinación de *Prosopis argentina* y *P. alpataco*

Table 2. Flooding effect on germination of *Prosopis argentina* and *P. alpataco*

PARÁMETRO	<i>Prosopis argentina</i>		<i>Prosopis alpataco</i>	
	TESTIGO	ANEGADO	TESTIGO	ANEGADO
GERMINACIÓN (%)	91 ab	7 c	99 a	82 b

Interacción entre germinación-salinidad y sobrevivencia

Catalán *et al.* (1994) trabajaron con *Prosopis flexuosa*, sometidos a estrés salino e hídrico durante la etapa germinativa, y encontraron que a medida que la salinidad va en aumento el poder germinativo decrece hasta el extremo de soluciones 0,8 M de ClNa en las que no se verificó germinación alguna. Pero al medir la sobrevivencia de plántulas de 20 días crecidas en iguales soluciones, verificaron que éstas crecen bien y mantienen alta sobrevivencia (96%). Esta capacidad adaptativa puede basarse en mecanismos de exclusión de iones a nivel radical, como fue comprobado por García Carreño *et al.* (1992).

Arce y Balboa (1990) realizaron ensayos con plántulas de 5 días de *P. chilensis*, *P. alpataco* y *P. tamarugo* sometidas a soluciones del 4% de ClNa y encontraron un 61% de sobrevivencia. Los tratamientos que sometieron las plántulas a agua de mar tuvieron un 100% de supervivencia, y aquellos tratamientos con soluciones del 1% de ClNa crecieron más que el testigo. Resultados semejantes de tolerancia fueron determinados en *Prosopis articulata*, *P. pallida* y *P. tamarugo* por Felker *et al.* (1981). En *Prosopis chilensis* se encontró una baja acumulación de Na⁺ a nivel de planta entera, que aparece confinado principalmente a nivel de raíz (Zhao y Harris, 1992).

Efecto de la escarificación

La falta de germinación en algunos casos puede deberse a problemas de inhibición de este proceso por elevados contenidos en el embrión de ácido abscísico ABA, lo que establece una endodormición o inhibición de la germinación por factores no endógenos como pueden ser la presencia de fuertes cubiertas seminales, que imponen una poderosa barrera, principalmente a la entrada de agua, en estos casos llamada ecodormición. Para eliminar los efectos de la primera, las semillas se someten a

tratamientos de estratificación que, mediante frío y evitando la excesiva deshidratación, elimina al ABA; en el segundo caso se recurre a la escarificación, que consiste en dañar por medios mecánicos, físicos o químicos la cubierta seminal y permitir de esta manera el ingreso de agua .

Para *Prosopis flexuosa*, escarificaciones mediante el simple lijado de las semillas han producido excelentes resultados (Cony, com. per.).

Catalán y Macchiavelli (1991) sometieron semillas de *Prosopis alba* y *P. flexuosa* a tratamientos con agua caliente a razón de un gramo de semilla por cada 100 ml de agua caliente; en este caso los mejores resultados se lograron con agua a 80°C (Figura 5).

Dentro de la familia de las leguminosas encontramos una gran variedad de plantas que son buenas forrajeras; en estos vegetales la repoblación natural mediante las heces de los animales es de gran importancia. Peinetti *et al.* (1993) trabajó con *Prosopis caldenia* y encontró que el paso de las semillas a través del tracto digestivo de bovinos aumentaba el poder germinativo de las semillas no dañadas, y que estas semillas no necesitan luz (fotoblásticas negativas) para germinar. Resultados semejante fueron obtenidos por Scifres y Brock (1969) y por Campos y Ojeda (1997). Ibañez y Passera (1997), trabajando con semillas de albaida (*Anthyllis cytisoides*), arbusto leguminoso del sureste español, encontraron que la escarificación por acción de los jugos gástricos

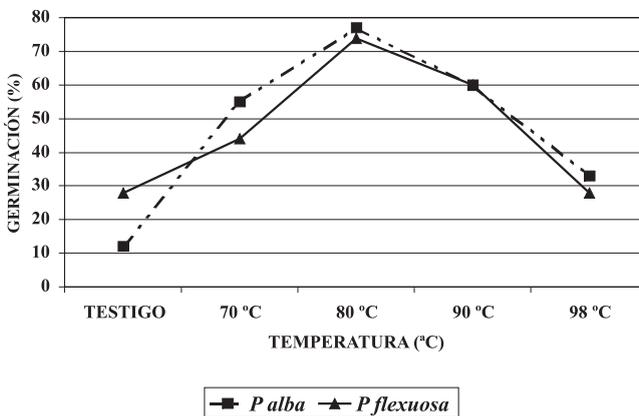


Figura 5. Efecto de la escarificación (agua caliente) sobre la germinación de *Prosopis* spp. (Catalán y Macchiavelli, 1991)

Figure 5. Scarification (hot water) effect on germination of *Prosopis* spp. (Catalán and Macchiavelli, 1991)

de ovejas durante 24, 48 y 72 hs tenían acción diferencial en el poder germinativo. Los mejores resultados se obtuvieron sometiendo las semillas durante 24 hs a la acción escarificante de los jugos gástricos, pero tratamientos más prolongados perjudican el poder germinativo al extremo de que con 72 hs se logra menor germinación que en el lote testigo (Figura 6).

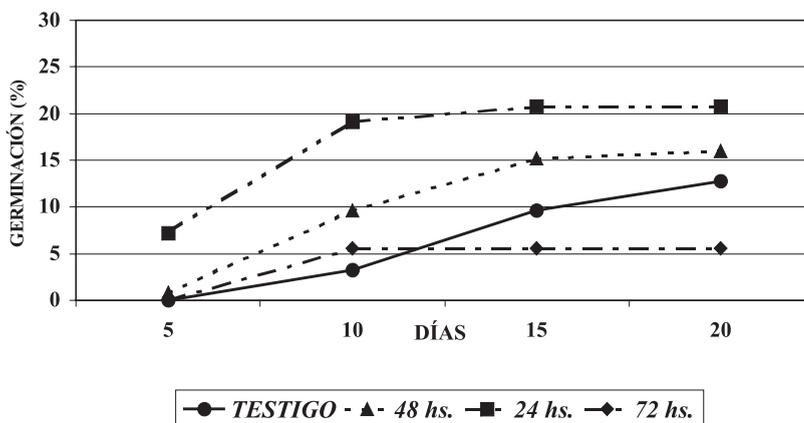


Figura 6. Efecto de la escarificación con licor ruminal sobre la germinación de *Anthyllis cytisoides* (Ibañez y Passera, 1997)

Figure 6. Scarification effect with ruminal liquor on germination of *Anthyllis cytisoides* (Ibañez and Passera, 1997)

Enraizamiento de estacas

La multiplicación asexual de los vegetales tiene un gran número de ventajas a la hora de propagar individuos selectos de los cuales no queremos perder sus características especiales. Por otra parte, si la técnica de clonación es exitosa permite obtener gran número de plantas en corto tiempo y a bajo costo. Naturalmente hay especies como algunos álamos que son de fácil enraizamiento, pero en otros casos es necesario recurrir a tratamientos especiales para lograr éxito. Las hormonas vegetales involucradas en la rizogénesis son principalmente las auxinas, dentro de las cuales las más usadas son el ácido indol acético e indol butírico (AIA e IBA) o algunas de síntesis química como el ácido naftalén acético (ANA). En el caso del género *Prosopis*, cuyos representantes son en su gran mayoría de fecundación cruzada obligada, se hace difícil conservar características selectas mediante la reproducción sexual debido a la segregación de caracteres.

Por otra parte los resultados obtenidos hasta la fecha de la multiplicación de ejemplares maduros mediante la técnica de cultivo “in vitro” son poco exitosos, existen

buenos resultados a partir de materiales juveniles, como por ejemplo la micropropagación de material proveniente de plántulas germinantes, pero en estos casos no se sabe la calidad forestal del individuo propagado.

Felker y Clark (1981) trabajaron con varias especies de *Prosopis* y mediante el tratamiento con soluciones de IBA en concentraciones de 6000 ppm en plántulas de 1 año y usando estacas foliosas de dos nudos en cámaras con y sin humedad, logró excelentes resultados de enraizamiento. Arce y Balboa (1987), trabajaron con estacas provenientes de plantas de *P. chilensis* de 4 a 12 meses, tratadas con soluciones de IBA 100 ppm a temperaturas de 28-31°C y 200 mmol m⁻² s⁻¹ de luz. En estos casos logró un 80 % de enraizamiento (Tabla 3). Otros ensayos realizados por estos mismos autores con material proveniente de árboles adultos sólo logró un 9 % de enraizamiento, pero trabajando con los rebrotes de estas plantas el resultado fue de 80 % .

Tabla 3. Enraizamiento de estacas

Table 3. Stakes rooting

	» FELKER & CLARK, 1981*	ARCE & BALBOA 1987+
• <i>Prosopis alba</i>	80 %	
• <i>Prosopis chilensis</i>	90 %	80 %
• <i>Prosopis articulata</i>	100 %	
• <i>Prosopis glandulosa</i>	90 %	
• <i>Prosopis palida</i>	90 %	
• <i>Prosopis vetulina</i>	70 %	
• * - IBA 6000 ppm, ANA 9000 ppm, plántulas de 1 año.		
• + - IBA 100 ppm, plántulas de 412 meses.		
• Material adulto 9 %. rebrotes de material adulto 80 %.		

Crecimiento

El mundo vegetal puede clasificarse en grupos de acuerdo a la forma y mecanismos que utiliza para fijar el CO₂ atmosférico. Los principales tipos fotosintéticos son el C3, C4 y CAM (metabolismo ácido crasuláceo). En la Tabla 4 pueden observarse las principales características de cada grupo. El género *Prosopis* pertenece al tipo C3 y de acuerdo a las características generales de este grupo podemos ver que posee menor eficiencia en el uso de agua, presenta fotorrespiración, la fotosíntesis neta y la producción de materia seca es inferior a las C4. A pesar de ello podremos ver que los *Prosopis* constituyen un grupo especial dentro de las C3 con características fisiológicas que los hacen parecer a las C4. Son especiales pues poseen alta eficiencia fotosintética, Sosebee y Wan (1987) citan para *Prosopis glandulosa* valores de intercambio neto de carbono (INC) de 30-32 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹, que luego de una abundante lluvia de verano

Tabla 4. Principales características de las plantas C3, C4 y CAM

Table 4. Principal characteristics of C3, C4 and CAM plants

CARACTERÍSTICA	C3	C4	CAM
ANATOMÍA FOLIAR	Sin vaina Kranz	Con vaina Kranz	Sin vaina Kranz
PRINCIPAL ENZIMA	RUBISCO	PEP carboxilasa RUBISCO	PEP carboxilasa RUBISCO
EFICIENCIA DE USO DEL AGUA (g H ₂ O g MS ⁻¹)	450 - 900	250 - 350	50 - 55
FOTORESPIRACIÓN	SI	NO	SI
TEMPERATURA ÓPTIMA PARA FIJAR CO ₂	15 a 25 °C	25 a 45 °C	Aprox. 35 °C
FOTOSÍNT. NETA MAX. (mgCO ₂ dm ² h ⁻¹)	15 - 40	40 - 80	1 - 4
PRODUCCIÓN MS (t ha ⁻¹ año ⁻¹)	22 ± 3,3	38,6 ± 16,9	---

ascendió a 41,2 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹. Estos valores son mayores que los determinados en cualquier arbusto y se puede deber al alto contenido de proteínas foliares, que indicarían una gran riqueza de la enzima ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa-oxigenasa (RUBISCO) a nivel de parénquima clorofiliano. Otra característica es la amplia exploración edáfica que logra su extendido sistema radical, aspecto que favorece la competencia con otras plantas, incluso las C4 (Cavagnaro y Passera, 1993; Bush y Van Auken, 1991). Algunas especies como *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* es muy tolerante a la salinidad y puede extraer agua de suelos con salinidades que exceden los 28 dS m⁻¹ (medida en extracto a saturación) (Jarrel y Virginia, 1990).

El crecimiento anual del diámetro del tronco varía según la especie y los tratamientos; Patch y Felker (1997a) determinaron un crecimiento de hasta 1,21 cm/año⁻¹ para *Prosopis glandulosa*, crecimiento semejante a los de otros árboles productores de maderas duras (Patch y Felker, 1997b).

Efecto de la irradiancia

Vilela y Ravetta (2000) estudiaron el efecto de la irradiancia en la producción de biomasa de cuatro algarrobos diferentes. En todos los casos se determinó que la producción de materia seca aumenta a medida que aumenta la disponibilidad de luz (Figura 7). Esto se debe seguramente al hecho de que no se verifica saturación lumínica hasta irradiancias de 1780 mE m⁻² s⁻¹, en tanto que la generalidad de las C3 saturan a valores mucho más bajos (700 a 1000 mE m⁻² s⁻¹). La alta necesidad de luz fue

confirmada en ensayos realizados con *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis* en cámaras de crecimiento del IADIZA, donde las plantas se ahilaron y etilaron cuando crecían con irradiancias de $200 \text{ mE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Cavagnaro, com. per.)

El INC tiene una alta correlación con la conductancia estomática (CE) a lo largo de un día. La Figura 8 muestra los valores de ambos parámetros medidos en *Prosopis glandulosa* cuando vegeta en suelos con alto déficit hídrico (Sosebee y Wan, 1987), a las 14 h se verifica una caída en la conductancia debida a un cierre estomático de medio día, causado seguramente por el desbalance producido por el alto estrés, estos datos sugieren que estas plantas realizan INC en la mañana temprano cuando el balance hídrico aún es favorable.

El INC depende más del contenido hídrico del suelo (CH%) que del potencial agua xilemático determinado preamanecer. En general se verifica un mejor comportamiento en suelos arcillosos que en arenosos y se hace un mejor aprovechamiento del agua superficial que de la profunda. La pérdida de agua diaria de árboles de 30 cm de diámetro y más de 5 m de altura de *Prosopis glandulosa* var *glandulosa* fue medida por Ansley *et al.* (1991) y oscila entre 30 y 75 litros por día: esta gran variabilidad, demuestra que la pérdida de agua de estas plantas es regida por diversos mecanismos que les permiten regular la transpiración a nivel superficial. Las temperaturas atmosféricas óptimas para un buen INC son de 27 a $31 \text{ }^\circ\text{C}$, y de $29 \text{ }^\circ\text{C}$ a nivel edáfico. En otoño

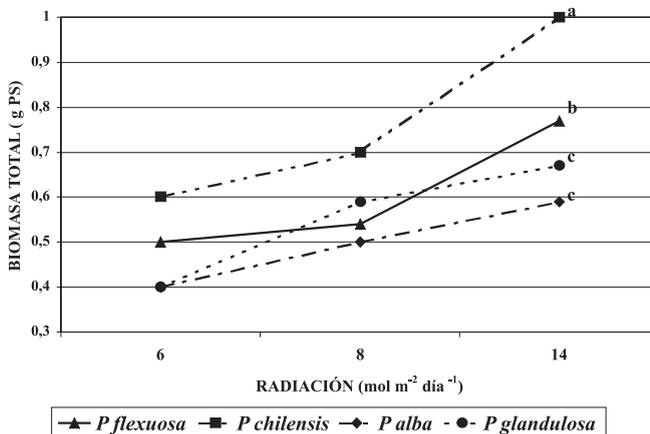


Figura 7. Peso seco total de plantas de 60 días de edad de *Prosopis flexuosa*, *P. alba*, *P. chilensis* y *P. glandulosa* (Vilela y Ravetta, 2000)

Figure 7. Total dry matter of 60 days old plants of *Prosopis flexuosa*, *P. alba*, *P. chilensis* and *P. glandulosa* (Vilela and Ravetta, 2000)

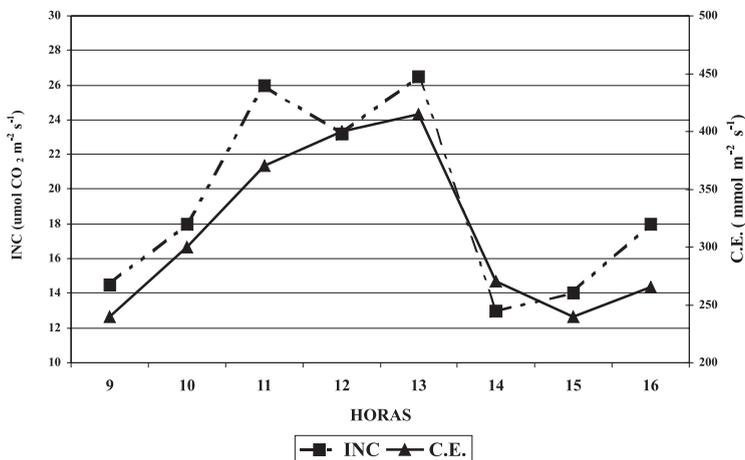


Figura 8. Fotosíntesis neta (INC) y conductancia estomática (C.E.) de *Prosopis glandulosa* en condiciones de buena disponibilidad hídrica (Sosebee y Wan, 1987)

Figure 8. Net photosynthesis (INC) and stomatal conductance (CE) of *Prosopis glandulosa* in good hydric conditions (Sosebee and Wan, 1987)

se ha determinado que el máximo INC se produce cuando las temperaturas medias oscilan entre 14 y 18 °C; esta aclimatación a bajas temperaturas les da ventajas competitivas, ya que cada día inician crecimiento antes y terminan después que las C4.

Como se expuso más arriba, los algarrobos presentan fotorrespiración; normalmente a campo tienen de un 30 a un 40% de fotorrespiración (Bjorkman, 1966). Cuando disminuye la concentración de oxígeno a 2% la fotorrespiración se hace cero. En sequía a las horas que la irradiancia es máxima y por ello la temperatura también, la fotosíntesis neta (FN) que es lo mismo que el INC puede llegar a ser cero, es decir que la fotorrespiración se hace igual a la fotosíntesis bruta (Sosebee y Wan, 1987) (Figuras 9 y 10).

Estos resultados llevaron a hipotetizar que el INC se hace cero cuando la temperatura foliar es máxima, aspectos demostrados en *Prosopis glandulosa* por Sosebee y Wan (1987) (Figura 11).

Hay una correlación inversa entre la conductancia estomática (CE) y el potencial agua de la planta (Sosebee y Wan, 1987; Ansley *et al.*, 1992) (Figura 12). Los datos obtenidos por los primeros sugieren que en pleno verano las plantas de *Prosopis glandulosa* sólo activan su fotosíntesis en horas de la mañana y queda inactiva en la

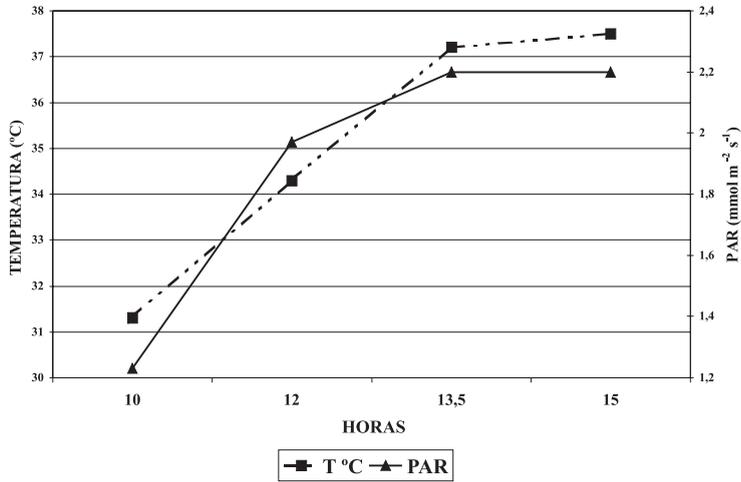


Figura 9. Temperatura y luz fotosintéticamente activa (par) (Sosebee y Wan, 1987)
 Figure 9. Temperature and photosynthetically active light (par) (Sosebee and Wan, 1987)

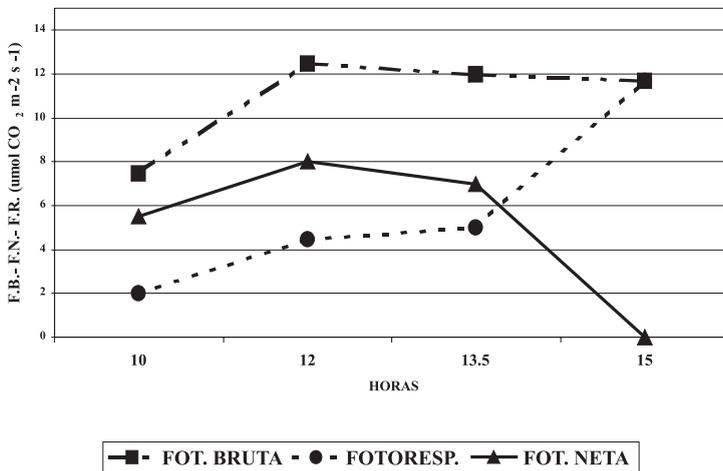


Figura 10. Fotosíntesis bruta, f. neta y fotorrespiración de *Prosopis glandulosa* en función de la temperatura y el par (Sosebee y Wan, 1987)
 Figure 10. Gross and net photosynthesis and photorespiration of *Prosopis glandulosa* in function of the temperature and par (Sosebee and Wan, 1987)

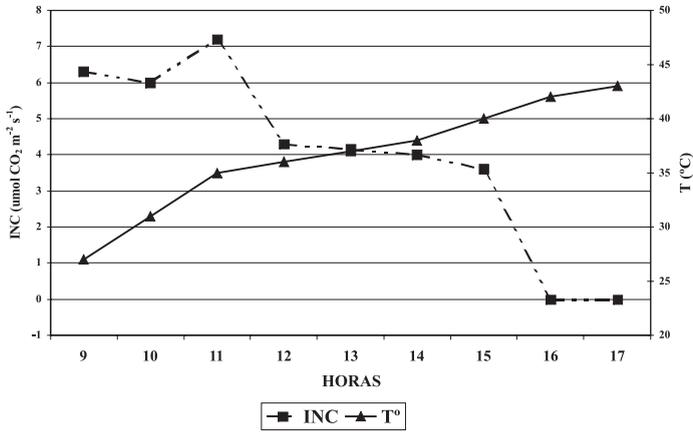


Figura 11. Fotosíntesis neta (INC) de *Prosopis glandulosa* en función de la temperatura foliar (Sosebee y Wan, 1987)

Figure 11. Net photosynthesis (INC) of *Prosopis glandulosa* in function of the leaf temperature (Sosebee and Wan, 1987)

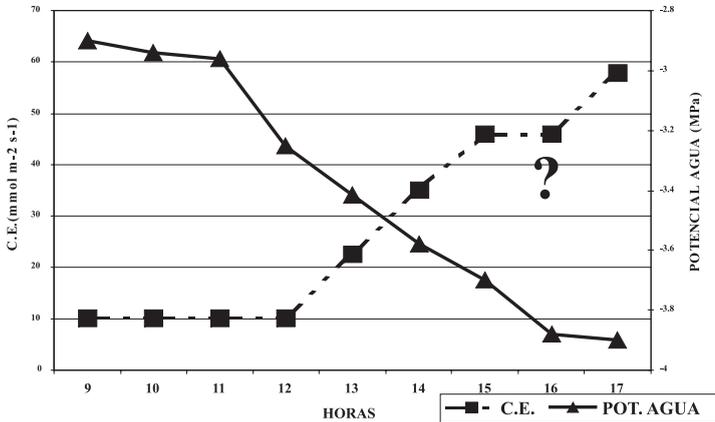


Figura 12. Conductancia estomática (C.E.) y potencial agua de *Prosopis glandulosa* en condiciones de sequía (Sosebee y Wan, 1987)

Figure 12. Stomatal conductancy (CE and water potential of *Prosopis glandulosa* under drought (Sosebee and Wan, 1987)

tarde. Los valores de conductancia estomática se correlacionan bien con los valores de potencial agua del suelo, pero llamativamente no hay correlación con los valores de potencial agua xilemático de la misma planta.

Cavagnaro y Passera (1993), trabajando en una comunidad de *Prosopis flexuosa*, verificaron a lo largo de todo un ciclo vegetativo que los algarrobos mantenían potenciales agua muy superiores a los determinados en un arbusto (*Atriplex lampa*) que vegetaba en el mismo ambiente (Tabla 5), e incluso a las gramíneas presentes (datos no mostrados).

Los valores de potencial agua de preamanecer indican que estos árboles mantienen una gran independencia hídrica respecto de las precipitaciones, de esta manera mantienen altos potenciales de turgencia +1,82 MPa, lo que les permite mantener el crecimiento (Figura 13). A similar resultado llegaron Montaña *et al.* (1995), trabajando en el desierto de Chihuahua, donde verificaron que *Prosopis glandulosa* y *Larrea tridentata* presentaban potenciales agua de preamanecer independientes del agua existente en las capas superficiales del suelo. El uso de agua ubicada en diferentes niveles del suelo, a fin de mantener la turgencia, es mencionado por Reynolds *et al.* (1999), pero en este análisis debe tenerse en cuenta que las capas superficiales del suelo (0-30 cm) están usualmente con potenciales agua inferiores a -1,5 MPa (Wan y Sosebee, 1991). Este comportamiento confirma la condición freatófita de esta especie, pero a su vez despierta muchas incógnitas, debido a que en el lugar donde se realizó el estudio de la Figura 13 (Ñacuñán, Mendoza), el agua freática (verificada) más cercana

Tabla 5. Potenciales agua determinados en preamanecer de *Prosopis flexuosa* y *Atriplex lampa* en diferentes fechas en Ñacuñán (Cavagnaro y Passera, 1993)

Table 5. Water potential determined in pre-sunrise for *Prosopis flexuosa* and *Artriplex lampa*, in different dates in Ñacuñán (Cavagnaro and Passera, 1993)

FECHAS	Potencial Agua en MPa	
	<i>Prosopis flexuosa</i>	<i>Atriplex lampa</i>
17 /XI/ 1987	-0,77	-2,35
12 /XII/ 1987	-1,12	-5,25
8 /I/ 1988	-1,22	-1,86
4 /II/ 1988	-1,33	-4,76
6 /IV/ 1988	-1,24	-4,59

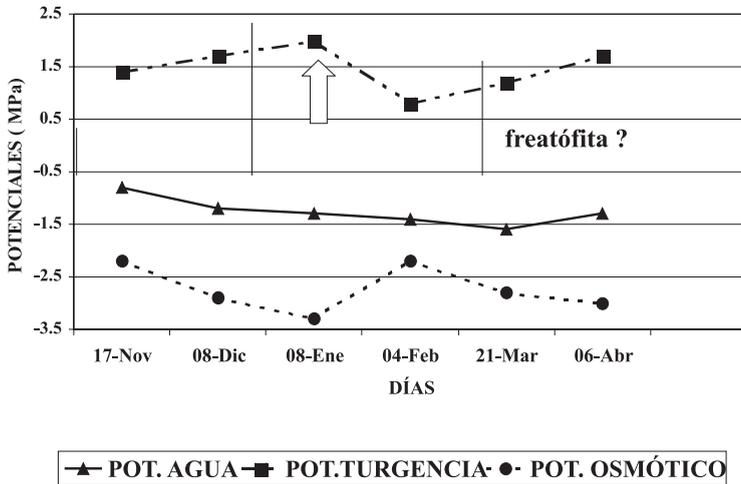


Figura 13. Potencial agua, potencial osmótico y potencial de turgencia en *Prosopis flexuosa* medidos antes del amanecer, en Ñacuñán (Cavagnaro y Passera, 1993)

Figure 13. Water potential, osmotic potential and turgency potential in *Prosopis flexuosa* recorded before sunrise in Ñacuñán (Cavagnaro and Passera, 1993)

a la superficie está a una profundidad de alrededor de 70 metros. Stromberg *et al.* (1992) encontraron que *Prosopis vetulina* era sometida a severo estrés cuando el agua freática declinaba a 18-30 metros de profundidad. Si realmente *Prosopis flexuosa* en Ñacuñán, depende de esta agua, tiene entonces que desarrollar grandes succiones para poder acceder a ella.

Dentro del mismo ensayo, se encontró que solamente en una oportunidad (el 4 de febrero) el potencial de turgencia llegó a cero, logrando en todas estas fechas muy bajos potenciales osmóticos (-3,00 MPa) que sugieren mecanismos de ajuste osmótico (Figura 14).

Efecto de la fertilización carbónica

Las altas tasas de fotorrespiración determinadas en algunos algarrobos indican que éstos pueden tener respuestas favorables a la fertilización carbónica. Polley *et al.* (1999) realizaron un ensayo con *Prosopis glandulosa*, sometiendo plantas a concentraciones de 370 y 700 ppm de CO₂, para ver su efecto en el crecimiento y sobrevivencia de éstas. Los resultados encontrados indican que a mayor disponibilidad de anhídrido

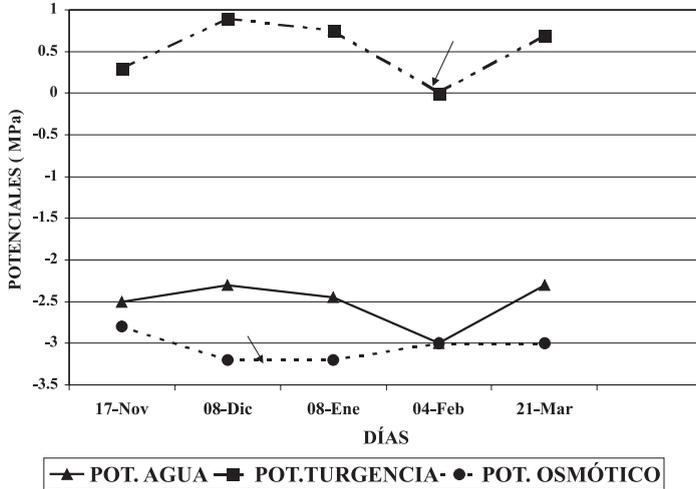


Figura 14. Potencial agua, potencial osmótico y potencial de turgencia en *Prosopis flexuosa* medidos a la tarde, en Ñacuñán (Cavagnaro y Passera, 1993)

Figure 14. Water potential, osmotic potential and turgency potential in *Prosopis flexuosa* recorded at evening in Ñacuñán (Cavagnaro and Passera, 1993)

carbónico, se obtienen mayor biomasa, altura y potenciales agua, logrando duplicar la sobrevivencia de plántulas (Tabla 6). Estos resultados fueron reconfirmados trabajando con cuatro biotipos del mismo algarrobo luego de 82 días sin riego (Figura 15).

Efecto del tipo de suelo

Villagra (1998) trabajó con *Prosopis alpataco* y *P. argentina*. Para el ensayo de su tesis doctoral elaboró (entre otras) la siguiente hipótesis de trabajo: “el establecimiento y crecimiento de estas plantas depende del tipo de suelo, del estrés hídrico, la salinidad y el anegamiento”. En un primer ensayo pudo determinar que la emergencia de las plántulas depende de la especie, pero la biomasa depende del tipo de suelo (Tabla 7).

Los ensayos para verificar el efecto de la disponibilidad hídrica y el tipo de suelo en el crecimiento indican que a mayor disponibilidad de agua mayor crecimiento y que los tratamientos con arcilla obtienen mayor crecimiento que los con arena (Tabla 8).

En general puede observarse que *Prosopis argentina* tolera más el estrés hídrico que *P. alpataco*.

Tabla 6. Efecto de la fertilización carbónica en el crecimiento y sobrevivencia de *Prosopis glandulosa* (Polley *et al.*, 1999)

Table 6. Carbonic fertilization effect in growth and survival of *Prosopis glandulosa* (Polley *et al.*, 1999)

PARÁMETRO	FERTILIZACIÓN CARBÓNICA	
	370 ppm TESTIGO	700 ppm
BIOMASA RADICAL (g)	0,194	0,248
BIOMASA DE VÁSTAGO (g)	0.093	0,142
ALTURA DE VÁSTAGO (cm)	5,86	8,30
POTENCIAL AGUA (XIL.) (MPa)	-2,33	-1,92
SOBREVIVENCIA DE PLÁNTULAS (%)	47,6	87,8

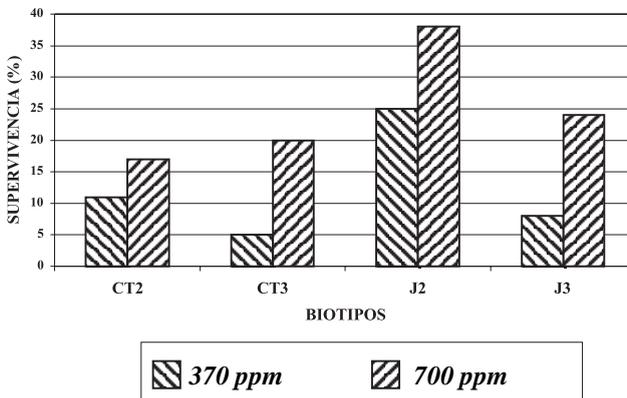


Figura 15. Porcentaje de supervivencia de biotipos de *Prosopis glandulosa* en función de la fertilización carbónica y estrés hídrico (Polley *et al.*, 1999)

Figure 15. Survival percentage of biotypes of *Prosopis glandulosa* in function of the carbonic fertilization and hydric stress (Polley *et al.*, 1999)

Tabla 7. Efecto del tipo de suelo en la emergencia y crecimiento de plántulas de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Villagra, 1998)

Table 7. Soil type effect on emergency and growth of small plants of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* (Villagra, 1998)

PARÁMETRO	<i>Prosopis argentina</i>		<i>Prosopis alpataco</i>	
	ARENA	ARCILLA	ARENA	ARCILLA
EMERGENCIA (%)	60,71 b	48,21 b	69,04 a	68,45 a
BIOMASA TOTAL (mg)	465,2 c	1995,9 b	244,5 c	5623,4 a

Tabla 8. Efecto del nivel de riego y tipo de suelo en la biomasa total y área foliar de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Villagra, 1998)

Table 8. Irrigation level and soil type effect on total biomass and leaf area of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* (Villagra, 1998)

SUELO	<i>Prosopis argentina</i>				<i>Prosopis alpataco</i>			
	ARENA		ARCILLA		ARENA		ARCILLA	
RIEGO (mm)	1400	350	<u>1400</u>	350	1400	350	<u>1400</u>	350
BIOMASA TOTAL DE PLÁNTUL. (mg)	465,2 d	428,2 d e	1996 b	635,6 c d	244,5 e f	246,6 f	5623,4 a	840,8 c
ÁREA FOLIAR DE PLÁNTULAS (cm ²)	5,8 c	5,2 c	34,3 b	8,12 c	4,4 c	6,5 c	165,3 a	19,6 b
BIOMASA TOTAL PLANT. DE 1 AÑO (mg)	5322,1	3522,4	16921,8	8006,8	10060,9	2526,7	27503,2	16153

Efecto de la salinidad

Villagra (1998) realizó tratamientos de salinidad con soluciones 0,2 M de ClNa; en dicho ensayo encontró que *Prosopis argentina* es más afectado de *P. alpataco*, tanto en los valores de germinación (datos no mostrados), como en los de crecimiento de plántulas de 100 días (Tabla 9).

Jarrel y Virginia (1990) verificaron el efecto de la salinidad en la eficiencia en el uso del agua (EUA) y en el crecimiento, trabajando con *Prosopis glandulosa* var. *torreyana*. Los resultados obtenidos indican que a mayor salinidad menor crecimiento y menor eficiencia en el uso de agua, con caídas en los contenidos de nitrógeno y fósforo (Tabla 10). Resultados semejantes fueron obtenidos por Felker *et al.* (1981)

Tabla 9. Efecto de la salinidad sobre el crecimiento de plántulas de 100 días de *Prosopis argentina* y *P. alataco* (Villagra, 1998)

Table 9. Salinity effect on growing of 100 day plants of *Prosopis argentina* and *P. alataco* (Villagra, 1998)

PARÁMETRO	<i>Prosopis argentina</i>				<i>Prosopis alataco</i>			
	ARENA		ARCILLA		ARENA		ARCILLA	
SALINIDAD (M NaCl)	0	0,2	0	0,2	0	0,2	0	0,2
BIOMASA TOTAL (mg)	465,2	192,4	1996	723,6	244,5	122,3	5623,4	1296,7

Tabla. 10. Efecto de la salinidad en el crecimiento y eficiencia en el uso de agua de *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* (Jarrell y Virginia, 1990)

Table 10. Salinity effect on growth and water use efficiency of *Prosopis glandulosa* var. *tomentosa* var. *torreyana* (Jarell and Virginia, 1990)

SALINIDAD (dS m ⁻¹)	BIOMASA TOTAL (g/planta)	EFICIENCIA USO AGUA (g PS/L)	FÓSFORO (mg/planta)	NITRÓGENO (mg/planta)
1,4	347	2,04	238,2	904
2,8	278	1,98	211,6	939
5,6	156	1,92	156,7	487

Efecto del anegamiento

Dentro de los ensayos con *Prosopis alpataco* y *P. argentina*, Villagra (1998) sometió plantas de ambas especies a anegamiento, los resultados indican que *P. alpataco*, tiene mayor tolerancia al anegamiento logrando mayor crecimiento y biomasa total (Tabla 11).

Tabla 11. Efecto del anegamiento en el crecimiento de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Villagra, 1998)
Table 11. Flooding effect on growth of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* (Villagra, 1998)

PARÁMETRO	<i>Prosopis argentina</i>		<i>Prosopis alpataco</i>	
	TESTIGO	ANEGADO	TESTIGO	ANEGADO
BIOMASA TOTAL (mg)	328,4 b	313,9 b	718,9 a	1140,1 a
CRECIMIENTO (cm)	132,1 b	135,3 b	181,1 b	240,6 a

PARTICIÓN DE FOTOASIMILADOS

La partición de fotoasimilados es un proceso a través del cual los vegetales pueden llevar esqueletos carbonados (generalmente sacarosa), desde las fuentes productoras a los destinos donde son utilizados. Las fuentes son generalmente las hojas, que por fotosíntesis fijan la energía electromagnética de la luz en forma de energía de enlace en los compuestos sintetizados. Otros órganos fuente son las semillas en la germinación, hasta que la nueva plántula pasa el punto de compensación. También son fuentes los tubérculos que brotan para reiniciar algún cultivo como el de la papa. Los destinos son todas aquellas partes de la planta que estando en activo crecimiento necesitan de compuestos para mantener sus procesos vitales. Son destinos clásicos los frutos, pero también son destinos las raíces, las hojas jóvenes (hasta un 40% de expansión) y los ápices en crecimiento. La magnitud con que los fotosintatos son depositados en los destinos suele llamarse la “fuerza del destino” y depende principalmente del momento de instalación y del número y tamaño del mismo. Por ejemplo, los frutos que primero cuajan son mas fuertes destinos que los cuajados a posteriori, por ello son más grandes.

Fick y Sosebee (1981), trabajando con *Prosopis glandulosa*, encontraron que los destinos de los fotosintatos son en orden de magnitud: primero los órganos reproductivos, segundo los tallos y tercero las raíces (Figura 16). La acumulación de fotosintatos en tallos y raíces les permite a estas plantas mantener una eficiente estrategia de rebrote y crecimiento radical; queda claro que lo que siempre se prioriza son los aspectos reproductivos y solamente se produce el envío de sacarosa a tallos y raíces luego que las legumbres están llenas.

También se verifica una acumulación de fotoasimilados a nivel foliar, probablemente para poder realizar ajuste osmótico mediante la acumulación de osmolitos compatibles como son la prolina y betaina. Nilsen *et al.* (1987) demostró ajuste osmótico en *Prosopis* spp., de hasta $-2,4$ MPa, en tanto que en *Prosopis flexuosa*, Cavagnaro y Passera (1993) determinaron potenciales osmóticos de $-3,3$ MPa.

El estrés hídrico afecta el transporte de fotoasimilados principalmente a raíz, posiblemente por disminución de la tasa fotosintética causada por una menor apertura estomática. La fertilización con nitrógeno favorece la partición de materia seca hacia hojas respecto de las raíces, lo que demostraría que el crecimiento foliar también es un poderoso destino de nutrientes y fotosintatos (Chapin III, 1980; Imo y Timmer, 1992).

La irradiancia también afecta el transporte de fotoasimilados. Vilela y Ravetta (2000) trabajaron con cuatro especies de algarrobos a los que sometieron a pleno sol

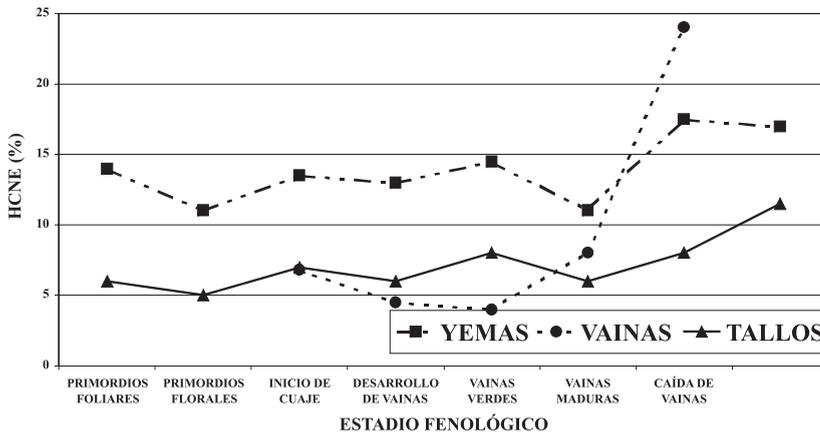


Figura 16. Hidratos de carbono no estructurales (HCNE) en yemas basales, tallos y vainas de *Prosopis glandulosa* (Fick y Sosebee, 1981)

Figure 16. Non structural carbon hydrates (HCNE) in basal buds, stems and legumes of *Prosopis glandulosa* (Fick and Sosebee, 1981)

y sombreados a 52% y 38% de irradiancia plena. En general los resultados indican que a menor disponibilidad de luz la biomasa total disminuye, pero en forma diferencial entre vástago y raíz. En la medida en que se dispone de menor luz aumenta la relación vástago/raíz (Tabla 12).

Dalmasso *et al.* (1994), determinaron la partición de asimilados entre el vástago y la raíz de plántulas de 75 días de edad de *Prosopis chilensis* y *P. flexuosa*. Los resultados encontrados por estos autores indican que en ambos casos se prioriza la partición a raíz, siendo la longitud de la misma tres y seis veces superior a la longitud del vástago respectivamente.

Tabla 12. Hidratos de carbono no estructurales (HCNE) en vástago y raíz de cuatro especies de *Prosopis* en función de la luz (Vilela y Ravetta, 2000)

Table 12. Non structural carbon hydrates (HCNE) in stem and root of four species of *Prosopis* in function of light (Vilela and Ravetta, 2000)

ESPECIES	PARTE DE LA PLANTA	HC NE (% PESO SECO)		
		PLENO SOL	52 % SOL	38 % SOL
<i>Prosopis alba</i>	VÁSTAGO	26,9	24,9	20,6
	RAÍZ	24,5	22,0	17,4
<i>Prosopis chilensis</i>	VÁSTAGO	26,7	28,2	26,0
	RAÍZ	26,6	23,1	18,0
<i>Prosopis flexuosa</i>	VÁSTAGO	26,4	25,8	16,0
	RAÍZ	20,7	22,0	20,1
<i>Prosopis glandulosa</i>	VÁSTAGO	29,3	23,8	22,5
	RAÍZ	25,8	22,1	23,5

CONCLUSIONES

De acuerdo con lo analizado en los apartados anteriores, podemos concluir que desde el punto de vista fisiológico, las plantas del género *Prosopis* presentan características muy importantes, sobre las que seguramente se apoyan las ventajas adaptativas que estas plantas exhiben en muy diversos ecosistemas a lo ancho de su área natural de distribución, incluso también en los lugares donde han sido exitosamente introducidos.

Primeramente debemos destacar su capacidad de germinar y establecerse aun bajo condiciones de extremo déficit hídrico; esta característica explica su presencia principalmente en regiones áridas y semiáridas del mundo.

Se ha demostrado que mantienen crecimiento en condiciones adversas; esta característica le otorga ventajas competitivas incluso frente a plantas C4, que en general se aceptan como las mejores adaptadas a ambientes tropicales y secos. Pueden competir por agua superficial o usar la de freáticas incluso de napas profundas.

Otros ensayos nos han mostrado que existe una amplia variabilidad de comportamiento entre y dentro de las especies, lo que demuestra la existencia de mecanismos fisiológicos alternativos con los cuales poder hacer frente a diversos tipos de estrés.

Por último podemos mencionar que todas estas características hacen que las plantas del género *Prosopis* sean de alta importancia en los ambientes áridos y semiáridos del mundo, aportando sombra, madera, leña, alimento humano y forraje. Todos estos beneficios indican que todos los estudios realizados han sido de importancia, pero seguramente los resultados de futuras investigaciones permitirán sacar el máximo provecho que este género puede brindar.

BIBLIOGRAFÍA

- ANSLEY, R. J., P. W. JACOBY & R. A. HICKS, 1991. Leaf and whole plant transpiration in honey mesquite following severing of lateral roots. *Journal of Range Management* 44(6): 577-583.
- ANSLEY, R. J., P. W. JACOBY, C. H. MEADORS & B. K. LAWRENCE, 1992. Soil and leaf water relations of differentially moisture-stressed honey mesquite (*Prosopis glandulosa* Torr.). *Journal of Arid Environments* 22: 147-159.
- ARCE, P. & O. BALBOA, 1987. Factores que inciden en la propagación por estacas en *Prosopis chilensis*. *Ciencia e Investigación Agraria* 14 (1): 51-62.
- ARCE, P., M. C. MEDINA, & O. BALBOA, 1987. Tolerancia a la salinidad en la germinación de tres especies de *Prosopis* (*P. alba*, *P. chilensis* y *P. tamarugo*). *Informe IADIZA*, 12 pp.
- ARCE, P. & O. BALBOA, 1990. Some aspects of the biology *Prosopis* growing in Chile. In: M. Habit (Ed.) *Current state of Knowledge on Prosopis juliflora* 313-322. FAO.
- BAZZAZ, F. A., 1973. Seed germination in relation to salt concentration in three populations of *Prosopis farcta*. *Oecologia* 13: 73-80.
- BJORKMAN, O., 1966. The effect of oxygen concentration of photosynthesis in higher plants. *Physiol. Plant.* 19: 618-633.
- 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 C4 grass. *American Journal of Botany* 78(12): 1732-1739.
- CAMPOS, C. M. & R. A. OJEDA, 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* 35: 707-714.
- CATALÁN, L. & R. E. MACCHIAVELLI, 1991. Improving germination in *Prosopis flexuosa* D. C. and *P. alba* Griseb. with hot water treatments and scarification. *Seed Science and Technology* 19: 253-262

- 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.
- CAVAGNARO, J. B. & C. B. PASSERA, 1993. Relaciones hídricas de *Prosopis flexuosa*, (Algarrobo dulce) en el Monte, Argentina. CAP.III, pp:73-78. En: *Conservación y mejoramiento de especies del género Prosopis*. Eds. F. Roig, S. Trione y J. B. Cavagnaro. Contribuciones Mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y El Caribe del CIID.
- CHAPIN III, F. S., 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- CONY, M. A. & S. O. TRIONE, 1996. Germination with respect to temperature of two Argentinian *Prosopis* species. *Journal of Arid Environments* 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: 307-317.
- DAFNI, A. & M. NEGBI, 1978. Variability in *Prosopis farcta* in Israel: seed germination as affected by temperature and salinity. *Israel Journal of Botany* 27: 147-159.
- DALMASSO, A. D., R. MASUELLI & O. SALGADO, 1994. Relación vástago raíz durante el crecimiento en vivero de tres especies nativas del Monte: *Prosopis chilensis*, *Prosopis flexuosa* y *Bulnesia retama*. *Multequina* 3: 35-43.
- FELKER, P., P. R. 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.
- FELKER, P. & P. R. CLARK, 1981. Rooting of mesquite (*Prosopis*) cuttings. *Journal of Range Management* 34(6): 466-468.
- FICK, W. H. & R. E. SOSEBEE, 1981. Translocation and storage of ¹⁴C-labeled total nonstructural carbohydrates in honey mesquite. *Journal of Range Management* 34: 205-208.
- GARCÍA-CARREÑO, F. L., E. TROYO-DIÉGUEZ, & J. L. OCHOA, 1992. Relationships between saline ground water, soil, and leaf tissue composition of the phreatophyte mezquite. *Ground water* 30(5): 676-682.
- IMO, M. & V.R. TIMMER, 1992. Growth, nutrient allocation and water relations of mesquite (*Prosopis chilensis*) seedlings at differing fertilization schedules. *Forest Ecology and Management* 55: 279-294.
- IBAÑEZ, A. N. & C. B. PASSERA, 1997. Factors affecting the germination process of albaida (*Anthyllis cytisoides* L.) a forage legume of the mediterranean coast. *Journal of Arid Environment* 35: 225-231.
- JARRELL, W. M. & R. A. VIRGINIA, 1990. Response of mesquite to nitrate and salinity in a simulated phreatic environment: Water use, dry matter and mineral nutrient accumulation. *Plant and Soil* 125: 185 - 196.
- LOPEZ 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). pp 219-233, In: Dutton, Roderic, W. (Eds) *Prosopis species aspects of their value, research and development*. CORD, Univ. of Durham, U.K.

- MANGA, V. K. & D. N. SEN, 1995. Influence of seeds traits on germination in *Prosopis cineraria* (L.) MacBride. *Journal of Arid Environments* 31: 371-375.
- MONTAÑA, C., B. CAVAGNARO & O. BRIONES, 1995. Soil water use by co-existing shrubs and grasses in the Southern Chihuahuan Desert, Mexico. *Journal of Arid Environments* 31: 1-13.
- NILSEN, E. T., M. R. SHARIFI, P. W. RUNDEL, W. M. JARREL & R. A. VIRGINIA, 1983. Diurnal and seasonal water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* (Honey mesquite) in the sonoran desert of California. *Ecology* 64(6): 1381-1393.
- NILSEN, E. T., M. R. SHARIFI, R. A. VIRGINIA & P. W. RUNDEL, 1987. Phenology of warm desert phreatophytes: seasonal growth and herbivory in *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* (honey mesquite). *Journal of Arid Environments* 13: 217-229.
- PATCH, N. L. & P. FELKER, 1997a. Silvicultural treatments for sapling mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) to optimize timber production and minimize seedling encroachment. *Forest Ecology and Management* 96: 231-240.
- PATCH, N. L. & P. FELKER, 1997b. Influence of silvicultural treatments on growth of mature mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) nine years after initiation. *Forest Ecology and Management* 94: 37-46.
- PEINETTI, R., M. PEREYRA, A. KIN & A. SOSA, 1993. Effects of cattle ingestion on variability and germination rate of caldén (*Prosopis caldenia*) seeds. *Journal of Range Management* 46(6): 483-486.
- PEREZ, S. C. J. G. D. & M. TAMBELINI, 1995. Effect of saline and water stress and of early aging on the "algaroba" seed germination. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 30(11): 1289-1295.
- POLLEY, H. W., C. R. TISCHLER, H. B. JOHNSON & R. E. PENNINGTON, 1999. Growth, water relations, and survival of drought-exposed seedlings from six maternal families of honey mesquite (*Prosopis glandulosa*): responses to CO₂ enrichment. *Tree Physiology* 19: 359-366.
- REYNOLDS, J. F., R. A. VIRGINIA, P. R. KEMP, A. G. DE SOYZA & D. C. TREMMEL, 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs* 69(1): 69-106.
- SCIFRES, C. J. & J. H. BROCK, 1969. Moisture-temperature interrelations in germination and early seedling development of mesquite. *Journal of Range Management* 22: 334-337.
- SOSEBEE, R. E. & C. WAN, 1987. *Plant Ecophysiology: a case study of honey mesquite*. Presented at the *Symposium on Shrub Ecophysiology and Biotechnology*.
- STROMBERG, J. C., J. A. TRESS, S. D. WILKINS & S. D. CLARK, 1992. Response of velvet mesquite to groundwater decline. *Journal of Arid Environments* 23: 45-58.
- VILELA, A. E. & D. A. RAVETTA, 2000. The effect of radiation on seedling growth and physiology in four species of *Prosopis* L. (Mimosaceae). *Journal of Arid Environments* 44: 415-423.
- VILLAGRA, P.E., 1998. *Comparación del comportamiento fitosociológico y ecofisiológico de Prosopis argentina y Prosopis alpataco (Fabaceae, Mimosoideae)*. Tesis Doctoral presentada al PROBIOL-Univ. Nac. de Cuyo, Mendoza Arg. 130 pág.
- WAN, R. & R. E. SOSEBEE, 1991. Water relations and transpiration of honey mesquite on 2 sites in west Texas. *Journal of Range Management* 44(2): 156-160.
- ZHAO, K.E. & P.J.C. HARRIS, 1992. The effects of iso-osmotic salt and water stresses on the growth of halophytes and non-halophytes. *J. Plant Physiol.* 139: 761-763.

Recibido: 01/12/2000

Aceptado: 14/12/2000